

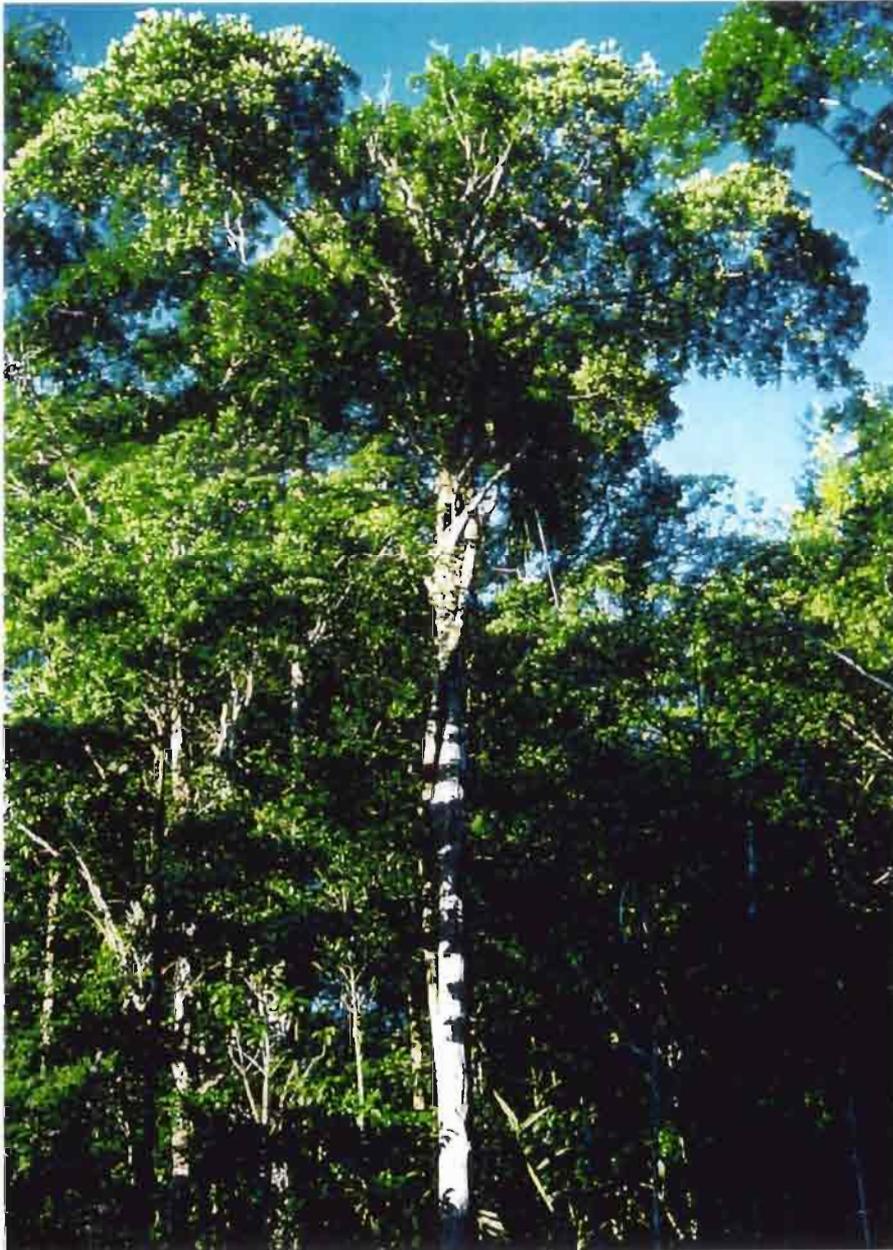
THÈSE

présenté à l'Université Montpellier II pour obtenir le diplôme de  
**DOCTORAT**

Spécialité : Biologie des organismes et des populations

Formation Doctorale : Evolution et écologie

Ecole Doctorale : Biologie des systèmes intégrés - Agronomie et environnement



**Biologie du développement**

**des héli-épiphytes ligneux**

par  
**Juliana Prósperi**

**Soutenu le 18 décembre 1998** devant le Jury composé de :

M. Francis HALLÉ, Professeur, Université Montpellier II  
M. Patrick BLANC, Chargé de Recherche CNRS, Université Paris VI  
M. Cornelis C. BERG, Professeur, University of Bergen, Norvège  
M. Jean-Louis GUILLAUMET, Directeur de Recherche, ORSTOM  
M. Claude EDELIN, Chargé de Recherche CNRS, Université Montpellier II  
M. José ESCARRE, Chargé de Recherche CNRS, CEFE-CNRS  
M. Georges MICHALOUD, Ing. de Recherche CNRS, Université Montpellier II

Président  
Rapporteur  
Rapporteur  
Examineur  
Directeur de la thèse  
Examineur  
Invité



UNIVERSITÉ MONTPELLIER II  
-SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC-

THÈSE

présenté à l'Université Montpellier II pour obtenir le diplôme de  
Doctorat

Spécialité : Biologie des organismes et des populations

Formation Doctorale : Evolution et écologie

Ecole Doctorale : Biologie des systèmes intégrés - Agronomie et environnement

## **Biologie du développement des héli-épiphytes ligneux**

par  
**Juliana Prósperi**

Soutenue le 18 décembre 1998 devant le Jury composé de :

M. Francis HALLÉ, Professeur, Université Montpellier II	<b>Président</b>
M. Patrick BLANC, Chargé de Recherche CNRS, Université Paris VI	<b>Rapporteur</b>
M. Cornelis C. BERG, Professeur, University of Bergen, Norvège	<b>Rapporteur</b>
M. Jean-Louis GUILLAUMET, Directeur de Recherche, ORSTOM	<b>Examineur</b>
M. Claude EDELIN, Chargé de Recherche CNRS, Université Montpellier II	<b>Directeur de la thèse</b>
M. José ESCARRE, Chargé de Recherche CNRS, CEFE-CNRS	<b>Examineur</b>
M. Georges MICHALOUD, Ing. de Recherche CNRS, Université Montpellier II	<b>Invité</b>

*A mis padres  
à Richard*

## Remerciements

J'ai la joie d'adresser ici, mes remerciements à tous ceux qui m'ont aidée ou encouragée dans la réalisation de ce travail.

Je voudrais remercier Claude Edelin, mon Maître, pour les enseignements que j'ai reçus de lui, pour son esprit éclairé, son exigence, son amour des arbres. Je voudrais qu'il sache combien je lui suis reconnaissante de m'avoir montré un chemin solide pour appréhender les arbres. J'espère que ce travail lui apporte mon affectueuse gratitude.

Je remercie M. Jean-Louis Guillaumet qui a cru dans mon sujet de thèse et grâce à qui j'ai eu le financement de l'ORSTOM pour réaliser cette étude. De plus j'ai reçu un accueil remarquable à l'ORSTOM de Cayenne : merci Fanchon, Daniel, Jean François, M. Colin, M. Georges Elfort, ... la liste est longue !

Je remercie tout particulièrement Francis Hallé qui m'as ouvert le monde merveilleux des Tropiques et qui m'as appris l'indépendance intellectuelle. Ta passion des plantes, ta disponibilité, tes critiques enrichissantes, ton talent pour le dessin et la synthèse m'ont toujours donnés envie d'aller plus loin dans l'étude des plantes. Excuses-moi de t'avoir donné tan de "fil à retordre", ainsi le veut la vie.

A Jeannine Blanc qui a contribué à la recherche et la mise en forme de la bibliographie, merci d'être si rapide !

Que Claire Atger et Yves Caraglio reçoivent toute mon affection et ma gratitude pour les discussions critiques et enrichissantes, j'espère que nous aurons encore beaucoup de choses à faire pour cette passion commune.

Je remercie Georges Michaloud pour son optimisme et sa combativité.

Que Elio Sanoja reçoive *todo mi cariño y mi agradecimiento*, sans son soutien au Vénézuéla ce travail aurait été profondément limité. Une sincère gratitude aux gens de l'Université de Guayana, de Mata Clara de Los Llanos, du Parc National Henri Pittier, de l'Université de Mérida.

Caro, Mijo, Dawn, Yildiz, Jean Marie, Pascal, Manuel, Guy merci d'avoir partagé cette aventure avec moi, et pour les prochaines !!!

Les mots me sont étroits pour vous exprimer toute mon émotion



première pleine lune de décembre

# *Sommaire*

## *Chapitre I Introduction*

1 - Données générales sur les plantes héli-épiphytes .....	5
1.1 - La notion de type biologique : évolution des concepts .....	5
1.2 - Les définitions du type biologique héli-épiphyte .....	11
2 - Syndrome de caractères d'une plante héli-épiphyte .....	15
2.1 - Les capacités d'enracinement .....	17
2.1.1. La morphologie des racines adventives et leurs fonctions .....	19
2.1.2. Les particularités anatomiques des racines adventives .....	20
2.1.3. Les capacités d'anastomose des racines .....	21
2.2 - Le lignotuber .....	23
2.3 - Les fruits .....	24
2.3.1 - La microspermie .....	24
2.3.2 - La dissémination .....	24
2.4 - Caractéristiques de la canopée .....	26
2.4.1 - Rôle de la lumière dans la germination .....	27
2.4.2 - L'humidité - la sécheresse lors de la germination .....	27
2.5 - Les adaptations à la sécheresse .....	28
2.6 - L'importance systématique et écologique .....	28
2.6.1 - Les genres ayant des représentants héli-épiphytes .....	29
2.6.2 - Étendue phylogénétique .....	29
2.6.3 - Les hypothèses sur l'évolution de l'héli-épiphytisme .....	31
3 - Bilan et problématique .....	33

## *Chapitre II Matériel et Méthode*

1 - Les sites d'étude .....	35
2 - Méthode d'étude de la répartition des héli-épiphytes en forêt primaire .....	38



La plantule .....	72
La jeune plante .....	74
L'arbre adulte .....	78
Dynamique de croissance .....	79
<i>Ficus guianensis</i> Desv. ....	83
La plantule .....	84
La jeune plante .....	86
L'organisme adulte .....	89
Dynamique de croissance .....	90
<i>Ficus leiophylla</i> C. C. Berg .....	95
La plantule .....	96
Le jeune plant .....	96
Le jeune plant terrestre .....	99
L'organisme adulte .....	102
Dynamique de croissance .....	104
A propos du genre <i>Coussapoa</i> Aublet - CECROPIACEAE.....	107
<i>Coussapoa trinervia</i> Mildbraed .....	109
La jeune plante .....	110
L'hémi-épiphyte adulte .....	112
Résumé du développement .....	114
<i>Coussapoa angustifolia</i> Aublet .....	117
La plantule .....	118
La jeune plante terrestre .....	120
L'arbre adulte terrestre .....	122
Le jeune hémi-épiphyte .....	125
L'hémi-épiphyte adulte .....	127
Dynamique de croissance .....	128
<i>Coussapoa asperifolia</i> Trécul .....	131
La plantule .....	132
La jeune plante .....	132
La plante adulte terrestre .....	135
L'hémi-épiphyte adulte .....	139
Résumé du développement .....	141
<i>Coussapoa latifolia</i> Aublet .....	143
La plantule .....	143
La jeune plante .....	146
La plante adulte .....	148
Dynamique de croissance .....	152
A propos du genre <i>Clusia</i> L. - CLUSIACEAE .....	155
<i>Clusia rosea</i> Jacq. ....	159
La plantule .....	162

Le jeune plant .....	162
L'arbre adulte .....	166
Dynamique de croissance .....	170
<i>Clusia cuneata</i> Benth. ....	171
La plantule épiphyte .....	172
La jeune plante .....	174
L'hémi-épiphyte au stade de l'unité architecturale .....	174
La plante adulte .....	176
La jeune plante terrestre .....	178
Le marcottage .....	179
Dynamique de croissance .....	184
<i>Blakea</i> sp. - MELASTOMACEAE .....	187
La plantule .....	187
Le jeune plante .....	189
La plante adulte .....	190
Résumé du développement .....	192

## ***Chapitre V Synthèse des résultats et discussion***

1 - Richesse et répartition des hémi-épiphytes .....	195
2. - Les hémi-épiphytes et les plantes pionnières .....	196
3. - Comparaison des espèces étudiées .....	200
3.1. - L'unité architecturale caulinare.....	200
3.2. - La réitération caulinare .....	201
3.2.1. - La réitération totale séquentielle .....	202
3.2.2. - La réitération totale différée .....	202
3.3. - Passage de la phase épiphyte à la phase terrestre .....	204
3.4. - Les hémi-épiphytes et la croissance d'établissement .....	206
3.5 - La réitération racinaire .....	207
3.5.1 - La réitération totale séquentielle .....	207
3.5.2 - La réitération totale différée .....	207
3.6 - Comparaison des espèces hémi-épiphytes et terrestre.....	211
4 - L'adaptation des hémi-épiphytes à leur milieu .....	212
4.1 - Compétition pour l'espace disponible .....	212
Cimes compactes .....	212
Cimes fragmentées .....	213

---

4.2 - Réitération racinaire et pérennité de l'hémi-épiphyte .....	215
4.3 - Survie de l'organisme .....	217
5 - Les hémi-épiphytes constituent-ils un type biologique ?.....	219
<b>Conclusion</b> .....	223
<b>Références bibliographiques</b> .....	225
<b>Annexe 1</b> : Tableau des Familles ayant des espèces hémi-épiphytes .....	241
<b>Annexe 2</b> : Base de données du transect 5B-10B en forêt primaire, St. Elie -Guyane. ....	249
<b>Annexe 3</b> : Tableau du recensement des hémi-épiphytes dans différents milieux.....	263
<b>Annexe 4</b> : Tableaux descriptifs des espèces étudiées .....	267
<b>Index des espèces</b> .....	279
<b>Index des figures</b> .....	285



# Chapitre I

## 1. - Données générales sur les plantes héli-épiphytes

### 1.1 - La notion de type biologique\* : évolution des concepts

Les botanistes ont, à toutes les époques, essayé de rendre compte de façon cohérente de la diversité de formes et des modes de vie des plantes. C'est évident pour qui regarde le monde végétal de loin : on distingue aisément les arbres des herbes par exemple. Cela l'est beaucoup moins lorsqu'on regarde les plantes de plus près car les limites deviennent alors vite très floues et imprécises. La recherche de liens entre la structure d'une plante et son milieu a conduit à élaborer, depuis le début du 19<sup>e</sup> siècle, différents systèmes de classification. C'est ainsi qu'est apparue progressivement la notion de type biologique. Définir ce que sont les héli-épiphytes se situe au sein de cette démarche. Mais que recouvre cette définition ? Qu'est-ce qu'un type biologique ? Qu'est-ce qu'une plante héli-épiphyte ?

Nous aborderons d'abord les différentes approches de la notion de type biologique, puis celles qui intéressent en particulier les héli-épiphytes.

Les premiers essais de classification des types biologiques ont été axés sur l'importance des formes, des particularités physiologiques des plantes pour caractériser la végétation de différentes régions. Les notions d'arbre, de buisson, d'herbe, de forêt, de broussaille, de lande, de pré ont servi depuis un temps immémorial à cette caractérisation. Ainsi Humboldt (1806) et plus tard Grisebach (1872) sont les premiers à parler de la signification des contraintes du milieu (nature du sol, climat) sur la physiologie des plantes (Du Rietz 1931). Mais les opinions de cette époque mouvementée, marquée par les théories évolutionnistes de Darwin et par ses opposants, n'arrivent toujours pas à un consensus.

Par ailleurs les phytogéographes, Schouw (1822) et postérieurement Engler (1879, 1882 in Raunkiaer 1905) considèrent les influences du milieu exercées sur les végétaux pour caractériser les différents types de milieu. Pour eux, l'essentiel est de comprendre quelles sont les conditions, actuelles et passées, de l'environnement qui déterminent la distribution des variétés, des espèces, des genres, des familles.

---

\* Hauptformen (Humboldt 1806)  
Forme végétative (De Candolle 1818, Grisebach 1872)  
Life forms (Raunkiaer 1905)  
Growth forms (Warming 1909)

Au début du 20<sup>e</sup> siècle Warming et Raunkiaer sont à l'origine d'un courant de pensées à base morphologique qui cherche à comprendre "l'état de la plante adaptée" (*epharmony* dans le sens de Warming). Warming (1909) propose le terme "growth-form" (par opposition aux formes systématiques) pour traduire "l'apparence externe ou la forme d'un organisme adapté aux conditions du milieu". Il considère que l'aspect extérieur reflète une structure anatomique et un comportement du végétal. Il valorise des caractères liés à la structuration de l'appareil végétatif de la plante entière et donne moins d'importance aux organes reproducteurs. "...Dans la morphologie et l'anatomie des axes végétatifs se reflètent les conditions climatiques et nutritionnelles ; alors que la structure florale est à peine ou pas du tout influencée par le climat, elle préserve l'empreinte de l'origine phylétique sous des conditions de vie très différentes." En 1923, après une série des travaux sur les types biologiques il présente sa classification la plus complète. Avec une vision physiologique, il distingue les unités suivantes (Warming in Du Rietz 1931, Fig. 1) :

## 1 - Autotrophes

### 1.1 - Plantes aquatiques (hydatophytes)

### 1.2 - Plantes aériennes (aérophytes)

#### 1.2.1 - Autonomes

•Epiphytoïdes : plantes se développant sur un arbre ou arbuste, sans être parasites. La principale source d'eau est aérienne (épiphytes, épilithes).

•Chtonophytes : plantes se développant sur le sol d'où elles absorbent l'eau par les racines.

Plantes herbacées

Plantes ligneuses

1.2.2 - Non autonomes : plantes herbacées ou ligneuses qui ont besoin d'un support pour grimper et accéder à la lumière.

## 2 - Allotrophes

### 2.1 - Saprophytes

### 2.2 - Parasites

Ces classes sont regroupées en plusieurs catégories selon un grand nombre de caractères, dont les plus importants sont : la durée de vie des axes végétatifs, la longueur et la direction de croissance des entre-noeuds, la position et la structure des bourgeons, la taille des tiges ligneuses, la capacité à la propagation végétative, les notions d'axes grimpants et rampants, aériens et souterrains, la pérennité ou la caducité des organes...

Quelques années plus tôt, Raunkiaer (1905) présente son système de classification de types biologiques, qui fait davantage le lien entre le mode de vie et la structure de la plante que celle de Warming. Il définit les types biologiques par un complexe de caractères et comme "la somme des adaptations de la plante à son milieu". C'est d'ailleurs le système de Raunkiaer qui a eu une acceptation généralisée et est encore utilisé actuellement. Pour lui, "...les types biologiques expriment

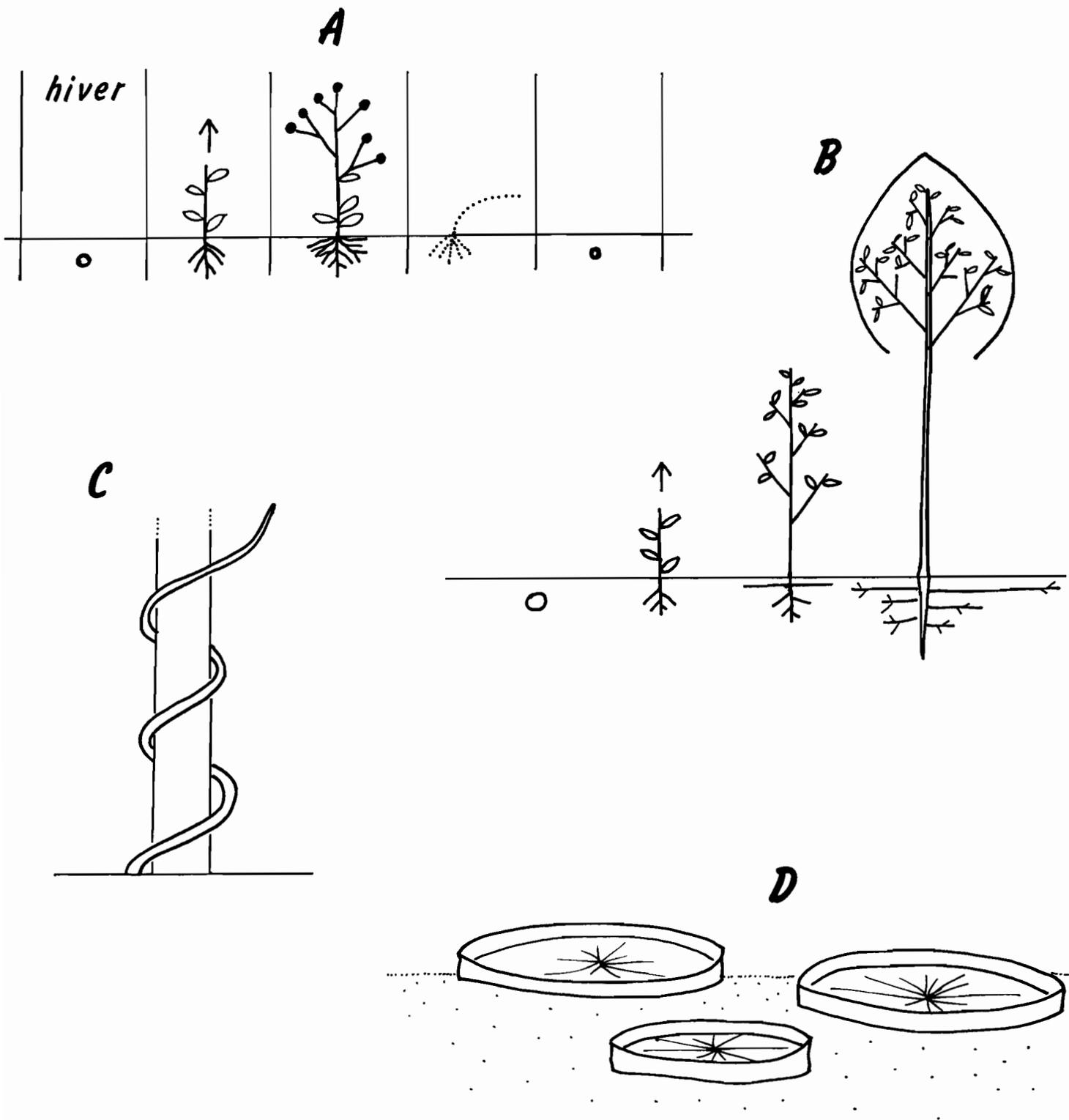


Figure 1 : Quelques grands types biologiques selon Warming. A : Une herbe. B : Un arbre. C : Une liane. D : Une plante aquatique

l'adaptation des plantes à la mauvaise saison et sont caractérisés par la nature et le degré de la protection dont jouissent les bourgeons persistants" (Raunkiaer 1905). Nous précisons que Raunkiaer était un homme du nord (du Danemark) et que la "mauvaise saison" dont il parle est un hiver très froid. Pour Sauvage (1966) elle correspondrait à la période de l'année au cours de laquelle la plante est au repos maximal de son cycle biologique. Nous présentons d'une manière succincte la classification de Raunkiaer (1905) où il distingue cinq groupes principaux (quatre formes pérennes et une annuelle) d'après la position des bourgeons par rapport au sol :

- *Phanérophytes* : plantes à bourgeons persistants placés sur des pousses pérennantes à port dressé (généralement arbres et arbrisseaux, mais aussi des herbacées). L'auteur distingue différentes classes selon l'importance de la protection des bourgeons et la grandeur des végétaux (méga-, méso-, micro-, nano-phanérophytes). Les phanérophytes constituent la grande majorité des espèces tropicales (les moins protégées). Ils diminuent dans les régions à saison sèche et chaude ou froide, jusqu'à disparaître dans les régions polaires. Raunkiaer divise ce groupe en 15 sous-groupes parmi lesquelles se trouvent les **phanérophytes épiphytes** qui comprennent les parasites. "...faciles à reconnaître, ils n'ont pas besoin de mention détaillée ; ils sont caractéristiques de certains climats et se distinguent nettement des autres phanérophytes".

- *Chaméphytes* : plantes à bourgeons persistants placés à peu de distance de la terre (plantes à pousses couchées, plantes en coussinet). Cette distance ne dépasse pas 25cm car au-delà de cette hauteur, Raunkiaer les classe parmi les phanérophytes. Elles sont surtout répandues dans les régions à saison sèche pas trop rude ou dans les pays où une couche de neige couvre le sol pendant l'hiver, protégeant ainsi les bourgeons.

- *Hémicryptophytes* : plantes à bourgeons persistants placés au ras du sol. La plupart des herbes bisannuelles ou pérennes, les espèces polaires ou habitant les régions tempérées froides rentrent dans ce type. Les plantes de ce groupe montrent une très grande diversité morphologique, due essentiellement à leur capacité de propagation végétative (plantes avec des pousses rampantes,...).

- *Cryptophytes* : plantes à bourgeons persistants situés dans la terre (géophytes), dans l'eau (hydrophytes) ou dans les marais (hélophytes), à une profondeur variable selon les espèces. Elles comprennent un grand nombre d'herbes à rhizome horizontal et la plupart des plantes à tubercule ou à bulbe.

- *Thérophytes* : herbes annuelles dont le développement s'accomplit en une seule saison favorable. Elles passent la mauvaise saison à l'état de graine. Ce sont des plantes des climats très rigoureux, des régions désertiques presque dépourvues de pluies ; elles se trouvent aussi en climat méditerranéen, océanique, etc.

Du Rietz (1931) dans sa révision des classifications des types biologiques, analyse les différentes écoles de pensées et les caractères pris en considération. Son classement est composé d'un système de types biologiques principaux (dont nous citons seulement les grands intitulés) et d'un système de formes de croissance\*. Dans son désir de reproduire fidèlement les nombreuses tendances des botanistes de l'époque, il reconstruit une classification très longue et complexe, où chaque catégorie correspond à un petit groupe de plantes. Cette classification est difficile à utiliser du fait qu'une même plante peut correspondre à plusieurs types.

---

\* Les formes de croissance ont été établies selon les principaux types d'axes chez les plantes à fleurs (par ex : tiges hypogées à croissance plagiotrope ou orthotrope ; tiges épigées herbacées ou ligneuses...) et leurs combinaisons (voir plus loin les définitions de Warming concernant les héli-épiphytes)

Types biologiques principaux (d'après Du Rietz 1931) :

1 - Plantes ligneuses

1.1 - Arbres

1.2 - Arbustes

1.2.1 - Terrestres (chtonophytiques)

1.2.2 - Epiphytes (epiphytoïdes)

1.2.3 - Parasites

1.3 - Arbustes nains

1.3.1 - Terrestres

1.3.2 - Epiphytes

1.3.3 - Parasites

1.4 - Plantes à coussinet

1.5 - Lianes

2 - Plantes arbustives semi-ligneuses

3 - Plantes herbacées

3.1 - Terrestres

3.2 - Epiphytes

3.3 - Parasites

4 - Lianes herbacées

Les expéditions dans les pays tropicaux et les rencontres avec la diversité de structures des plantes n'ont fait qu'élargir les catégories et compliquer les classifications.

Pour Aubréville (1963) le principe de classification de Raunkiaer n'a pas de sens en milieu tropical, d'une part à cause de l'absence de saison froide, d'autre part parce qu'il regroupe des plantes dont la position des organes pérennes, les modes de croissance et la niche écologique sont très différents. L'auteur propose une classification fondée sur la biologie de la plante entière et sa physiologie. Il désigne les types biologiques suivants : les arbres, les arbrisseaux, les palmiers, les lianes, les épiphytes, les sapro-parasites, les herbacées, les plantules. Aubréville utilise une terminologie plus simple mais parfois pas complètement pertinente (une plantule ou un palmier peuvent être considérés comme des types biologiques ?)

Le point de vue d'Aubréville est renforcé par d'autres chercheurs ayant travaillé en régions tropicales (Keraudren 1966, Stehlé 1966) qui trouvent également dans les classifications classiques les bases fondamentales, mais générales et insuffisantes. Ils superposent aux types biologiques établis, une organisation végétale différente où la fonction d'organes spéciaux est valorisée : la spinescence et la succulence, les modalités d'enracinement et de multiplication végétative (rhizomes, stolons, bulbes...)

Après plus d'un siècle, les auteurs ne s'accordent toujours pas sur la notion de ces types. De plus, lors du Colloque sur les types biologiques (Montpellier 1965), Sauvage pose encore plusieurs questions de fond :

"-Les critères employés pour définir les types biologiques peuvent-ils être différents de ceux utilisés dans la classification taxinomique ?"

Ex.: faut-il classer dans la catégorie des épiphytes, les algues, les mousses aussi bien que les végétaux vasculaires tel que Bromeliacées ou Orchidées ?

"-Il est fréquent d'hésiter pour classer une même plante entre deux ou trois types biologiques. Ceci est-il dû au caractère tranché des catégories ? Ou au fait que le type biologique peut changer sous différents climats ?"

Une tentative de définition est née de discussions engagées au sein de notre Laboratoire. Elle correspond mieux que les précédentes à notre cadre d'étude et elle mérite à nos yeux d'être testée. Selon Hallé (com. pers.) la notion de type biologique est complexe et sa définition nécessairement longue (et à améliorer) : "lorsqu'elle est en équilibre avec son milieu, une plante adulte adopte une forme, un type de fonctionnement et une dimension. Selon les cas, la définition du type biologique sera fondée sur le milieu (hydrophytes), sur la forme (arbre, liane), sur le type de fonctionnement (saprophyte) ou sur la dimension (herbe)". Hallé précise certains aspects :

- Le terme de forme est à prendre au sens physiologique, pas au sens de la morphologie ou de l'architecture.

- Cette définition ne concerne que les plantes adultes.

- Si le milieu est variable une même espèce peut, mais c'est exceptionnel, présenter plusieurs types biologiques distincts.

- Le concept de type biologique n'existe pas chez l'animal. On trouve toutefois un équivalent approximatif avec les régimes alimentaires (carnivores, herbivores, hématophages, granivores, frugivores, parasites, etc....)

Enfin, les études des végétations tropicales, loin de permettre d'améliorer cette classification des types biologiques n'ont fait qu'aggraver le problème. Voici deux exemples :

- Une des caractéristiques des lianes (probablement les plus longues plantes du monde), et qui permet de les différencier des arbres est la non autoportance au cours de leur vie. Cependant environ 150 espèces sont autoportantes selon le milieu où elles vivent (Caballé com. pers., Escoubeyrou 1990).

- *Duguetia pycnastera* Sandwith (Annonaceae) est un arbre d'environ 20m de hauteur qui, lorsqu'il atteint la canopée, devient lianescent (Loup, com. pers.).

Comment classer de telles plantes ? Leur mode de développement correspond tout à fait à une adaptation au milieu (dans les cas précédents probablement à la lumière).

Dans le même ordre d'idées il s'ajoute une autre catégorie de plantes, jusque là méconnues et difficilement "classables", qui sont les héli-épiphytes.

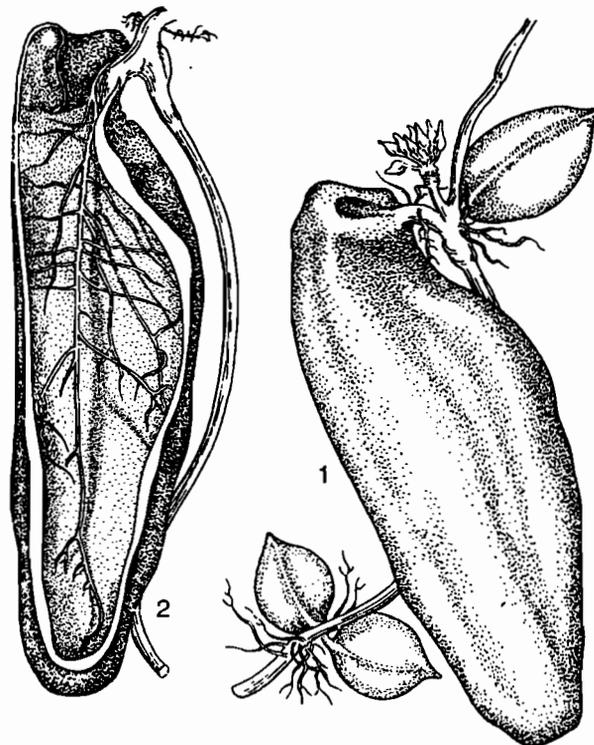
## 1.2 - Les définitions du type biologique "hémi-épiphyte"

Les hémi-épiphytes constituent un type biologique connu depuis relativement longtemps mais peu utilisé jusqu'à une période récente. A l'exception de Warming (Du Rietz 1931), aucun des auteurs présentés jusqu'ici ne mentionne groupe. C'est après avoir étudié *Clusia rosea* en Amérique tropicale, que Schimper (1888) l'introduit pour la première fois. Dans sa classification, il définit 4 groupes d'épiphytes selon les modalités de captation d'eau et d'accumulation de terreau (Du Rietz 1931, Richards 1952) :

•**Proto-épiphyte** : plante qui n'a pas de structure particulière pour l'obtention de sa nourriture. Elle se procure l'eau et l'humus de la surface du support et de l'atmosphère. Elle n'envoie pas de racine aérienne au sol. C'est le groupe le moins spécialisé et le moins protégé contre les effets de la sécheresse intermittente et de l'insuffisance de sol. De nombreuses orchidées et fougères en sont des exemples.

•**Epiphyte nichoir (nest) et à urne (bracket)** : plante dont la structure permet l'accumulation de l'humus et de l'eau. Dans ce milieu, les racines des épiphytes nichoirs peuvent puiser l'eau et les éléments minéraux (ex : les grosses fougères asiatiques *Asplenium nidus*, dont les racines forment une masse entremêlée dense, ressemblant à un nid d'oiseau). Les épiphytes à urne développent différents types de feuilles, dont certaines ressemblent à des sortes d'accolades ("bracket"). C'est le cas de la fougère *Platyserium* ; des Asclepiadaceae *Condrophyllum* et l'extraordinaire *Dischidia rafflesiana* (Fig. 2) ; *Myrmecodia* et *Hydnophytum* (Rubiaceae) ont un type biologique similaire. Ces trois dernières ont une caractéristique supplémentaire, elles vivent en symbiose avec les fourmis.

**Figure 2** : *Dischidia rafflesiana* (ASCLEPIADACEAE). 1- Tige avec les feuilles ordinaires et une modifiée en forme de cruche. Ici l'eau de pluie est collectée et les particules du sol sont amenées par les fourmis qui y habitent ; 2- Coupe longitudinale de celle-ci, montrant les racines adventives. (D'après Wettstein 1935 in Takhtajan 1969)



• **Épiphyte à réservoir** (tank) : typique des Bromeliaceae, caractéristique des forêts tropicales Américaines, mais aussi rencontré chez une Commelinaceae, *Cochlostemma* (Hallé, com. pers.). Ce sont des plantes (sauf pour *Tillandsia usneoides* et celles de port similaire) dont les feuilles longues et rigides forment une rosette. Leur base engainante se chevauche pour former un réservoir qui, chez les gros individus, peut retenir jusqu'à 5 litres d'eau. Les trichomes des feuilles tapissent la citerne et absorbent l'eau et les substances dissoutes. Les racines n'ont qu'une fonction mécanique pour la fixation au support.

• **Hémi-épiphyte** : plante dont les premières phases du développement se déroulent dans la cime des arbres, et qui, plus tard, établit un contact avec le sol par ses racines. Une fois cette connection établie, la plante n'a plus à se confronter aux difficultés d'obtention d'eau et nutriments comme les autres épiphytes. Quelques unes comme certaines Araceae (*Philodendron solimoesense*, *P. goeldii*) sont herbacées et d'autres comme *Coussapoa latifolia* (Cecropiaceae) forment des grands buissons (Fig. 3). Ces plantes diffèrent très peu des plantes terrestres, excepté par leurs curieuses racines. Elles sont reliées par des intermédiaires, d'une part aux "étrangleurs" (qui deviennent éventuellement des plantes indépendantes) et d'autre part aux arbres poussant au sol. Ainsi *Pyrus granulosa* (Rosaceae) de Malaisie est parfois un arbre indépendant, parfois un épiphyte avec des racines qui entourent le support, à mi-chemin entre un étrangleur et un hémi-épiphyte (Corner 1940).

**Figure 3** : *Coussapoa latifolia* (CECROPIACEAE), hémi-épiphyte se développant sous la cime de son arbre support (Guyane).



Il est intéressant de constater que Warming (Du Rietz 1931), à la même époque que Schimper, considère les héli-épiphytes comme une forme particulière parmi les arbres. Il distingue les formes de croissance sur la base de types d'axes et de leurs combinaisons :

- Arbres à long tronc, arbres de la canopée

- Arbres à germination terrestre (sédentaires, stolonifères et à racines traçantes)

- **Arbres à long tronc héli-épiphytes** : ceux dont la germination s'effectue sur le tronc ou les branches d'un autre arbre. Ils commencent leur vie en épiphyte, puis développent des racines descendantes lesquelles deviennent des troncs. Souvent ils étranglent l'arbre support.

Sans expliciter la notion de propagation végétative Warming distingue les héli-épiphytes "sédentaires", essentiellement les étrangleurs observés en Nouvelle Zélande, des héli-épiphytes "nomades", terme qui concerne les banians (fig 4).



**Figure 4** : Un héli-épiphyte "nomade" selon Warming. Vue partielle des branches dont les racines sont devenues des "troncs" (d'après Menninger 1967).

Oliver (1930) s'inspirant des observations de Schimper, et de l'écologie des épiphytes de Nouvelle Zélande, propose une classification basée sur les relations hydriques. Il reconnaît trois groupes principaux :

-Epiphytes sans protection particulière contre l'évaporation. Ce groupe inclut des fougères dont les frondes sans cuticule effectuent l'absorption et l'évaporation sur toute leur surface. Ce sont des plantes typiques des milieux très humides et ombragés.

-Epiphytes avec des mécanismes particuliers pour absorber et retenir l'eau. Ce sont des plantes qui se trouvent dans des situations ensoleillées, capables de supporter des taux d'évaporation élevés. Selon leur manière d'absorber et de stocker l'eau, Oliver distingue les épiphytes à réservoir (épiphytes à urne selon Schimper), épiphytes avec des racines modifiées pour l'absorption (nombreuses orchidées) et différents types de succulentes (certains *Rhipsalis*, *Peperomia*)

-Epiphytes avec des parties épigées protégées. Ces plantes ont des organes photosynthétiques protégés par une cuticule et elles peuvent avoir un tissu sous-épidermique hydrophile. Cependant elles n'ont pas de structures spéciales pour absorber et stocker de grandes quantités d'eau. Au sein de cette catégorie, l'auteur reconnaît des fougères épiphytes mais aussi des **épiphytes ligneux arbustifs** (*Pittosporum kirkii*-Pittosporaceae, *Griselinia lucida*-Cornaceae), ou des **épiphytes à pivot racinaire** (*Nothopanax arboreum*-Araliaceae, *Metrosideros robusta*-Myrtaceae). Ces derniers correspondent aux hémi-épiphytes de Schimper.

Les définitions actuelles varient encore selon les auteurs. Celle proposée par Kress (1986) avec une vision large sur les épiphytes vasculaires reste la plus répandue (*In* Benzing 1987, 1995) :

**Hémi-épiphyte primaire** : plante qui commence sa vie en épiphyte et dont les racines atteignent progressivement le sol.

**Hémi-épiphyte secondaire** : c'est une plante à germination terrestre, qui grimpe sur un ou plusieurs supports, puis perd le contact avec le sol (plantes mobiles\* dans le sens de Oldeman 1972)

Selon certains auteurs, ces définitions excluent les espèces qui peuvent se développer aussi bien en épiphyte qu'en plante terrestre. On réserve le mot hémi-épiphyte pour celles qui sont capables de faire la transition épiphyte-terrestre et vice versa.

Un hémi-épiphyte n'est pas une plante parasite, il ne prélève pas les nutriments ni l'eau directement du support. Mais il peut être nuisible, soit par son propre poids, soit parce qu'il empêche la croissance secondaire du support, soit par une concurrence dans la colonisation de l'espace au niveau racinaire ou caulinaire.

En quoi les plantes hémi-épiphytes sont-elles suffisamment différentes des autres pour constituer un groupe biologique particulier ? Elles ont en effet une particularité : le mode de

---

\* Selon la définition d'Oldeman (1972) "...Ce sont des plantes qui ont la particularité de ne pas rester à la place où elles ont germées, mais de se déplacer le long de supports verticaux. Ce mouvement se produit quand ces végétaux, généralement accrochés par des racines adventives, développent des parties jeunes vers le haut, tandis qu'en bas les parties âgées meurent". Exemple : *Philodendron guttiferum* (Araceae).

germination (et de conquête de leur milieu). Mais cela entraîne-t-il des différences telles que la création d'un type biologique soit justifié ?

## 2 - Syndrome (de caractères) d'une plante héli-épiphyte

Les héli-épiphytes sont essentiellement des habitants de la canopée des forêts humides de la bande intertropicale, du niveau de la mer jusqu'à 2500m (Williams-Linera et Lawton 1995). Dans la forêt de nuages de Monteverde (Costa Rica) ils représentent 9,3% de l'aire foliaire de la haute canopée (Lawton 1990 *in* Williams-Linera & Lawton 1995).

Ils se trouvent aussi dans des forêts humides tempérées, comme celles de Nouvelle Zélande (Oliver 1930, Fig. 5). Ils peuvent être également abondants dans les savanes (Putz et Holbrook 1989), les forêts semi-caducifoliées, les berges de rivières (Berg 1989, Putz et Romano 1995), les forêts secondarisées, les jardins des maisons, les plantations, les bords des pistes forestières (obs. pers.) et les constructions telles que les temples bouddhistes ou chrétiens à Singapour.

En plus de présenter une large répartition, les héli-épiphytes se sont également adaptés à vivre dans deux milieux différents au cours de leur ontogenèse. En effet, ces plantes doivent avoir une certaine plasticité pour combiner les stades épiphyte et terrestre, de même que leurs transitions. Peu de plantes y parviennent.

Le fait de germer dans la canopée crée de nombreuses contraintes. Dès les jeunes stades, elles reçoivent une lumière abondante et subissent des conditions extrêmes d'humidité et de sécheresse périodiques en alternance.

La canopée offre un milieu instable, où le volume du substrat est réduit et les risques de décrochement, élevés. Les héli-épiphytes doivent disposer d'un système d'accrochage efficace pour les maintenir en place toute leur vie.

Puis elles doivent développer des racines jusqu'au sol, souvent à quelques dizaines de mètres de leur site de germination, pour puiser l'eau et les minéraux.

La réponse adaptative des héli-épiphytes à ces contraintes s'exprime d'une part par un système racinaire particulièrement performant, morphologiquement et fonctionnellement très spécialisé, d'autre part, par un système caulinaire remarquable, soit par son envergure (certains héli-épiphytes sont appelés les "géants de la forêt"), soit par leur capacité à développer des structures très originales, difficilement classables, aptes à explorer les interstices de la canopée ; parfois un seul héli-épiphyte peut même coloniser plusieurs arbres supports.

Ces différentes contraintes du milieu ont donc conduit à la manifestation de caractères morphologiques et fonctionnels propres aux héli-épiphytes. Nous présentons à l'aide d'une

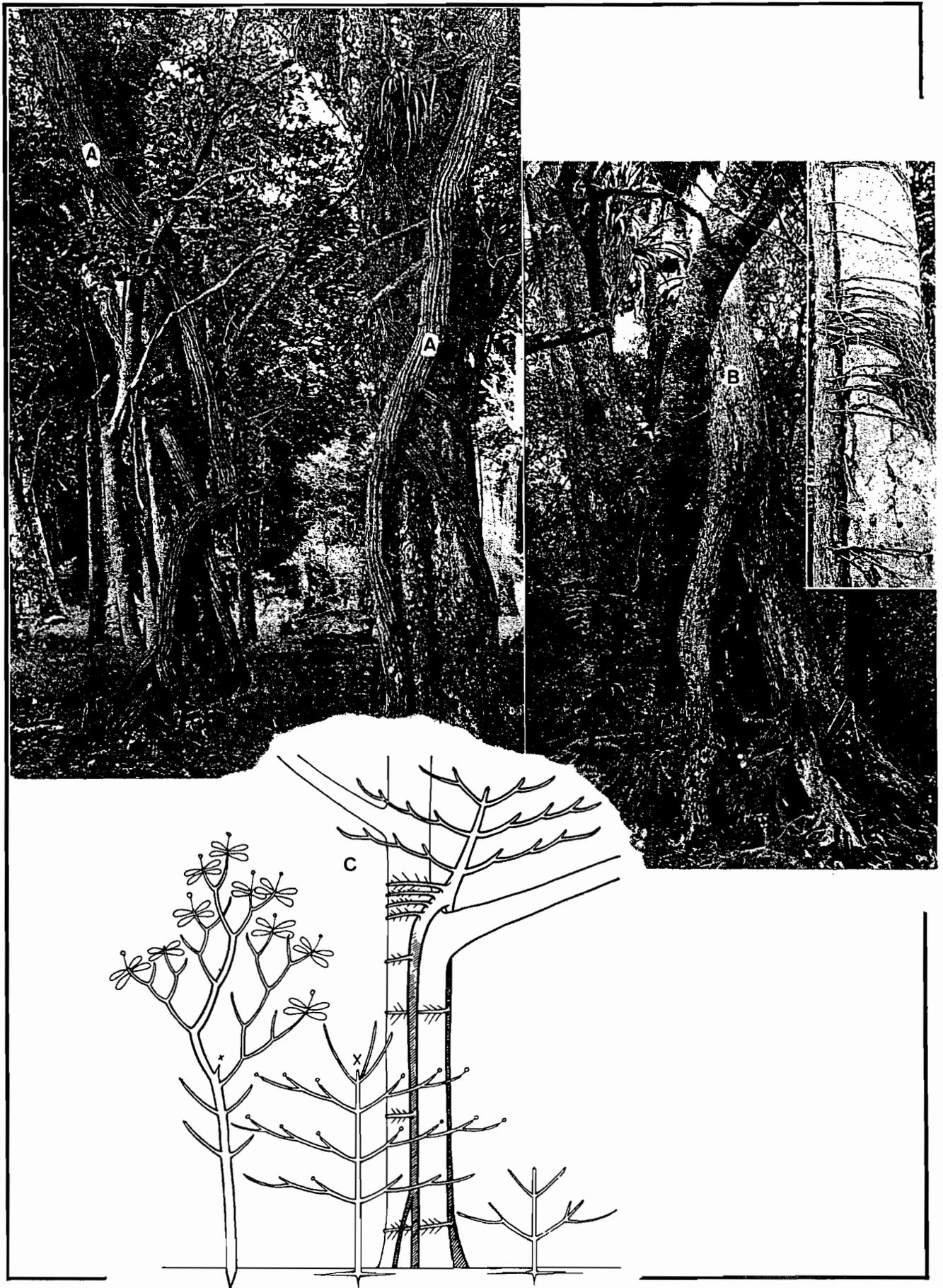


Figure 5 : Quelques héli-épiphytes de Nouvelle Zélande, A : racines de deux *Griselinia lucida* Forst. -Cornaceae- et B : "Rata" *Metrosideros robusta* -Myrtaceae- (d'après Dawson 1966 et 1967) ; et de Nouvelle Calédonie, C : *Fagraea berteriana* A. Gray. -Loganiaceae- (d'après Hallé 1980).

synthèse bibliographique, d'abord différents aspects de leur biologie, puis les caractéristiques du milieu où ces plantes se développent.

## 2.1 - Les capacités d'enracinement

Le système racinaire des héli-épiphytes naît et s'allonge en grande partie dans le milieu aérien et il a reçu, probablement pour cette raison, une attention particulière.

Les racines aériennes se forment sur la tige et les branches des végétaux ligneux et herbacés. Elles sont connues dans de nombreuses familles de plantes tropicales (Gill 1969, Jenik 1973) et chez les arbres, les arbustes, les lianes, les épiphytes. Chez les arbres et arbustes il est fréquent qu'elles n'aient pas une position prédictible. Par contre, chez les lianes et les plantes herbacées elles se développent souvent dans les aisselles foliaires (Gill 1969). Les auteurs distinguent différents types selon la fonction qui leur est attribuée : racines échasses, piliers racinaires, racines d'accrochage... Une particularité des plantes héli-épiphytes, est la grande diversité et l'abondance des racines aériennes ainsi que leur spécialisations fonctionnelles.

Dans le genre *Ficus*, on trouve d'excellents exemples d'exubérance racinaire, qui ont inspiré plusieurs noms : figuiers étrangleurs, éclateurs ("splitter"), banyans (Fig. 6).

Les figuiers étrangleurs, particulièrement abondants dans le sous-genre *Urostigma*, sont des espèces dont le tronc est construit par de nombreuses racines adventives anastomosées (voir plus loin : l'anastomose ; Corner 1940, 1976; Rao 1966). Selon Dobzhansky & Murça-Pires (1954) les racines descendent au sol, augmentent leur diamètre, nourrissent la jeune plante, s'anastomosent et finissent par étrangler l'arbre support. Le figuier devient alors autoportant.

D'autres genres, de différentes familles, montrent des degrés d'évolution vers un type étrangleur : *Clusia* est capable de développer un canevas racinaire, quelques espèces de *Schefflera*, de *Fagraea* et de *Pyrus* émettent des racines aériennes vers le sol (Corner 1940), *Metrosideros*, *Coussapoa* sont fréquemment étrangleurs, tandis que *Pourouma* et *Cecropia* ne le sont qu'occasionnellement (Dobzhansky & Murça-Pires 1954).

Le terme "éclateur" est donné aux figuiers dont les racines entrent dans le tronc du support et peuvent le fendre. C'est le cas de *Ficus religiosa*, un des plus vénérés du monde, commun en Asie à proximité des temples Bouddhistes et Hindous. Héli-épiphyte dans les forêts du piémont de l'Himalaya (Corner 1965), il est aussi largement cultivé par bouturage dans les villes et les parcs tropicaux et même dans des climats secs comme en Israël (Galil 1984). Galil précise que les phases de pénétration des racines dans le support et la conquête du sol sont cruciales et difficiles pour le figuier, raison pour laquelle peu d'individus peuvent y parvenir. De nombreuses plantules meurent avant d'atteindre le sol. En outre l'éclatement d'un tronc vivant est rare. Les supports examinés par



**Figure 6** : Canevas racinaire d'un figuier héli-épiphyte étrangleur, Gabon (photo J. Trolez).

Galil en Israël (*Melia azedarach* et *Olea europea*) montrent des symptômes de sénescence, des fissures ou des troncs relativement creux qui facilitent la pénétration des racines\*. *Ficus abutilifolia*, au Nord du Cameroun, présente les caractéristiques d'un éclateur. Les paysans les sèment parfois dans la fente d'un rocher, que les racines élargiront en poussant, pour en obtenir ainsi des morceaux (Dury 1991).

Le qualificatif de "banian" est donné aux espèces qui ont le même aspect que *Ficus benghalensis* (le banian d'Inde). Ce sont des arbres dont l'appareil caulinaire colonise une grande surface de sol grâce à l'émission de racines adventives à partir de leurs branches. Lors du contact avec le sol et de la croissance en diamètre ces racines deviennent de piliers racinaires qui ont la forme de troncs. Ainsi elles soutiennent une cime qui dépasse la taille ordinaire d'un arbre (Corner 1940). Troll (1942) mentionne le grand banian du jardin botanique de Calcutta (*Ficus benghalensis*), connu pour la largeur de sa cime qui porte environ 500 piliers racinaires. La couronne n'a que 26 mètres de hauteur mais sa surface dépasse les deux hectares. L'auteur cite un autre spécimen encore plus remarquable (à Kubir Bur, île de Nerbuda) avec 1350 racines en forme de tronc et 3000 fines racines aériennes, qui pouvait abriter environ 7000 personnes sous sa cime.

### 2.1.1 - La morphologie des racines adventives et leurs fonctions

Chez les héli-épiphytes ligneux, Schimper 1888, Troll 1942, Putz & Holbrook 1989 et d'autres s'accordent sur la distinction de trois types de racines associés à différentes fonctions :

- les racines horizontales ou ascendantes\*\* à rôle d'absorption et de recherche de nutriments,
- les pivots descendants, organes essentiellement d'exploration aérienne et qui participent à la nutrition de la plante,
- les racines d'accrochage ou préhensiles, qui permettent à l'héli-épiphyte de se maintenir sur le support.

Pour Troll (1942) ces dernières sont agéotropes, pour Schimper (1888) elles ont un héliotropisme négatif, mais toujours encerclant les axes qu'elles rencontrent.

Schimper (1888) fait une description remarquable des types racinaires chez *Clusia rosea* aux Antilles, mais aussi il précise leur évolution dans le temps. Il note que la racine pivotante atteint rapidement le sol, et y introduit un grand nombre d'axes latéraux. Puis, elle manifeste une croissance secondaire. Les racines préhensiles à rôle de fixation, avec une croissance en longueur lente et limitée, souvent simples et de petit diamètre, s'enroulent autour des axes de l'arbre hôte.

---

\* Chez les *Ficus religiosa* adultes, de 20-30 ans, le tronc présente des protubérances longitudinales, semblables aux racines. Une coupe transversale montre que les éléments structuraux de ces protubérances sont en continuité avec le tronc. Elles seraient le résultat d'une activité cambiale (probablement due aux stimulateurs de croissance caulinaire), qui forme plus de xylème juste au-dessous des branches en croissance (Galil 1984).

\*\* Chez certains figuiers, ces racines peuvent atteindre de 5 à 8 cm de diamètre et de 4 à 5 m de longueur (Putz & Holbrook 1989).

Schimper distingue deux systèmes racinaires adventifs. Un système primaire qui provient de la base de la jeune tige et un secondaire formé à partir des rameaux. Les racines de celui-ci se "forment plus tardivement, d'une manière désordonnée et se transforment tantôt en racines de nutrition, tantôt en racines préhensiles, sans que des facteurs externes ne puissent d'aucune manière influencer la vocation de la racine". L'auteur relie *Coussapoa schottii* et les figuiers héli-épiphytes d'Amérique à *Clusia rosea*, car ils présentent la même organisation racinaire.

### 2.1.2 - Les particularités anatomiques des racines adventives

Du point de vue anatomique les différents types de racines présentent souvent des caractéristiques particulières liées à la fonction de fixation, de nutrition et de soutien. Mais les avis sont partagés d'autant plus que les espèces étudiées ne sont pas les mêmes. Il n'est donc pas possible d'en faire une généralisation.

Schimper (1888) trouvait, chez *Clusia rosea*, des différences anatomiques correspondant exactement à la signification biologique des deux formes de racines. Dans les racines de nutrition le bois est composé de nombreux vaisseaux larges et de cellules fibreuses faiblement épaissies. Dans les racines préhensiles les trachéides sont peu abondantes et étroites ; le parenchyme fibreux intermédiaire est fortement épaissi et possède des parois lignifiées. Les éléments du phloème, spécialement les tubes criblés, sont plus larges dans les racines de nutrition que dans les racines préhensiles.

Cependant, la structure du xylème chez *Ficus pertusa* et *F. trigonata* ne diffère pas significativement selon les types de racines. Par ailleurs les études faites sur les rapports entre le diamètre des vaisseaux et la disponibilité en eau, montrent que les diamètres vasculaires sont identiques dans les différentes racines (Putz & Holbrook 1989).

Chez *Ficus benjamina*, *Ficus globosa*, *Clusia* spp, *Oreopanax* spp, *Blakea* spp et *Didymopanax pittieri*, les racines ont des structures anatomiques et morphologiques mécaniquement sophistiquées (Zimmermann *et al.* 1968, Rao 1966, Mattheck 1991, Mattheck & Burkhardt 1990). Chez *Ficus benghalensis* les racines ont une moëlle large, un cortex et un péricycle épais, ainsi qu'un périderme bien développé avec des chloroplastes et de nombreuses lenticelles (Kapil & Rustagi 1966). Les apex de certaines espèces héli-épiphytes ont une couche gélatineuse qui a été interprétée comme une protection contre la déshydratation (Gill 1969).

Pendant leur phase épiphyte, ces plantes ne semblent pas souffrir de manques nutritionnels car l'humus épiphyte est riche en ressources minérales (Putz & Holbrook 1986, 1989, Nadkarni 1981, 1984 a et b). D'autre part la connexion des racines avec le sol implique de conséquences morphologiques ou physiologiques particulières. Un héli-épiphyte dont les racines n'atteignant pas le sol, n'exprime pas sa sexualité (obs. pers.).

La présence du bois de tension\* dans les racines aériennes, a été signalée chez certains héli-épiphytes ainsi que pour des espèces voisines terrestres (Zimmermann *et al.* 1968, Fisher 1982). Il existe pour les figuiers et différentes espèces de *Cecropia* et *Pourouma*. Il n'a pas été trouvé chez *Clusia flava*, *Clusia* sp. et *Brassaia actinophylla*.

Par exemple, lorsque les racines aériennes des branches de *Ficus benjamina* touchent le sol, elles forment du bois de tension. Elles ont alors de 4 à 15 millimètres de diamètre, et elles se mettent sous tension. Pour visualiser cette tension il suffit de couper une telle racine, les deux parties s'écartent de quelques centimètres et il est impossible de les rabouter (expériences de terrain).

Ce bois de tension est le même que celui du système caulinaire, mis à part que pour les racines sa disposition est symétrique. Effectivement, la plante n'a pas "besoin" de réorienter ces racines, elle "veut" seulement les mettre sous tension. Les auteurs en concluent que l'apparition de ce type de bois, chez *Ficus*, est un phénomène normal des jeunes racines aériennes et non pas une réponse du bois aux contraintes internes ou au stress. Le bois de tension doit rendre les racines plus solides pour l'accrochage aussi bien que pour stabiliser les branches latérales lors de la formation des piliers racinaires.

### 2.1.3 - Les capacités d'anastomose des racines

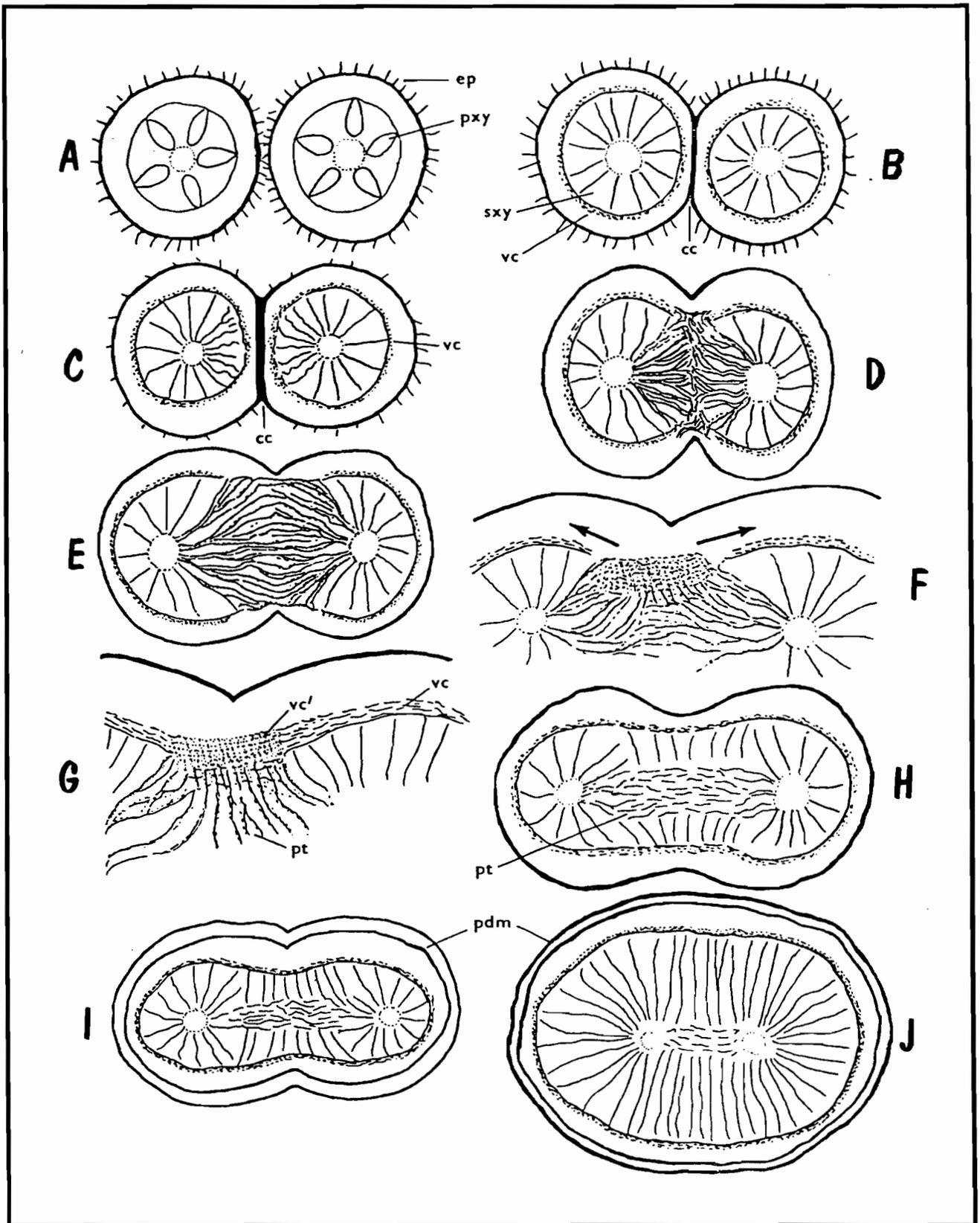
Lorsque deux racines, du même arbre ou des arbres voisins, en croissance sont en contact (sur quelques millimètres ou centimètres), il peut se produire une anastomose (Rao 1966). La signification biologique de ce phénomène est encore confuse. Elle semblerait se produire lorsqu'il y a une forte concentration de racines, ou lorsque le sol est pauvre et peu profond ; elle pourrait avoir une influence bénéfique pour la croissance des plantes concernées (Leroy-Deval 1973).

Bien que les anastomoses ne soient pas caractéristiques des héli-épiphytes, elles méritent d'être signalées. Fréquentes chez *Ficus* (Moraceae), *Brassaia* (Araliaceae), *Metrosideros* (Myrtaceae), tous riches en héli-épiphytes (Corner 1940, Troll 1942, Argo 1964, Dawson & Sneddon 1969). Mais à notre connaissance, aucune hypothèse n'a été émise sur leur signification au sein du groupe qui nous intéresse.

Rao (1966) donne une description précise du phénomène chez *Ficus globosa* de Malaisie (Fig : 7). Les racines concernées peuvent avoir un même diamètre ou pas, et probablement être d'âges différents. L'auteur montre que c'est à partir du parenchyme cortical de la zone de contact et de compression de deux racines, que les cellules se différencient. Elles deviennent méristématiques et leur activité conduit à la formation du nouveau cambium qui relie les stèles préexistantes en une seule. La région centrale de compression reste longtemps parenchymateuse. Le cambium développe un

---

\* Ce type de bois se forme dans les branches ou les troncs inclinés et permet leur réorientation dans l'espace. Il est classiquement admis que le bois de tension se développe sur la face supérieure d'un axe incliné (Detienne 1988), cependant il peut se trouver sur la face inférieure si la plante "décide" de s'incliner (Loup com. pers.) . Le bois de tension a été également trouvé dans des racines traçantes au sol, chez *F. elastica*, *Ficus* sp. (Fisher 1982).



**Figure 7 :** Représentation schématique de la fusion racinaire chez *Ficus globosa* (Malaisie) d'après Rao (1966). **A :** Section transversale de jeunes racines aériennes. **B, C :** Racines aériennes plus âgées en contact ; noter le cortex compressé (cc) ; lors du contact, les poils unicellulaires de l'épiderme (ep) se fusionnent et leur parois disparaît. **D, E :** Les tissus de la zone de contact deviennent plus fins, il y a formation de tissus parenchymateux (pt) entre les deux stèles et le cambium (vc) est interrompu. **F :** Les cellules situées dans la région de compression deviennent méristématiques. **G :** Elles forment du nouveau cambium (vc') qui relie les préexistants. **H, I :** Réorganisation du cambium et formation du xylème secondaire (sxy) entre les deux stèles. **J :** Développement d'un périoderme (pdm) épais qui complète la formation de l'écorce.

périderme épais qui complète la formation de l'écorce, sans laisser aucune trace de la fusion des racines.

Les anastomoses associées à une forte croissance cambiale sont à l'origine des racines dites étrangleuses.

## 2.2 - Le lignotuber

Chez la plupart des espèces héli-épiphytes la base de la jeune tige et la partie proximale de la racine primaire sont renflées (Troll 1942, Berg & Michaloud com. pers.). Cette structure ligneuse, connue sous le nom de lignotuber ou xylopodium, est classée selon les auteurs, soit dans les spécialisations racinaires (Jenik 1978), soit comme des spécialisations de la partie souterraine de la base des tiges (plusieurs auteurs *in* Atger 1992).

La présence du lignotuber chez les héli-épiphytes (Fig. 8) et épiphytes\* a inspiré les interprétations les plus diverses.



Figure 8 : Noter le lignotuber chez *Ficus guaranitica* (d'après Chodat 1920).

\* Cette structure, proéminente chez les plantules de différentes espèces héli-épiphytes du genre *Ficus*, *Clusia*, *Coussapoa*, *Didymopanax*, est également répandue chez certains épiphytes : *Souroubea* (Marcgraviaceae), *Drimys* (Winteraceae), dans la famille des Ericaceae, des Santalaceae (Troll 1942, van Steenis 1972, Madison 1977, Putz & Holbrook 1989, Vink 1993, etc.).

Troll (1942) le considèrait comme une structure d'aide à l'accrochage du jeune plant, car c'est à partir de cette structure que se développent, chez la plantule, de nombreuses racines de fixation très ramifiées. Went 1940, Chodat 1920, Putz & Holbrook 1989 pensent que le lignotuber pourrait contribuer à l'accumulation d'amidon et d'eau. Pourtant, il est présent chez des Ericaceae, dans des conditions où le stockage d'eau ne semble pas être nécessaire (Van Steenis 1972), et chez les arbres des zones sèches, nullement épiphytes (*Eucalyptus australiensis*, Hallé com. pers.).

Atger (1992) précise que l'identification d'un lignotuber est plutôt fonctionnelle. En effet, des études effectuées sur l'anatomie de cette structure montrent que le bois contient des bourgeons dormants, des carbohydrates et les nutriments nécessaires pour le développement de la plantule (James 1984).

## **2.3 - Les fruits**

Les héli-épiphytes appartenant à des familles très différentes (voir plus loin "importance systématique") présentent également des fruits très divers : capsule, drupe, sycone.... Ils peuvent avoir une taille petite ou grande, ils peuvent être déhiscent ou pas, présenter une coloration externe vive ou terne. Mais en général ils ont de nombreuses graines de petite taille.

Leur prédation par certaines fourmis peut être un facteur important dans la réduction de leur nombre (Laman 1996b), mais ce phénomène peut aussi avoir un rôle positif dans leur dispersion (voir paragraphe 2.3.2).

### **2.3.1 - La microspermie**

Madison (1977) analyse les avantages d'avoir de nombreuses graines de petite taille.

Vu la niche qu'occupent les plantes de la canopée, elles ont probablement plus de chance de coloniser un site par la production de nombreuses petites graines, dont quelques unes peuvent atteindre l'endroit favorable, que d'un petit nombre de grosses.

La taille de la graine et le microrelief de l'écorce de l'arbre support peuvent être complémentaires. Les petites fissures qui se remplissent d'humus permettent la germination des petites graines.

Les petites graines ont un plus grand rapport surface/volume que les grosses ; à perméabilité égale elles peuvent s'imbiber plus vite avec moins d'eau. Ceci peut être important dans un habitat normalement sec où la disponibilité en eau est intermittente et souvent brève.

### **2.3.2 - La dissémination**

La dissémination joue un rôle essentiel dans la répartition spatiale des héli-épiphytes. Comme le montre Sabatier (1983) en forêt guyanaise, elle est d'importance primordiale dans l'équilibre des

populations et dans la régénération forestière. Si l'on considère le nombre de facteurs\* qui interviennent, on peut mieux comprendre que son étude reste souvent au niveau hypothétique et descriptif. Chez les héli-épiphytes une grande diversité de fruits et de types de dissémination se combine avec un site de germination particulier que l'on commence à peine à connaître, la canopée.

On sait actuellement que les graines des héli-épiphytes sont pour la plupart dispersées par les animaux arboricoles : singes, marsupiaux, chauves-souris frugivores, toucans et beaucoup d'autres oiseaux (Corner 1940, Snow 1981, Wheelwright *et al.* 1984, Titus *et al.* 1990, Laman 1995, Hammond & Brown 1995...).

Ainsi la modalité de dispersion la plus fréquente est la zoochorie. Mais de rares exemples de dispersion anémophile se trouvent dans le genre *Metrosideros* (Myrtaceae) en Nouvelle Zélande et *Cosmibuena* (Rubiaceae) des Néotropiques (Putz & Holbrook 1986). Par ailleurs, on a suggéré l'existence de systèmes de dispersion complexe : chez *Ficus microcarpa*, au Sud de la Floride, les graines sont d'abord dispersées par les vertébrés puis par les fourmis (Kaufmann *et al.* 1991). Cette myrmécochorie et l'association avec les "jardins de fourmis", a été interprétée comme avantageuse pour l'établissement des héli-épiphytes ; elle assure la réduction de la compétition grâce à la dispersion des graines, leur dépôt dans des microsites riches en nutriments et en humidité, une certaine protection contre l'herbivorie (différents auteurs in Kaufmann *et al.* 1991).

Les graines de figuiers passent intactes dans l'intestin de la plupart des consommateurs, à l'exception de certains pigeons en Asie (Lambert 1989). L'effet du passage dans le tractus digestif des animaux sur la levée de dormance des graines, est connu pour certaines espèces de régions tropicales (Sabatier 1983). S'il y a une accélération de la germination due au passage dans le tube digestif de vertébrés (Midya & Brahmachary 1991) cela est probablement dû à l'absorption d'eau plutôt qu'au fait qu'elles ont transité dans l'intestin d'un animal.

Le genre *Ficus* se trouve parmi les plantes tropicales des trois continents, qui attirent le plus grand nombre d'espèces d'oiseaux\*\* (Snow 1981). D'ailleurs, c'est le seul mode de dispersion pour de nombreuses espèces (Laman 1995). A Kuala Lompat (Malaisie), *Ficus* représente la ressource clé des oiseaux pour plusieurs raisons : l'abondance des individus et l'importance de leur production de fruits, la synchronie de la maturation des figues au sein d'une même cime, la fructification asynchrone dans la population, et les intervalles courts entre les différentes fructifications (Lambert & Marshall, 1991).

---

\* Types et densité de fruits, position sur la plante, accessibilité pour les consommateurs, types et efficacité de dissémination, nombre de consommateurs-disséminateurs impliqués, etc. (Sabatier 1983).

\*\* Dans une étude effectuée dans les forêts de Monteverde, Costa Rica, Bronstein & Hoffmann (1987) trouvent parmi 70 espèces d'oiseaux frugivores, 26 qui mangent des fruits de *F. pertusa* et 21 qui sont attirées par *Ficus tuerckheimii*. D'autres espèces héli-épiphytes du même site, en attirent moins : *Clusia alata*, *Didymopanax pittieri* sont visités seulement par 5 et 6 espèces respectivement (Wheelwright *et al.* 1984).

## 2.4 - Caractéristiques de la canopée

Quelles sont les conditions de la canopée\* qui permettent l'installation des héli-épiphytes ? Les travaux relatés dans la littérature, concernent principalement les communautés épiphytes, et font ressortir de nombreux facteurs. Ils varient localement selon les conditions climatiques et les caractéristiques propres aux arbres qui structurent la canopée. Les gradients concernant la disponibilité des nutriments, les propriétés de l'écorce des arbres supports, la concentration de CO<sub>2</sub>, les substances sécrétées par certains animaux et plantes, sans oublier les orages, la foudre, les radiations ultraviolettes, qui ont lieu dans la canopée et pas au-dessous, donnent une idée de l'hétérogénéité de ce milieu.

### Les éléments minéraux

Contrairement à certaines idées reçues, les nutriments ne sont pas toujours en quantité limitée (Nadkarni 1981). Selon une étude réalisée au Vénézuéla, l'origine et la composition chimique du substrat épiphyte accumulé sur l'écorce du support, sont très différentes de celles du sol. Il est plus acide, contient plus de matière organique et la concentration de certains éléments nutritifs est plus élevée (Putz & Holbrook 1989).

### La lumière et l'eau

Parmi les principaux facteurs climatiques qui conditionnent la vie dans la canopée, Wolf (1993) accorde une importance particulière à la radiation\*\* et à la disponibilité hydrique.

Le nombre d'heures de lumière et la durée moyenne du soleil voilé sont plus élevées dans la canopée que dans le sous-bois. Les températures sont plus importantes et plus fluctuantes dans la haute canopée.

Les précipitations, partiellement absorbées par la canopée, dépendent de la forme des arbres qui donne une distribution inégale de l'eau et transporte des nutriments dissous. L'eau qui ruisselle sur les branches est plus riche en nutriments que l'eau de pluie. L'importance de l'eau des brouillards et de la rosée pour les épiphytes a été signalée (Sugden & Robins 1979). L'humidité relative en périphérie de la canopée est en moyenne inférieure et plus fluctuante que sous les arbres. La vitesse du vent influence l'intensité et la fréquence des cycles de sécheresse et d'humidité de la canopée. Ces cycles sont importants par exemple, dans le pool de libération de sucres et nutriments des bryophytes (Coxson 1991) et peuvent être d'intérêt pour d'autres habitants de la canopée.

---

\* Selon Hallé (1990) et d'autres chercheurs considèrent la canopée comme une couche biologique centrée autour de l'interface forêt/atmosphère. Leur épaisseur varie selon le phénomène ou le groupe qu'on étudie, d'une "peau" à tout le profil forestier, .

Birnbaum (1997) décrit la surface de la canopée comme une nappe ondulante modelée principalement par deux phénomènes : l'étirement vers le haut dû aux groupes d'arbres émergents et l'effondrement produit par différentes perturbations comme les chablis ou les arbres morts sur pieds.

\*\*La radiation photosynthétiquement active semble être un facteur plus important pour les épiphytes que pour les héli-épiphytes. En effet, on distingue souvent les épiphytes de soleil et d'ombre (Richards 1952) ou de lumière directe ou diffuse (Evans 1956, Anderson 1964)

### 2.4.1 - Rôle de la lumière dans la germination

La germination de certains héli-épiphytes n'est pas toujours liée aux conditions de fort éclairage. En effet, la germination dans les fruits tombés au sol a été observée chez des représentants du genre *Clusia* héli-épiphytes (obs. pers.) et *Ficus* (Ramirez 1976, Berg com. pers.). Mais les informations sont trop ponctuelles pour en faire une généralisation.

On sait actuellement que la plupart des espèces du genre *Ficus*, terrestres et héli-épiphytes, a besoin de soleil direct, mais ceci varie selon les groupes. Laman (1995) dans ses recherches sur l'écologie des plantules des figuiers étrangleurs, en fait une bonne synthèse. Bessey (1908) a montré que la lumière était nécessaire pour la germination de *F. aurea* en Floride. Galil et Meiri (1981) confirment que les graines de *Ficus religiosa* ne germent pas à l'obscurité, mais que la germination est possible avec peu de lumière. Laman (1995) trouve que *F. stupenda*, *F. dubia* et *F. xylophylla* à Bornéo, peuvent germer avec des conditions de lumière insuffisantes pour la germination des supports, ou celle de la banque de graines des arbres pionniers de la même région (ex : spécialistes de chablis).

### 2.4.2 - L'humidité - la sécheresse lors de la germination

L'humidité semble avoir une importance capitale pour la germination des certains héli-épiphytes. Chez les figuiers les graines régulièrement desséchées par le soleil ne germent jamais (Galil et Meiri 1981, Titus et al 1990). Des expérimentations sur la capacité germinative de *F. stupenda* à Bornéo (Laman 1995\*) confirment les résultats précédents. L'auteur constate qu'une humidité constante permet la germination même sous des conditions de faible éclairage.

D'autres variables telles que la quantité de sol et la hauteur dans la canopée, n'ont pas d'effet significatif sur la germination.

Une couche visqueuse qui entoure la graine de nombreux figuiers, semble avoir des propriétés hydrophiles (Bessey 1908, Ramirez 1976, Michaloud & M. Pelletier 1978). Les avis sur le rôle de cette couche sont partagés. Pour certains elle empêche la germination sur des écorces nues. Elle doit être digérée par des bactéries, qui habitent le sol ou la matière organique, avant la germination (Ramirez 1976). Pour d'autres elle pourrait aider à l'absorption et à la rétention de l'humidité nécessaire pour la germination (Laman 1995). Les spécialistes du genre *Ficus* précisent que cette couche de mucilage, n'existe pas seulement chez les figuiers héli-épiphytes mais aussi chez les terrestres (Corner 1940, Berg 1984a). D'ailleurs il y a beaucoup d'espèces dont les graines ont du

---

\* Laman (1995) étudie la capacité germinative dans des chablis éclairés et dans des situations faiblement éclairées. Il analyse trois types de substrats : sol, mousse, écorce avec différents traitements de lumière. Les graines dans des conditions de faible éclairage ont mieux germé car elles ont une humidité plus constante. Les graines dans des situations de fort éclairage dans des chablis se dessèchent. La germination a été meilleure dans le sol, moyenne dans la mousse et plus faible dans l'écorce. La capacité de rétention d'eau des différents substrats peut être une explication. La germination dans différents sites de la canopée a été également examinée : un substrat ligneux en cours de pourrissement semble être favorable, tandis qu'une couche de feuilles et d'écorce montre peu de germinations.

mucilage (ex. Dipterocarpaceae). Certaines sont même utilisées en pharmacie pour favoriser le transit intestinal (Edelin, com. pers.).

## 2.5 - Les adaptations à la sécheresse

Comme nous l'avons vu, la vie dans la canopée est soumise à de sévères conditions de sécheresse périodique. Schnell (1970) considère les héli-épiphytes parmi les xérophytes. Ils partagent nombre d'adaptations physiologiques et morphologiques avec les épiphytes : feuillage xéromorphe, cuticule épaisse, stomates en dépression, accumulation d'eau dans l'hypoderme (Putz & Holbrook 1986).

Chez certaines espèces du Vénézuéla et du Costa Rica (*Ficus nymphaeifolia*, *F. obtusifolia*, *F. pertusa*, *F. trigonata*, *F. tuerckheimii*, *Clusia minor* et *Coussapoa villosa*), le contenu en eau et en éléments nutritifs des feuilles est significativement plus élevé pendant la phase épiphyte que lorsqu'ils atteignent le sol (Putz & Holbrook 1989, Holbrook & Putz 1996).

Le système de photosynthèse CAM\* par lequel les plantes perdent moins d'eau pendant l'assimilation de CO<sub>2</sub> que les autres car l'ouverture des stomates est nocturne, a été trouvé dans 57% des épiphytes vasculaires (Lüttge 1995 d'après Griffiths 1989). Il a été récemment décrit pour certains héli-épiphytes. Chez plusieurs espèces du genre *Clusia* le passage facultatif de C<sub>3</sub> à CAM selon la saison, a été interprété comme une adaptation à la sécheresse. Cependant, ce fonctionnement n'est pas répandu chez tous les héli-épiphytes ; *Blakea grandifolia*, *Coussapoa villosa*, *Oreopanax capitatus*, *Ficus* spp. ont un fonctionnement typique en C<sub>3</sub> assimilant le CO<sub>2</sub> pendant la journée (Tinoco & Vazquez-Yanes 1983, Ting *et al* 1985, 1987, Schmitt *et al.* 1988, Borland *et al.* 1992).

## 2.6 - L'importance systématique et écologique

Si on compare les espèces épiphytes vasculaires (environ 28000 espèces, Madison 1977) avec les espèces héli-épiphytes (moins de 2000), les premières englobent plus de 10% des plantes du monde, tandis que les deuxièmes représentent seulement 0.8% (Putz et Holbrook 1986, Gentry et Dodson 1987). Cependant en terme de biomasse, Kelly (1985) trouve pour les forêts humides de l'Est de Jamaïque, que les héli-épiphytes du genre *Clusia* dépassent celle des épiphytes. D'autre part, l'étendue phylogénétique et la présence des héli-épiphytes dans les milieux tropicaux ne sont pas négligeables.

---

\* Au cours de l'évolution, se sont développées deux variantes de l'assimilation photosynthétique du CO<sub>2</sub> : le métabolisme crassulacéen (CAM : Crassulacean Acid Metabolism) et la photosynthèse en C<sub>4</sub>. Elles conduisent par des chemins différents au même résultat : la réduction des pertes d'eau au cours de l'absorption du CO<sub>2</sub>. Le métabolisme CAM (très répandu dans la famille de Crassulacées) est connu actuellement de 28 familles de plantes vasculaires ; selon Hallé (com. pers.) il est plus fréquent dans les tropiques qu'en région tempérée. Sa large dispersion parmi les végétaux supérieurs montre qu'il est apparu indépendamment à divers niveaux de la phylogénèse (Lüttge *et al.* 1992).

A notre connaissance, leur abondance en forêt primaire a été peu abordée. Généralement on considère le pourcentage d'arbres colonisés par les héli-épiphytes comme indice de leur abondance. Dans la plupart des forêts de plaine ils concernent moins de 10% des arbres (Putz & Holbrook 1986). A l'île de Barro Colorado, Panama, sur 6 ha, 9,8% (Todzia 1986) ; dans les forêts humides de plaine au Vénézuéla, 13% d'arbre (DBH > 10cm) portent des espèces de *Clusia* ou *Ficus* (Putz 1983), au Zimbabwe 12,6% (Guy 1977), dans la forêt de Tai (Côte d'Ivoire) 20.6% des 160 espèces d'arbres portent des figuiers héli-épiphytes (Michaloud & Michaloud-Pelletier 1987). Nos recensements dans une parcelle de forêt primaire en Guyane (St. Elie), montrent que 17% des 600 arbres (DBH > 10cm) répertoriés, portent des héli-épiphytes (non publié).

### 2.6.1 - Les genres ayant des représentants héli-épiphytes

Madison (1977) propose une liste de genres d'épiphytes vasculaires où il inclut également les héli-épiphytes. Vingt ans plus tard, cette liste demeure la plus complète. Nous présentons un tableau (Annexe 1) basé sur ses compilations concernant les genres ligneux (à l'exception de *Philodendron*) et complété par nos recherches bibliographiques (colonne "commentaires"). Lorsque les espèces ont été mentionnées nous les avons incluses, sauf pour *Coussapoa*, *Clusia* et *Ficus* que nous traiterons en détail.

### 2.6.2 - Etendue phylogénétique

L'épiphytisme, dans un sens large (incluant épiphytes et héli-épiphytes) existe dans 65 (Madison 1977) à 83 familles de plantes vasculaires (Kress 1986 in Gentry & Dodson 1987). Pour la plupart ce sont des familles d'Angiospermes sauf une dizaine correspondant aux fougères, une aux Chlamydospermes (trois espèces de *Gnetum*) et une aux Cycadales (une espèce de *Zamia*). Environ 50% sont herbacés et 50% ligneux. D'après nos recherches bibliographiques, 33 familles ont des représentants héli-épiphytes. Au premier abord, ce mode de vie semble être répandu au sein de taxa qui ne sont pas directement reliés (Fig. 9).

Aucune de ces familles n'est exclusivement représentée par des héli-épiphytes. Selon Madison (1977) elles ne semblent pas avoir un ancêtre commun. Dans chaque cas l'épiphytisme et l'héli-épiphytisme sont probablement des adaptations récentes au sein des familles terrestres. Pour Burger (1985 in Gentry & Dodson 1987), peu de descendants ont été capables de rentrer dans la niche épiphyte, probablement à cause d'un ensemble complexe d'adaptations.

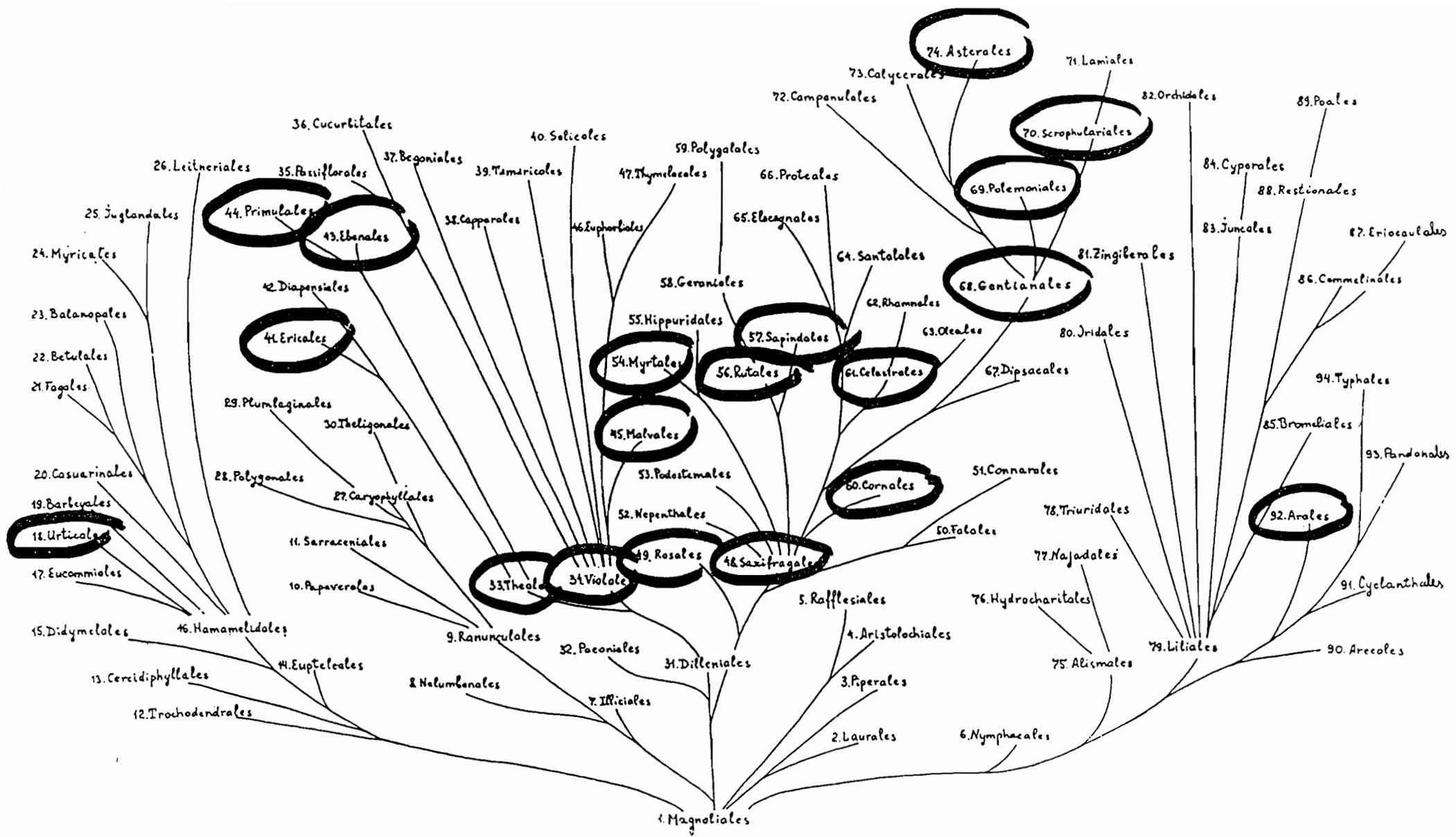


Figure 9 : Dendrogramme montrant les probables relations entre les ordres d'Angiospermes (d'après Takhtajan 1966). Nous y avons encerclé les ordres ayant des représentants héli-épiphytes.

Actuellement le nombre d'hémi-épiphytes ligneux peut-être grossièrement estimé. Parmi les familles les plus importantes, on trouve les Moraceae (entre 250 et 300 espèces, soit 1/3 du genre *Ficus*), les Clusiaceae, les Melastomaceae et les Araliaceae (avec environ 90 espèces), les Cecropiaceae (avec plus de 45 espèces) ; puis les Ericaceae, les Rubiaceae, les Loganiaceae et les Marcgraviaceae, dont les apports en espèces hémi-épiphytes n'est pas négligeable (annexe 1).

Les hémi-épiphytes semblent être le mieux représentés dans les Néotropiques (Berg com. pers.) ; suivent en importance l'Asie et les Iles du Pacifique Sud (avec la Nouvelle Zélande étant particulièrement riche), l'Afrique et Madagascar étant nettement plus pauvres (Gentry & Dodson 1987).

### 2.6.3 - Les hypothèses sur l'évolution de l'hémi-épiphytisme

L'acquisition d'un mode de vie hémi-épiphyte est fréquemment considérée comme une évolution de plantes terrestres vers un milieu "aérien" (la canopée). De nombreux auteurs y ont réfléchi à propos des épiphytes (Schimper 1988, Pittendrigh 1948, Benzing 1984), d'autres ont abordé les différents degrés d'évolution vers un type "étrangleur" (Dobzhansky & Murça-Pires 1967, Corner 1958, Ramirez 1977).

Selon Berg & Michaloud (in prep.), si on suppose que l'hémi-épiphytisme a pu se mettre en place par des voies semblables à celles des épiphytes, on peut considérer trois possibilités :

- De l'épilithisme\* à l'épiphytisme . Ces deux modes de vie ont des similitudes écologiques : peu d'eau et peu d'aliments. De nombreuses espèces d'Orchidées et de Broméliacées ainsi que *Ficus* et *Clusia* en sont des exemples. Cependant *Ficus* ne peut pas être complètement associé aux conditions oligotrophiques.

- Adaptations au froid. Dans des conditions subalpines la transition d'une vie terrestre vers une vie épiphyte\*\* dans les forêts de montagne semble être commune et facile (ex. Ericaceae, Van Steenis 1972). Cette transition implique également des conditions oligotrophiques. Mais peu d'espèces du genre *Ficus* peuvent être considérées comme des composantes des forêts de nuages.

- Du sous-bois vers la canopée (Laing & Blackwell 1964). On peut imaginer une ascension graduelle le long des troncs des arbres réalisée par des espèces grimpanes (Araceae, Bignoniaceae, Marcgraviaceae). Ceci n'est pas facile pour les arbres ou les grands arbustes (*Ficus*, *Coussapoa*, *Clusia*).

---

\* Une plante est épilithe lorsqu'elle se développe sur la roche ou un autre substrat inorganique (Lincoln *et al.* 1982)

\*\* Actuellement on observe le passage inverse : une même espèce peut être hémi-épiphyte en bas de la montagne et terrestre en haut (ex.: *Clusia* aux Antilles et en Guyane aux environs des inselbergs).

La plupart des espèces du sous-genre *Urostigma*, considéré comme primitif, (le plus ancien des *Ficus* dû à la fonction monoïque de la figue, Berg 1989) sont des héli-épiphytes. Selon Berg & Michaloud (com. pers.), on pourrait considérer pour *Ficus* que la vie terrestre est arrivée secondairement à partir des formes héli-épiphytes.



Vue de la canopée d'une forêt primaire, Crique Voltaire en Guyane, prise à partir du Radeau de Cimes (mission scientifique 1996). Noter la place occupée par plusieurs *Clusia* sp. héli-épiphytes au sein de la cime de leurs hôtes.

### 3 - Bilan et problématique

La notion de type biologique ou de forme de croissance, qui tente d'exprimer l'existence d'une adaptation entre la structure d'une plante et le milieu dans lequel elle se trouve, est admise par tout le monde.

Cependant elle revêt des réalités différentes selon les auteurs ; ces derniers ne s'accordent pas sur la nature de ces types fondamentaux et surtout sur leurs limites (exemples).

Ces différences de position peuvent paraître peu importantes. Elles le seraient s'il s'agissait d'une simple question de classification ou de typologie, mais en réalité elles reflètent notre incompréhension profonde des mécanismes qui président à l'adaptation d'une plante à son milieu.

Approfondir la notion de type biologique et surtout comprendre leurs propriétés est actuellement l'un des moyens les plus efficaces pour faire avancer notre connaissance des processus adaptatifs et par conséquent de l'Evolution. C'est dans ce contexte que se place notre recherche.

Nous nous sommes intéressés aux hémi-épiphytes car ces plantes constituent un groupe biologique particulièrement intéressant pour l'étude des problèmes d'adaptation. Peu étudié et controversé, ce type biologique facilement circonscrit regroupe à lui seul une multitude de caractères morphologiques et fonctionnels très spécifiques. Il nous a semblé que son étude pouvait permettre, mieux qu'avec d'autres, de faire ressortir les mécanismes qui ont permis à certaines plantes de s'adapter à leur milieu d'autant plus que certaines espèces peuvent selon la situation vivre aussi bien en tant qu'individus terrestres qu'en hémi-épiphytes. Mais il nous a paru que l'approche habituelle était insuffisante. Jusqu'à présent en effet les différents travaux ont porté sur des points très spécifiques de la biologie de ces organismes notamment leur germination ou la présence de grandes racines descendant le long des arbres support. Nous avons cherché à élargir cette approche en nous intéressant à la structure de ces plantes depuis leur germination jusqu'à leur établissement dans la cime de l'arbre et à leur sénescence. En d'autres termes nous avons cherché à comprendre l'ensemble de la biologie du développement de ces espèces afin d'avoir toutes les informations nécessaires pour réfléchir aux processus adaptatifs de ces plantes à leur milieu et à la notion de type biologique.



# Chapitre II

## Introduction

L'objectif de ce travail étant d'aborder la biologie du développement des héli-épiphytes du point de vue de leur ontogenèse, nous avons observé la structure des individus à des stades de croissance différents, et ceci au sein de chaque espèce. Pour y parvenir nous avons utilisé la méthode de l'analyse architecturale et particulièrement les stratégies de réitération. Lorsque l'information recueillie des individus héli-épiphytes n'était pas suffisante pour la compréhension de leur développement, nous l'avons complété avec l'analyse des individus de la même espèce, poussant au sol. Cependant, parfois, les données concernant un des systèmes ramifiés (caulinaire ou racinaire) sont déséquilibrées ou incomplètes. Mais cela ne nous a pas empêché de desceller les processus réitératifs.

Par ailleurs, il nous a paru convenable pour élargir le champ des interprétations architecturales, de faire une sorte "d'état de lieux" sur l'importance des héli-épiphytes dans le système forestier. Pour ceci nous avons réalisé un échantillonnage systématique de leur répartition en forêt primaire.

## 1 - Les sites d'étude

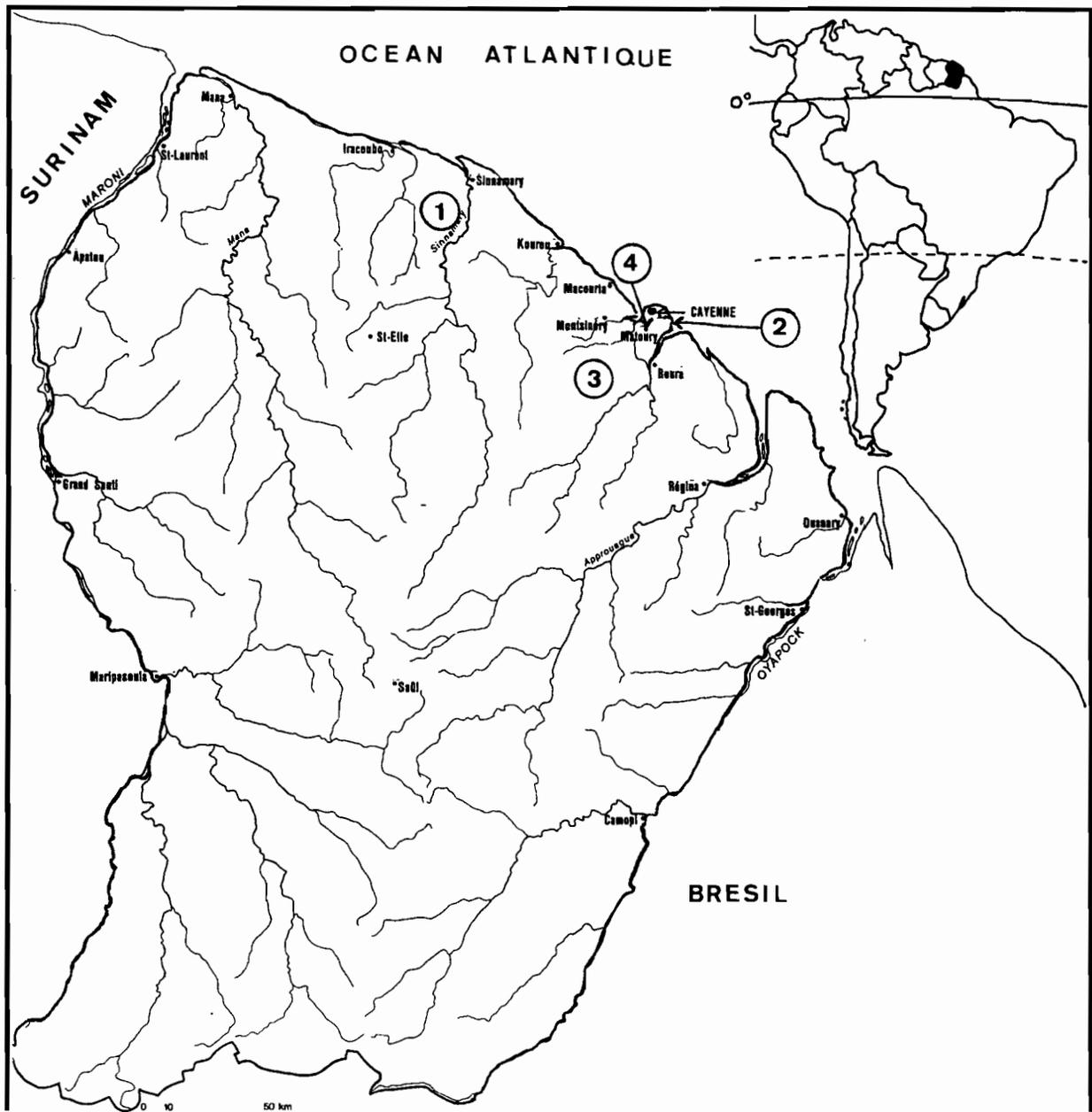
Le présent travail traduit les résultats de 21 mois d'observations de terrain, menées essentiellement en Guyane française et complétées par une mission au Vénézuéla.

Les sites ont été choisis selon différentes exigences. D'abord en fonction des moyens logistiques qui devaient être convenables pour de longs séjours en forêt. D'autre part en fonction des connaissances scientifiques acquises dans les domaines qui nous intéressent. En effet, en Guyane, les travaux qui concernent notre site d'étude comptait en 1989, 276 publications (Prévost 1989). Par ailleurs, nous avons privilégié l'existence des pistes ou des ouvertures en forêt nécessaires pour les études en architecture. A l'intérieur d'une forêt dense, la manque de recul aussi bien que la densité et l'agencement des cimes dans la canopée, empêchent une observation correcte, particulièrement lorsqu'il s'agit de l'étude des grands arbres.

En Guyane (Fig. 10), le principal site d'étude a été la station de recherche de la Piste de St Elie (1), mise en place en 1977 par le CIRAD en collaboration avec l'ORSTOM. Elle est située en forêt de plaine (5°N-53°W) à une trentaine de kilomètres du bord de mer, et à une vingtaine de kilomètres au sud-ouest de la ville de Sinnamary. Par ailleurs des observations complémentaires ont été faites dans trois stations riches en espèces héli-épiphytes :

- Rocher de Montravel situé en bord de mer et à quelques kilomètres à l'est de Cayenne (2)
- Piste de Nancibo, perpendiculaire à la route nationale 2 (appelée Route de l'Est) à environ 35 km au sud de Cayenne (3)

- Sentiers de la Mirande (Mont Grand Matoury) ; il s'agit d'une forêt protégée à une dizaine de kilomètres au sud de Cayenne (4).



**Figure 10:** Localisation de la Guyane, avec les différents lieux d'étude (voir texte)

Au Vénézuéla (Fig11) les observations ont été menées essentiellement dans les Parcs Nationaux et les Réserves Forestières :

- Parc National Sierra Nevada dans la Cordillère des Andes, dans une forêt dense à environ 2000 mètres d'altitude (1).

- Parc National "Henri Pittier" dans la Cordillère de la Costa, forêt de nuages à 1000-1200mètres d'altitude (2).
- Parc National "Cerro Copey", Ile Margarita au nord-est du pays, forêts caducifoliées du piedmont (3).
- Parc National "Canaima", qui abrite essentiellement La Gran Sabana, mais aussi les forêts denses de la "Sierra de Lema" vers la limite nord (4).
- Réserve Forestière de la "Serrania de Imataca" dans l'Etat Bolivar au sud du Delta de l'Orénoque (5).
- Réserve Forestière du massif de "Cuao- Sipapo" dans l'Etat d'Amazonie avec des forêts denses sempervirentes (6).

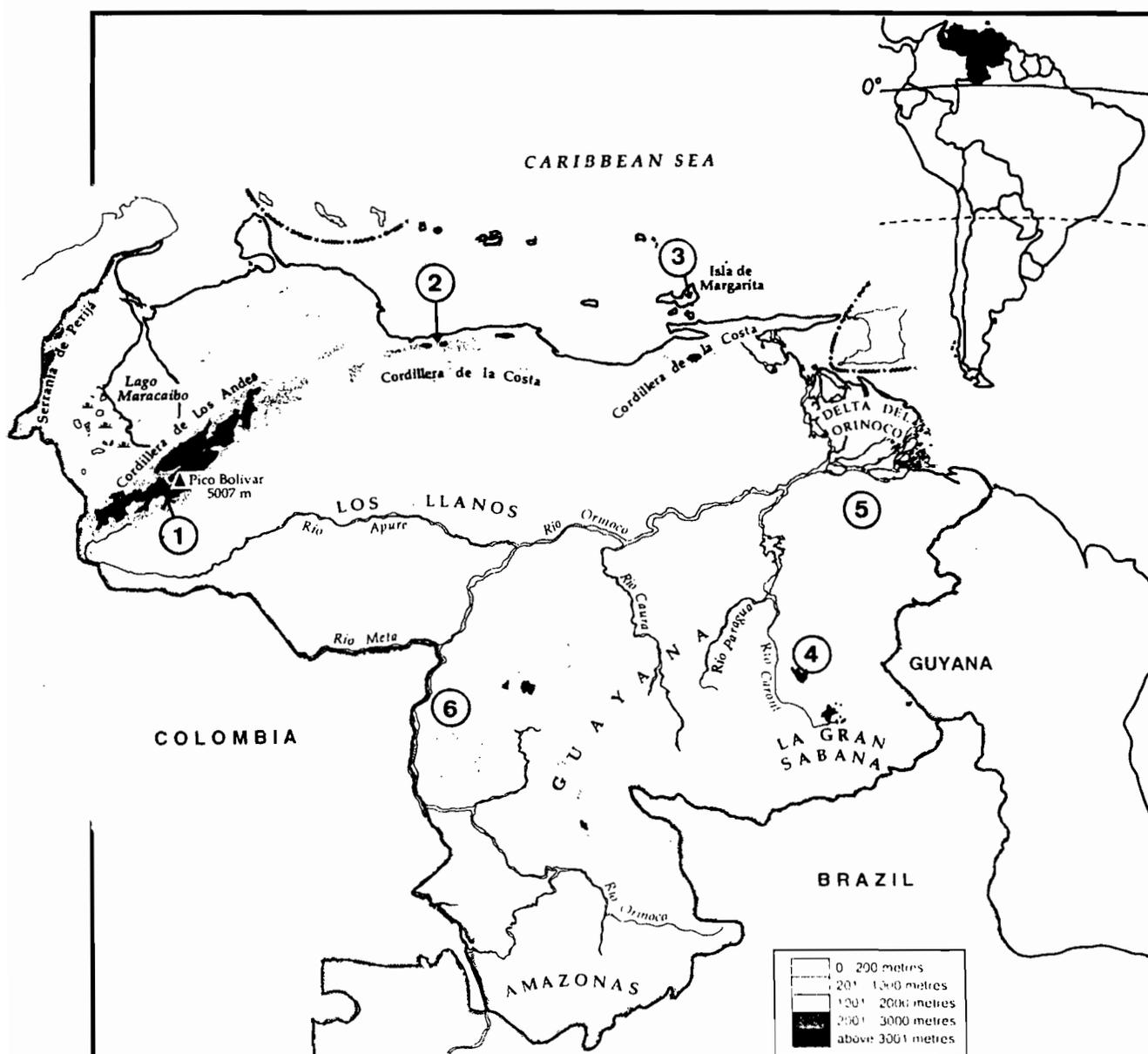


Figure 11: Vénézuéla, avec les différents lieux d'étude (voir texte)

## 2 - Méthode d'étude de la répartition des héli-épiphytes en forêt primaire

Afin de comprendre comment la plasticité des héli-épiphytes contribue à l'occupation de l'espace dans la canopée, nous avons effectué leur inventaire dans une parcelle de forêt primaire en Guyane. Cet inventaire ne prétend pas avoir une valeur statistique, mais il nous offre un cadre de référence dans ce domaine et des informations complémentaires aux études architecturales.

### 2.1 - Présentation de la parcelle étudiée

La répartition des héli-épiphytes a été étudiée dans une parcelle de 1 ha (Fig. 12) qui se situe au sein d'une zone de 10 ha ("Parcelle Biodiversité 1B-10B"), étudiée par Prévost et Sabatier (1993) qui ont inventorié et référencé tous les arbres de diamètre à hauteur de poitrine (DBH)  $\geq 10$  cm, afin de connaître la variabilité spatiale et temporelle du peuplement à cette échelle. Elle coïncide avec celle de Molino (en cours) conçue pour analyser la diversité floristique des arbres de diamètre inférieur (DBH compris entre 2 et 10 cm). Par ailleurs, cette parcelle a également fait l'objet d'une étude récente sur les formes de couronnes des arbres et leur agencement dans l'espace (Birnbaum 1997).

Cette parcelle, appelée "transect 5B-10B" (en référence à la numérotation de la parcelle Biodiversité), constitue une bande continue de 500 m de long par 20 m de large. Elle a été choisie pour la solide connaissance floristique du site et parce qu'elle intercepte la plus grande hétérogénéité de diversité spécifique et traverse une séquence topographique variée (Sabatier 1983, Prévost et Sabatier 1993, Sabatier *et al.* 1997).

Le transect 5B-10B présente un profil topographique ondulé où se succèdent deux crêtes et des pentes alternées par deux bas fonds, dont un comportant un ruisseau ("crique") inondé périodiquement (Fig. 19). D'après Sabatier *et al.* (1997) cette topographie peut se traduire en six classes : bas-fond, pied de pente, mi-pente, haut de pente, plateau et crête que nous utiliserons dans notre analyse de données.

### 2.2 - Caractères considérés dans l'étude de répartition

Nous avons utilisé l'inventaire exhaustif réalisé par Prévost et Sabatier (1993, et non publié), de tous les arbres de DBH  $\geq 10$  cm présents sur 1 ha (transect 5B-10B). Nous avons également recensé les arbres supports qui échappaient à la maille d'échantillonnage mais qui étaient visibles de l'intérieur de la parcelle.

---

**Fig 12** : Photographie aérienne (prise au 1/5000ème en 1991) montrant la situation du dispositif "Biodiversité" (10 + 2 ha) au sein duquel se trouve notre parcelle de 1ha.

N

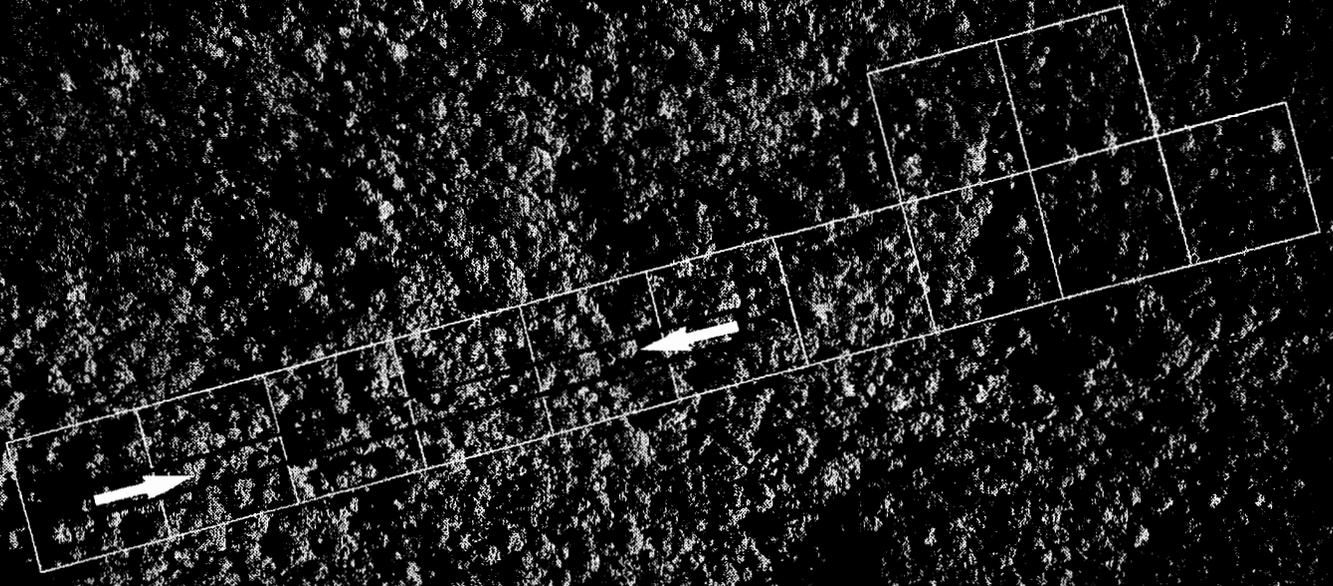


Figure 12

Nous avons recensé tous les héli-épiphytes, que leurs racines atteignent ou non le sol, et ils ont été identifiés jusqu'au niveau spécifique, sauf pour les jeunes individus du genre *Clusia*. Ces individus, ont été cependant groupés sous sp1, sp2, sp3 et sp4 selon les caractéristiques du feuillage et des racines (type d'écorce, présence de lenticelles, couleur du latex).

Pour chaque héli-épiphyte nous avons relevé : site et hauteur de germination, diamètre à hauteur de poitrine de la ou des racines atteignant le sol, la présence et couleur du latex et le stade de développement du système caulinaire (plantule, juvénile, adulte, cf. résultats § 1) lorsque la visibilité dans une trouée de la canopée le permettait.

La hauteur de germination a été mesurée avec un télémètre optique (Birnbaum 1997). Les valeurs obtenues ont été doublées avec une estimation faite à l'oeil nu. L'écart existant entre les deux valeurs est de 1 à 1,50 m. Lorsque la mesure n'était pas réalisable au télémètre à cause de l'encombrement des couronnes, nous l'avons estimé à l'oeil nu.

Pour l'analyse de la répartition des héli-épiphytes, nous mettons en œuvre la méthode des profils écologiques (voir Godron 1966, 1968 ; Sabatier *et al.* 1997). Celle-ci consiste à étudier les fréquences observées dans les classes de descripteurs de leur environnement que nous avons étudiées : taxon de l'arbre support, diamètre du support, situation topographique, richesse spécifique des arbres. Les résultats sont exprimés en fréquence corrigée, qui peut être lue simplement, comme le nombre de fois que la fréquence observée dépasse la fréquence attendue (par ex : une fréquence corrigée de 2,0 indique deux fois plus qu'attendue ; 0,5 indique donc moitié moins) et en probabilité pour que les valeurs observées soient dues aux lois du hasard. Les résultats sont considérés comme significatifs lorsque cette probabilité est faible ( $P \leq 0,05$ ), toutefois, des probabilités plus élevées ont été soulignées lorsque la tendance semble intéressante et mériterait d'être confirmée par l'analyse d'un échantillon plus conséquent. Le test mis en œuvre est le test hypergéométrique sur table de contingence 2x2 (voir dans Sabatier *et al.* 1997).

Pour l'étude de la répartition des héli-épiphytes au sein des arbres supports, nous avons analysé également leur distribution en fonction de leurs diamètres. Sachant qu'au Mexique (Williams-Linera 1992), qu'au Costa Rica (Clark & Clark 1990), qu'en Côte d'Ivoire (Michaloud et Michaloud-Pelletier 1987) et qu'à Borneo (Leighton & Leighton 1983) ce sont en moyenne les diamètres  $\geq 50$  cm qui sont préférentiellement colonisés, nous avons défini notre analyse par rapport à deux classes qui se situent de part et d'autre de cette moyenne : plus petit et plus grand que 50 cm de diamètre.

### 3 - Méthode d'étude de l'architecture végétal

#### 3. 1 - Principes d'étude

##### •Considérations générales

L'architecture végétale a été utilisée comme outil d'analyse. Elle permet d'appréhender le végétal dans sa globalité pour décrire leur mode de croissance à l'aide de critères morphologiques. La comparaison de différents stades de développement, permet d'extraire une interprétation dynamique de la vie du végétal.

Les principes de l'analyse architecturale ont été énoncés par Hallé et Oldeman (1970) et Hallé *et al.* (1978). Ils ont été approfondis et enrichis par Edelin (1977, 1984, 1991). Plusieurs synthèses méthodologiques ont déjà été présentées, en ce qui concerne le système caulinaire, par Barthélémy (1988), Sanoja (1992), Comte (1993), Loup (1994), etc., aussi bien que pour le système racinaire par Atger (1992).

L'analyse architecturale consiste à décrire *in situ* un certain nombre de caractères des axes constituant la plante. De plus ils doivent s'observer à différents moment de la vie de l'organisme (plantule, juvénile en début de ramification, jeune ayant établi ses branches et rameaux, adulte fertile ou non, sénescent...).

En vue de dégager les principes généraux du développement des héli-épiphytes, il a fallut considérer l'expression du système caulinaire et racinaire aérien conjointement.

Notre étude s'appuie sur les processus réitératifs du système caulinaire et racinaire. Des études antérieures sur les héli-épiphytes (Caraglio 1986 et sous presse ; Prósperi *et al* 1995 ; Prósperi 1998) montrent que la stratégie de réitération, qui précise la manière dont la plante duplique son architecture élémentaire, est un niveau d'analyse suffisant et pertinent pour comparer les différentes espèces.

L'analyse de chaque espèce comporte :

- définition de l'unité architecturale
- description de la nature et mode d'apparition de la réitération
- classement des individus selon leur variation intraspécifique
- comparaison de différents stades de développement et reconstitution de la dynamique de croissance de l'espèce.

Lorsque cette analyse de terrain et l'interprétation qui en découle sont obtenues, nous pouvons comparer l'expression des phénomènes réitératifs au sein de différentes espèces pour répondre aux questions sur la plasticité architecturale des héli-épiphytes et leur adaptabilité au milieu.

### •Techniques d'observation

Pour l'analyse architecturale les individus sont étudiés sur pied. Lorsqu'il s'agit de plantes qui poussent au sol et dont la hauteur ne dépasse guère les 4 ou 5 m, l'observation directe à l'oeil nu ne pose aucun problème. Mais plus les individus sont grands plus le recul du point d'observation est nécessaire et on doit avoir recours à du matériel optique (jumelles, longue vue, télescope).

Chez les héli-épiphytes, l'observation du système caulinaire est compliqué par la distance entre le site d'implantation et le sol. Ceci est particulièrement délicat lorsqu'il s'agit de plantules ou des petits individus qui ont germé dans une fourche à quelques dizaines de mètres du sol. Leur analyse impose l'utilisation du matériel optique de qualité, et parfois même de grimper aux arbres. Par contre, leur mode de vie rend accessible à l'observation, une bonne partie du système racinaire, principalement les racines qui assurent l'exploration vers le sol et l'ancrage de l'héli-épiphyte à son support.

### •Le dessin - Le schéma de synthèse

Le dessin est essentiel dans l'analyse architecturale, non seulement comme mode de représentation mais surtout comme moyen d'observation. Il nous permet d'ordonner et de préciser simplement l'information. L'angle de vue est par conséquent un des aspect importants à considérer. Il faut pouvoir tourner autour de l'individu pour choisir l'angle qui offre le plus d'informations et la meilleure visibilité. Parfois plusieurs angles de vue sont nécessaires.

D'abord on fait une ébauche à l'oeil nu, où sont dessinés les grands traits de la plante (par exemple le tronc avec ces branches et les fourches si présentes, la ou les racines principales, etc.). Le principal but de cette étape est de respecter la perspective et les proportions. Puis on effectue un schéma aux jumelles (10x40), où sont figurés tous les axes situés dans le même plan. Ceux qui vont vers l'arrière ou vers l'observateur ne sont pas représentés, ils peuvent cependant être indiqués par des traits coupés pour montrer leur insertion. Finalement à l'aide d'une longue vue (x20 à 60) ou d'un télescope (x90) on dessine des détails d'apex, des rides, de rameaux courts, des inflorescences, de branches, de réitérats, etc.

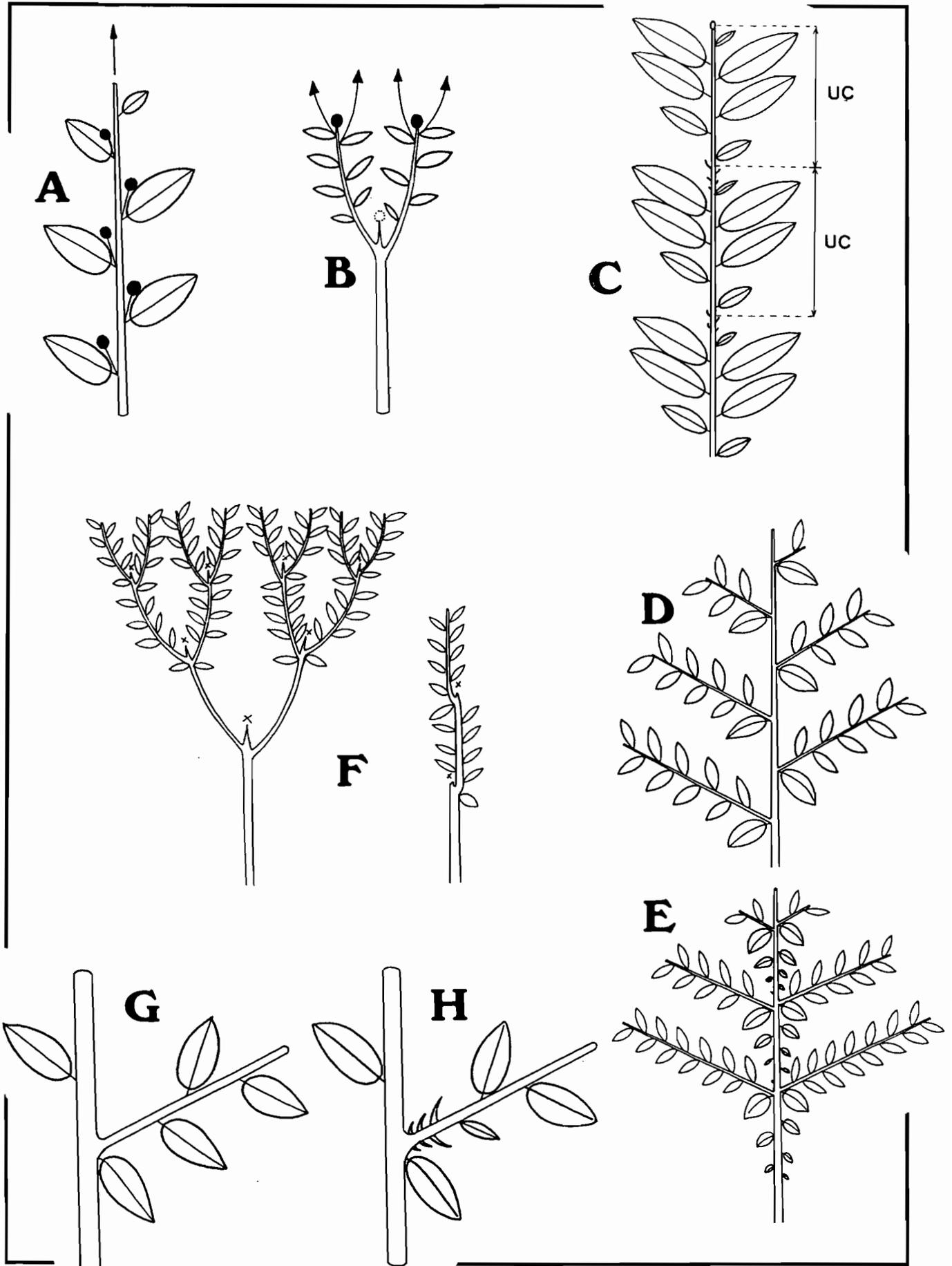
L'analyse des rides par la lecture macro-anatomiques des axes fendus longitudinalement permet de voir la trajectoire de la moëlle et ainsi vérifier par exemple, la présence d'un sympode, la trajectoire d'une racine primaire, etc.

---

\* **Figure 13** : Quelques caractères morphologiques utilisés dans l'analyse architecturale. **A** : Croissance continue et floraison latérale. **B** : Croissance définie et floraison terminale. **C** : La croissance rythmique se reconnaît par les unités de croissance (uc). **D** : Ramification continue. **E** : Ramification rythmique. **F** : La ramification sympodiale peut être dichasiale (à gauche) lorsque l'axe développe deux modules à chaque niveau de ramification ou monochasiale (à droite) lorsqu'il en forme un seul après chaque morte d'apex. **G** : Ramification sylleptique ou immédiate. **H** : Ramification proleptique ou retardée.

Figure 13

*Caractères morphologiques utilisés dans l'analyse architecturale de l'appareil caulinaire*



### 3. 2 - Caractères morphologiques et concepts utilisés pour la description de l'architecture

Inspirés des travaux des auteurs cités précédemment (§ 3.1), nous présentons de manière synthétique, les principaux caractères et les concepts utilisés lors de cette analyse, valables pour l'appareil caulinaire aussi bien que racinaire. Nous précisons que ce dernier a été étudié dans son parcours aérien, c'est à dire la partie du système racinaire qui relie le point de germination de l'organisme au sol. Des précisions propres aux systèmes racinaires sont signalées dans les paragraphes 3.5, 3.6 et 3.7 ; elles ont été extraites des recherches menées par Atger (1991, 1992) et Atger et Edelin (1994).

#### 3. 2. 1 - Mode de croissance et de développement

La croissance d'un axe est potentiellement **indéfinie** lorsque son méristème apical (apex) garde une aptitude illimitée à fonctionner. Elle est **définie** quand l'apex cesse de fonctionner ou se transforme. Ces méristèmes peuvent selon les cas se parenchymatiser, devenir inflorescentiel, se transformer en épine ou en vrille, ou se nécroser (Fig 13).

La croissance d'un axe est **rythmique** lorsqu'elle présente une alternance de phases d'élongation et de repos (Hallé et Martin 1968). L'ensemble des structures mises en place au cours d'une période d'élongation est une unité de croissance (uc), couramment appelée pousse. Elle est délimitée par des marqueurs de croissance : entre-noeuds courts, feuilles de taille petite, perte rapide de feuilles (Fig : ).

La croissance est dite **continue** lorsqu'elle ne présente aucun arrêt. Cette situation semble exceptionnelle chez les plantes supérieures.

Le développement est **monopodial** lorsqu'il résulte du fonctionnement indéfini de l'ensemble des méristèmes édificateurs.

Il est en revanche **sympodial** lorsque les méristèmes édificateurs ont un fonctionnement défini. Parfois la mise en place de l'axe nécessite la formation de relais successifs qui sont qualifiés de "modules" (Prévost 1978, Hallé 1986).

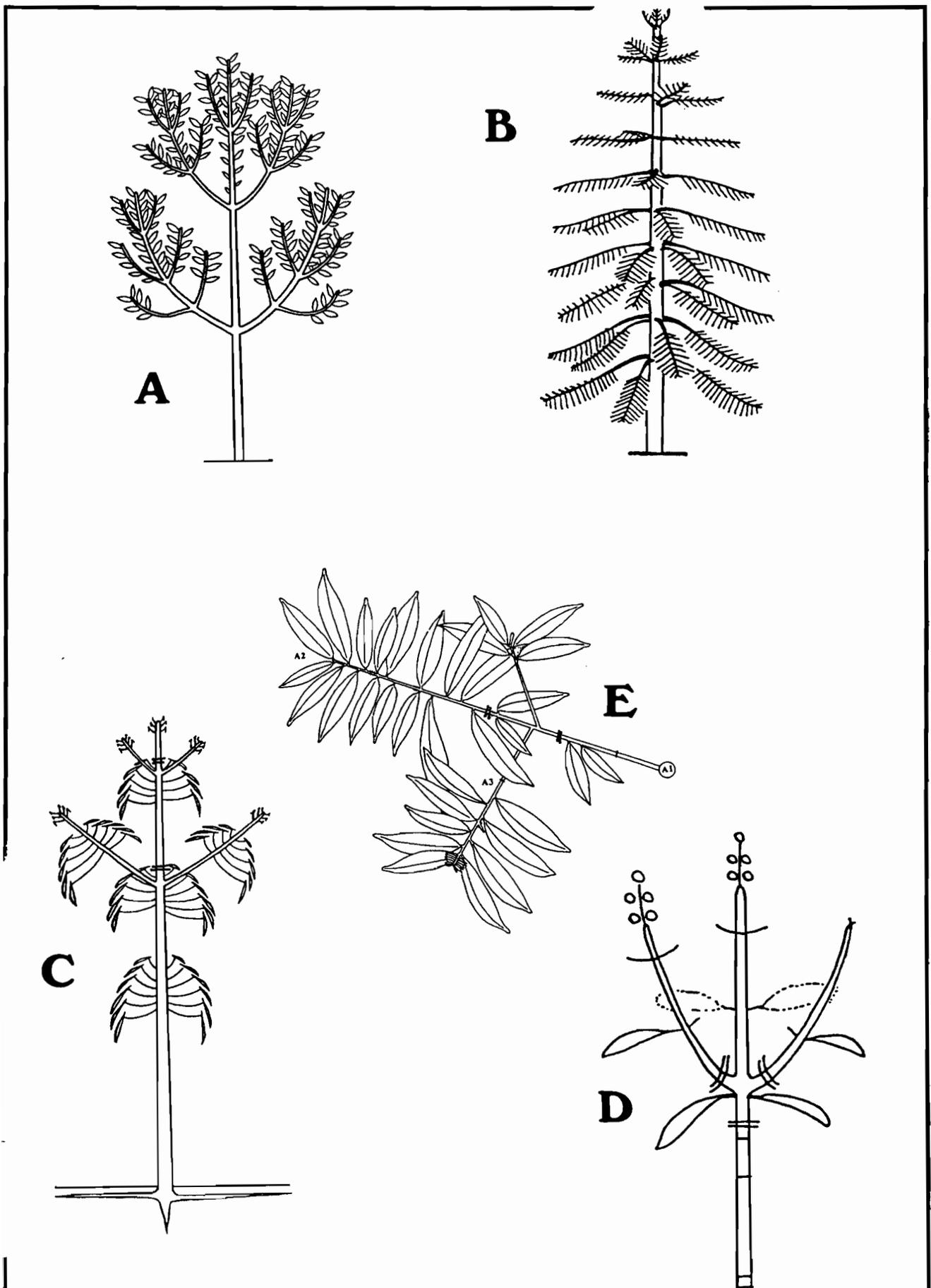
#### 3. 2. 2 - Direction de croissance

L'orientation des axes végétatifs d'une plante dans l'espace peut être horizontale, verticale et même intermédiaire. De plus elle traduit des différences dans le fonctionnement des axes.

---

**Figure 14** : Deux modèles architecturaux d'arbres à tronc et ramification monopodiales ; en **A** modèle de Rauh montrant l'orthotropie du tronc et des branches, en **B** Modèle de Massart avec le tronc orthotrope et les branches plagiotropes chez un *Abies* - Abietaceae (d'après Edelin 1977). Différents types d'unités de croissance ; en **C** : acrotone, *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. - Euphorbiaceae, Amazonie (d'après Hallé et Oldeman 1970), en **D** : basitone, *Vochysia crassifolia* Warming - Vochysiaceae, Vénézuéla (d'après Sanoja 1992) et en **E** : mésotone, *Amphirrhox surinamensis* Eichl. - Violaceae, Guyane (d'après Barthélémy 1988).

Figure 14 : L'orthotropie et la plagiotropie. Types d'unité de croissance



L'**orthotropie** (Fig. 14) correspond à une direction de croissance verticale et à une symétrie radiale. Souvent l'axe orthotrope montre une tendance à ne pas s'élaguer.

Par contre la **plagiotropie** se traduit par une orientation horizontale et une symétrie bilatérale. Un axe ainsi différencié a une tendance à la caducité.

Ces deux types de différenciation sont plus ou moins nets, ils peuvent évoluer dans le temps et donner naissance à des cas intermédiaires. Ainsi par exemple, un axe peut être orthotrope à sa base et avoir un rôle de tronc, et plagiotrope à son sommet, et avoir une fonction de branche (Hallé et Oldeman 1970). La direction de croissance peut donc être modifiée selon les types d'axes et leur position dans l'arbre, notamment au cours de la croissance en épaisseur (Loup 1994).

### 3. 2. 3 - Mode de ramification

Les plantes qui nous intéressent dans ce travail sont toutes ramifiées ; il existent cependant des arbres non ramifiés ou monocaulés (palmier, papayer) dont le corps végétatif (caulinaire) est édifié par un seul méristème (Hallé et Oldeman 1970). Chez les plantes ramifiées par contre, le système caulinaire se construit par le fonctionnement de plusieurs méristèmes et il est composé donc de plus d'un axe.

La ramification est **rythmique** (Fig. 14) lorsqu'elle fait apparaître des étages de branches (sur un tronc) ou des rameaux (sur une branche) régulièrement espacés sur l'axe porteur. La ramification est **continue** lorsque toutes les aisselles foliaires de l'axe porteur développent des rameaux. La ramification **diffuse** caractérise des axes où seuls quelques bourgeons se sont développés de manière irrégulière et espacée.

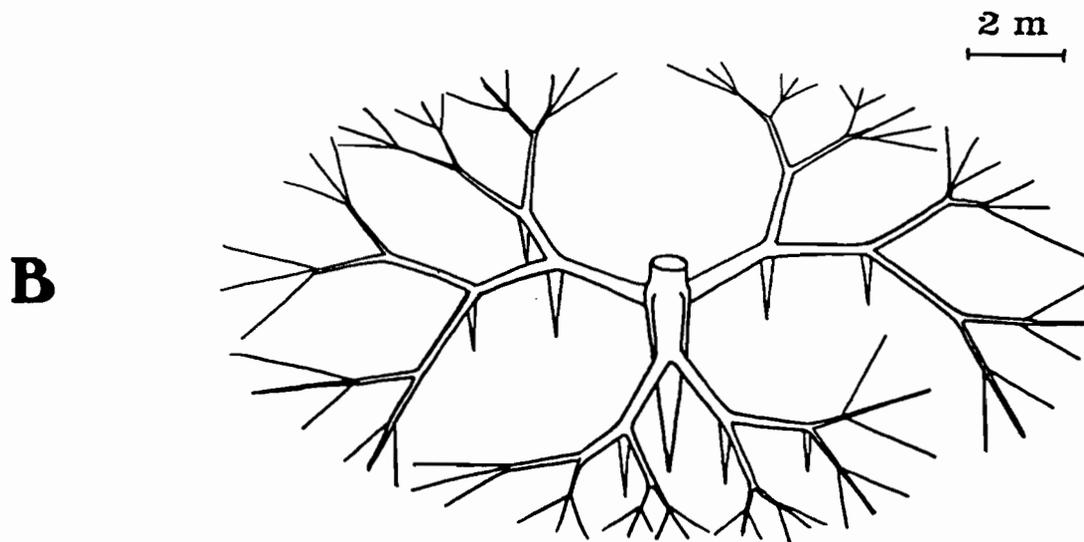
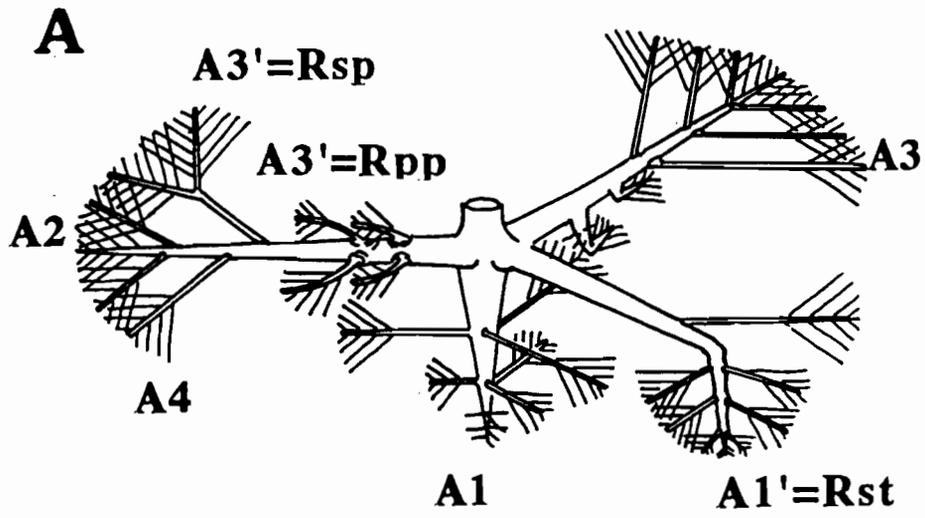
Selon la localisation des axes latéraux sur l'unité de croissance, la ramification peut être **basitone** lorsqu'ils se développent à la base de l'uc, **acrotone** quand les axes sont à son sommet et **mésotone** s'ils sont disposés dans son milieu.

Lorsqu'un méristème latéral est formé, il peut soit se développer de manière immédiate au cours de l'élongation de l'unité de croissance qui le porte (ramification sylleptique ou **immédiate**) soit entrer en repos et ne fonctionner qu'après la formation d'une ou de quelques unités de croissance supplémentaires sur l'axe porteur (ramification proleptique, **différée** ou retardée).

---

**Figure 15 : A** : Quelques caractères morphologiques utilisés dans l'analyse architecturale des racines (d'après Atger et Edelin 1994). A1 (pivot), A2 (racines latérales), A3, etc : différents catégories d'organes ; A1', A2', etc : ses répétitions totales (Rt) et partielles (Rp) sylleptiques (s) et proleptiques (p). **B** : Exemple d'un système racinaire réitéré chez *Cecropia obtusa*, espèce pionnière d'Amérique du Sud. Noter le renforcement du système, au travers des pivots supplémentaires et des fourches sur les racines latérales (d'après Edelin et Atger 1994).

Figure 15



### 3. 2. 4 - Position de la sexualité

Les fleurs ou inflorescences peuvent se former à l'aisselle d'une feuille et ne pas empêcher le développement de l'axe qui les porte ; dans ce cas la floraison est dite **latérale**. En revanche, si elles se forment à l'extrémité des axes, le bourgeon terminal, définitivement transformé en appareil reproducteur, ne pourra plus croître en longueur ; la floraison est alors **terminale** (Fig. 13). La position de la sexualité se répercute sur l'architecture du végétal car elle se trouve liée au caractère monopodial ou sympodial du système ramifié.

Comme l'a montré Barthélémy (1988) la floraison apparaît d'abord sur des catégories précises d'axes, en général d'ordre ultime. Puis elle envahit peu à peu la plante et finit par se situer sur les branches et même sur le tronc dans le cas des arbres cauliflores, comme le montre *Ficus guianensis* dans notre étude.

Nos observations n'ont pas toujours coïncidé avec les époques de floraison des espèces étudiées. Ce caractère est donc resté très secondaire dans les analyses.

### 3. 2. 5 - Caractères morphologiques concernant les racines

La racine diffère de la tige par l'absence d'appendices latéraux et par la disposition des tissus conducteurs primaires\*. Pour cette raison, il est nécessaire de observer d'autres marqueurs morphologiques tels : (Fig. 15)

- l'allongement des racines (orientation verticale, horizontale ou oblique ; longueur ; trajectoire rectiligne ou sinueuse ; longueur de l'apex)
- leur épaississement (diamètre ; absence ou présence de formations secondaires observables à l'oeil nu ; forme cylindrique ou conique ; tension ou rigidité de l'axe)
- leur ramification (absence ou présence de formations latérales sur la racine ; distribution régulière ou irrégulière de ces dernières le long de la racine ; disposition dans l'espace ; angle formé avec l'axe porteur, symétrie).

### 3. 2. 6 - La croissance racinaire

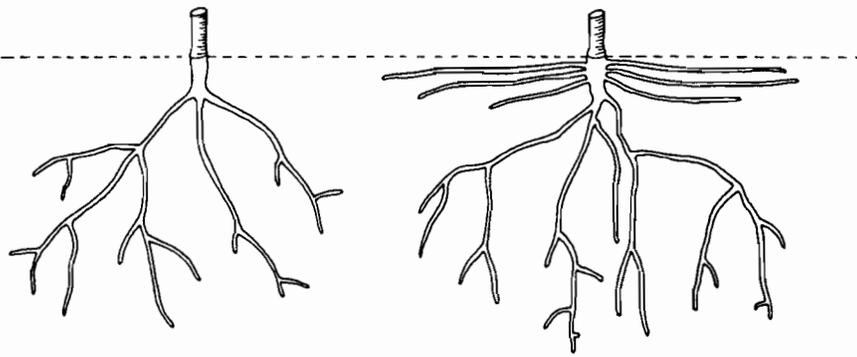
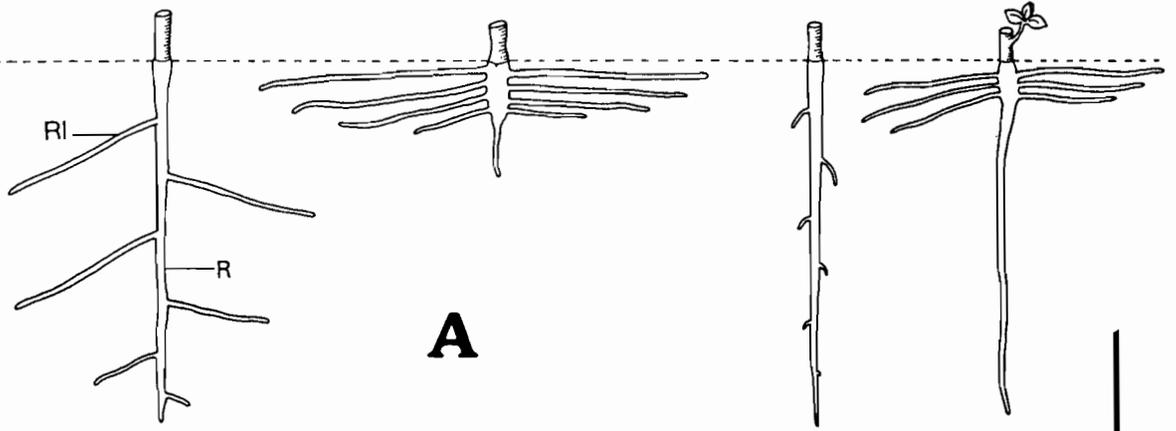
Une racine a une croissance **définie** lorsqu'à partir d'un stade donné de son ontogénèse, elle ne montre aucun accroissement ultérieur en longueur, degré de ramification et diamètre. Si elle poursuit son allongement sans modifier qualitativement sa structure elle a atteint son développement maximal et a une croissance **indéfinie**.

---

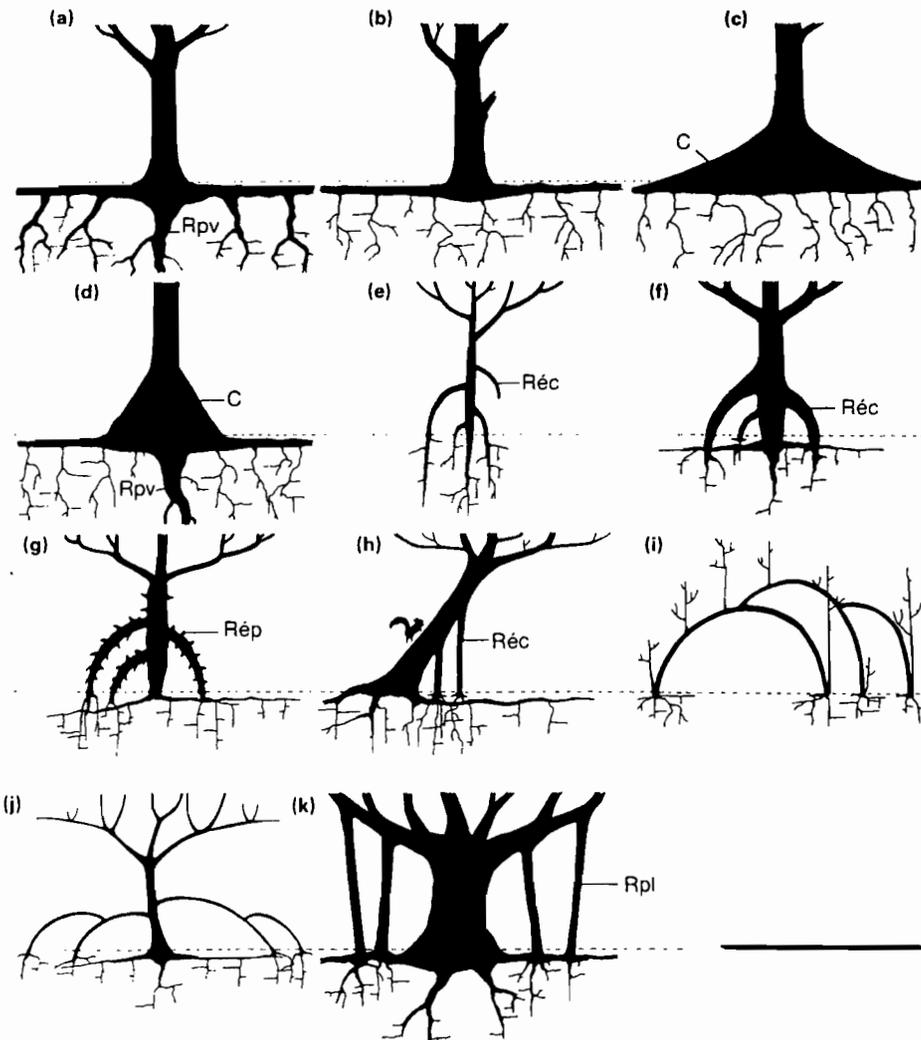
\* Les racines sont dépourvues des feuilles ou écailles et de leurs bourgeons axillaires ; dans la tige les xylème et phloème sont superposés, tandis qu'ils sont isolés et alternes dans la racine.

**Figure 16 :** **A :** Variantes de systèmes racinaires primaires (R : racine principale, Rl : racine latérale) d'après Cannon (1949) in Bell (1993). **B :** Quelques variantes de systèmes racinaires adventifs d'arbres tropicaux d'après Jenik (1978). a : *Chlorophora excelsa* ; b : *Cariniana pyriformis* ; c : *Piptadeniastrum africanum* ; e : *Uapaca guineensis* ; f : *Tarrietia utilis* ; g : *Bridelia micrantha* ; h : *Protomegabaria stapfiana* ; i : *Scaphopetalum amoenum* ; j : *Rhizophora mangle* ; k : *Ficus benjamina*. Rpv : racine pivotante, C : contrefort, Réc : racine échasse, Rép : racine-épine, Rpl : racine-pilier.

Figure 16



**B**



Une racine est **orthotrope** lorsque son orientation de croissance est verticale et ainsi demeure à la suite d'une déviation. L'état orthotrope est souvent associé à une symétrie radiale.

Elle est **plagiotope** lorsque l'orientation de croissance est horizontale à oblique et elle est souvent associée à une dorsiventralité manifeste par la disposition des axes latéraux sur un plan horizontal.

### 3. 2. 7 - La ramification racinaire

La ramification des racines peut être rythmique (Wilcox 1968 in Atger et Edelin 1994) mais elle est le plus souvent **diffuse**, les sites de ramification étant distribués d'une manière irrégulière sur l'axe porteur. Lorsqu'une partie des formations latérales s'élague et que les autres se trouvent régulièrement groupées on considère que la ramification est secondairement rythmique.

La ramification racinaire est **immédiate** lorsque les formations latérales commencent à s'allonger dès leur initiation à l'extrémité de l'axe porteur. Ceci se manifeste par un angle d'insertion ouvert, une similitude des diamètres, du degré de ramification, de texture et de couleur de l'écorce par rapport à l'axe porteur.

La ramification racinaire est différée lorsque il y a un décalage important entre la complexité structurale de l'axe porteur et ces formations latérales. De plus l'angle d'insertion est fermé et les diamètres, la texture et la couleur de l'écorce diffèrent considérablement des caractéristiques de l'axe porteur.

### 3. 2. 8 - Quelques précisions sur les termes utilisés dans cette étude

#### • Système racinaire primaire - système racinaire adventif (Fig. 16)

Généralement on distingue deux types de systèmes racinaires primaires : d'une part celui qui dérive de la croissance et de la ramification de la radicule de la plantule (répandu chez les dicotylédones) et d'autre part le système racinaire adventif qui remplace le système racinaire primaire (caractéristique de monocotylédones) et dont le développement s'effectue à partir d'un primordium racinaire initié dans une tige ou une feuille (Bell 1993). Comme le précise Bell (1993) l'adjectif adventif ("terme malheureux") désigne soit une racine en position "atypique" (du fait qu'elle se forme dans une tige ou une feuille), soit une racine qui se développe dans des organes anciens (caulinaires ou racinaires).

Nous allons voir que chez les héli-épiphytes la racine primaire a une vie très courte et c'est le système racinaire adventif qui prend le relais et sur lequel porte l'essentiel de nos descriptions.

#### • Racine aérienne

Nous utilisons le terme de racine aérienne dans le sens de Jenik (1978) pour décrire l'ensemble des axes racinaires naissant et s'allongeant au moins en partie dans le milieu aérien. Chez les héli-épiphytes, mise à part l'expression éphémère du système racinaire primaire, elles sont toutes de racines adventives naissant sur le tronc ou les branches.

### 3.3 - Les concepts utilisés

Les caractères mentionnés ci-dessus, permettent de décrire les systèmes ramifiés des végétaux. Hallé et Oldeman (1970) ont constaté dans la nature, qu'il existe seulement un petit nombre de combinaisons possibles qu'ils ont caractérisées dans les 23 modèles architecturaux (Hallé *et al.* 1978).

Dans ce travail on fait allusion à ces modèles, lorsqu'il a été possible de l'identifier, car ils synthétisent et permettent de visualiser vite les principaux modes de croissance. Les plus fréquemment rencontrés dans l'analyse des héli-épiphytes sont le modèle de Rauh (chez *Ficus* et *Coussapoa*), Scarrone (chez *Clusia*), Leeuwenberg (*Dendropanax* sp. Araliaceae). Les *Ficus* héli-épiphytes semblent avoir une relative homogénéité dans leur architecture. Caraglio (1985) en décrit des exemples asiatiques (Thaïlande, Malaisie, Sumatra) correspondant aux modèle de Attims, un intermédiaire Attims/Rauh et également Rauh ; étant la seule grand différence parmi ces deux modèles, la ramification rythmique ou continue/diffuse.

Les notions d'unité architecturale (Edelin 1977), de réitération (Oldeman 1972, 1974, Hallé *et al.* 1978), de métamorphose (Edelin 1984) et de plan d'organisation (Edelin 1991) sont fréquemment employées dans les descriptions et interprétations des données ; nous en présentons un bref rappel.

#### 3. 3. 1 - Unité architecturale

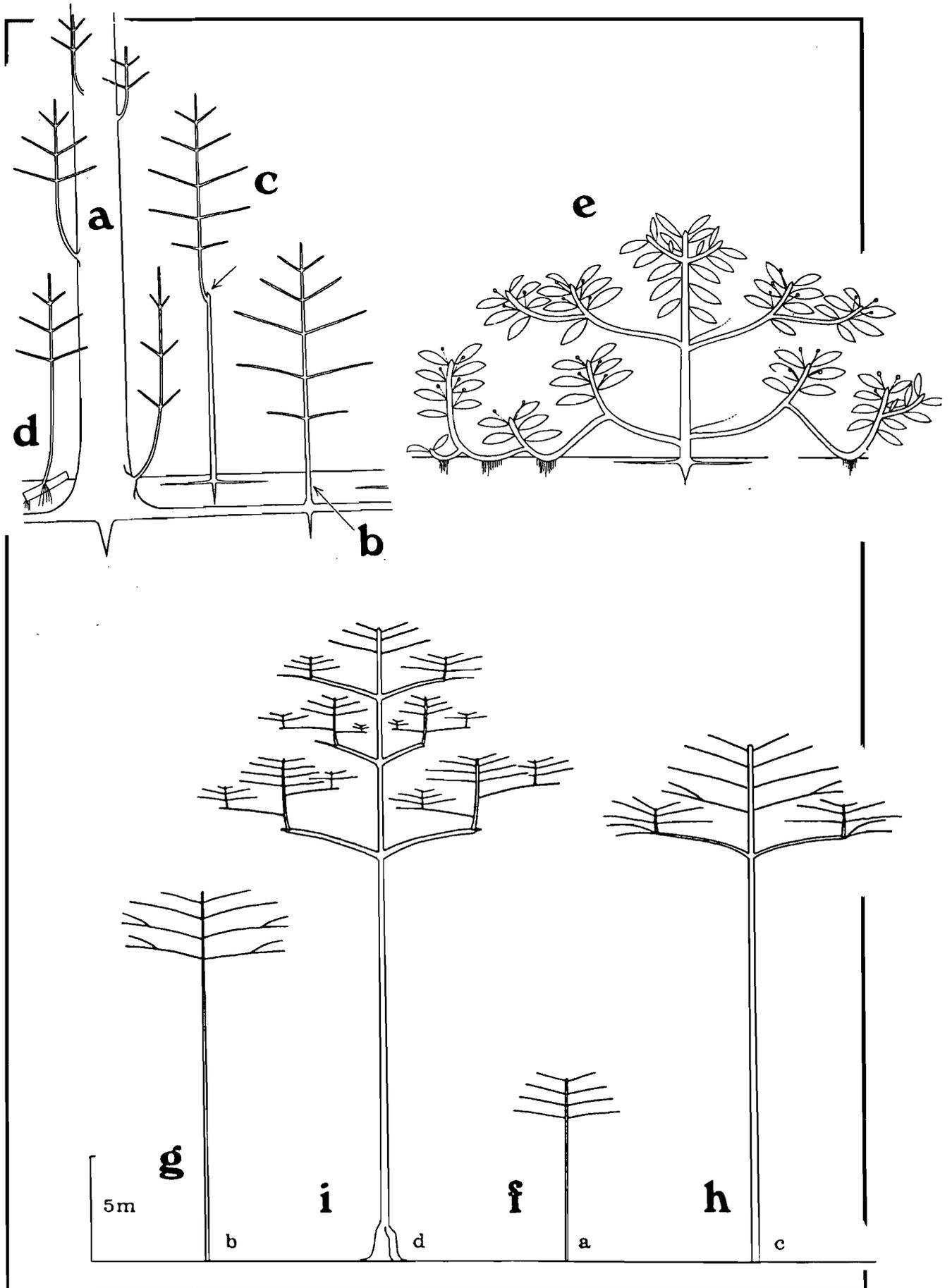
Nous allons voir au travers des résultats qu'un même modèle peut aboutir à l'expression de formes différentes selon les espèces. Ce fait a inspiré Edelin (1977, Barthélémy *et al.* 1989) à concevoir le concept d'unité architecturale (UA) qui est spécifique et capable d'assurer la totalité de fonctions de l'organisme. Lorsqu'une plante se développe, elle forme différents types d'axes (organes) de plus en plus différenciés vers la périphérie de l'organisme. L'UA repose donc, sur la description de ces axes selon leur morphologie, position et fonction. Quelque soit la complexité d'une plante, le nombre de catégories d'axes permettant de définir l'UA est limité (2 à 4 chez les Angiospermes, 3 à 7 chez les Conifères).

Les résultats correspondant à chaque espèce sont réunis dans un tableau descriptif de l'unité architecturale où chaque catégorie d'axe (A1 : le tronc, A2 : les branches, A3 et plus : les rameaux) est décrite.

#### 3. 3. 2 - La réitération

La réitération est le processus par lequel la plante duplique totalement ou partiellement son architecture (Oldeman 1972). Elle est aujourd'hui considérée comme la répétition de l'UA, plutôt que confèrent à l'individu initial les caractères d'une colonie.

Réitération



La réitération (Fig. 17) peut avoir une origine traumatique, et dans ce cas l'axe concerné ou un bourgeon latent va remplacer la partie manquante. Mais elle est surtout un phénomène essentiel dans le développement de la plante et une étape nécessaire de la mise en place de la cime. C'est elle qui permet à la plante de conquérir dans le sol (réitération racinaire) et dans la canopée (réitération caulinaire) des espaces nouveaux et de renforcer sa position par rapport aux individus voisins, en adaptant par exemple, la forme de l'organisme aux modifications locales du milieu.

Les végétaux montrent plusieurs modalités réitératives. Une réitération est **partielle** lorsqu'elle duplique une branche ou une partie de branche de l'unité architecturale. Elle est **totale** lorsque l'unité architecturale est entièrement dupliquée. Les branches maîtresses d'un arbre, les pivots supplémentaires sont des réitérats totaux.

La réitération est **retardée** (ou différée) lorsqu'elle duplique l'unité architecturale à partir des bourgeons latents ; elle se manifeste sur des parties déjà anciennes de la plante, avec un retard très variable (au sein d'une espèce et même d'un individu) par rapport aux unités de croissance les plus récentes. Les rejets, les drageons sont des exemples de réitérats retardés.

La réitération est **séquentielle** (ou immédiate) lorsqu'elle provient de la transformation d'axes en cours de développement. La **métamorphose architecturale** (Hallé et NG 1981, Edelin 1984), est à l'origine de la réitération séquentielle. La métamorphose désigne une modification progressive des propriétés des branches, qui de plagiotropes acquièrent peu à peu une orientation de croissance verticale. Ceci est accompagné d'une augmentation du degré de ramification et parfois d'autres événements comme le changement de la phyllotaxie, l'atténuation des rythmes, etc. Cette transformation révèle une perte ou modification du pouvoir organisateur des méristèmes apicaux.

### 3. 3. 3 - Plan d'organisation

Les végétaux se construisent et fonctionnent grâce à la répétition de plusieurs niveaux d'organisation dérivant les uns des autres. Selon l'échelle à laquelle on se place il s'agira au sein d'un individu, de la cellule, l'entre-noeud, l'unité de croissance, l'axe, le module, l'unité architecturale, le réitérat.... A chaque niveau s'instaure un réseau de corrélation qui permet l'équilibre et le fonctionnement de la structure considérée. D'après Edelin (1991) de la nature et de l'intensité des relations morphogénétiques existantes entre les axes d'une plante, découlent deux états ou plans d'organisation possibles (Fig. 18) : hiérarchique ("ordonnés") ou polyarchique ("désordonnés").

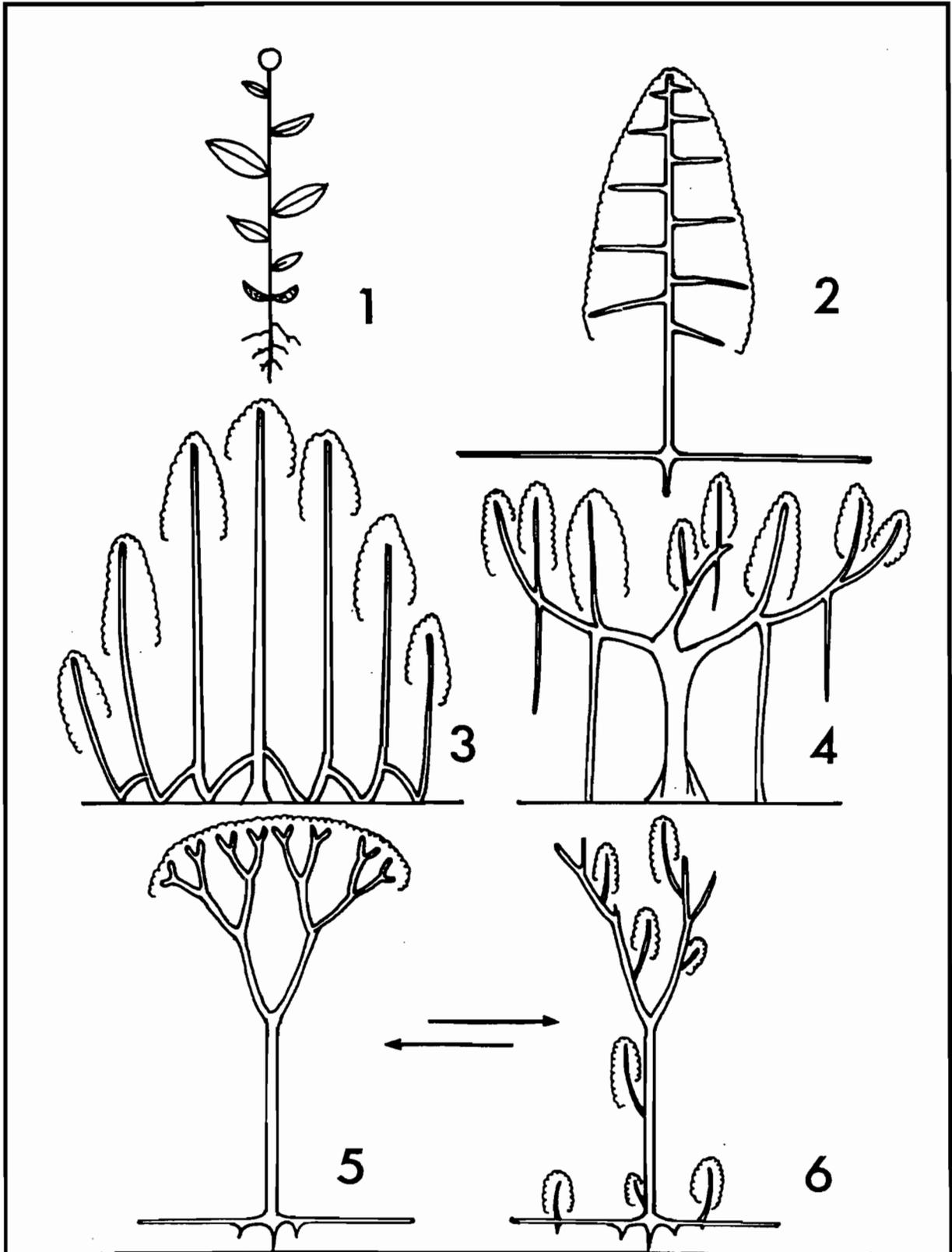
Au cours de sa vie une plante peut rester dans un seul de ces états, passer de l'un à l'autre (une ou plusieurs fois), ou posséder une structure intermédiaire entre les deux.

---

**Figure 17** : La réitération. Elle intervient lors de la réactivation des méristèmes latents d'une tige (**a**) ou d'une racine (**b** : drageon) ; lors des processus de régénération (**c**) et de marcottage (**d** et **e** : *Scaevola plumieri* Vahl - Goodeniaceae, Polynésie, montre comment au travers du marcottage des branches basses, cet arbuste colonise les plages (d'après Hallé et al. 1978).

La réitération est un phénomène essentiel dans le développement des végétaux. La cime des arbres (**i**) par exemple, est souvent construite par réitération : *Virola surinamensis* Warb. Myristicaceae, Guyane, **f-g** : jeunes stades conformes au modèle de Massart, **h** : développement des premières réitérations (d'après Edelin 1987).

*Le concept de plan d'organisation*



**Figure 18** : Exemples des différents plans d'organisation chez le végétal d'après Drénou (1994). 1 et 2 : Une herbe et un arbre théoriques dessinés selon un plan d'organisation hiérarchique. 3 et 4 : Schémas d'un *Tuya plicata* et d'un *Ficus religiosa* aux branches marcottées, montrant un plan d'organisation polyarchique, par exemple, par les racines aériennes à rôle de tronc chez le figuier. 5 : Arbre hiérarchique. 6 : Arbre polyarchique. Un arbre peut osciller plusieurs fois dans sa vie entre ces deux plans d'organisation (flèches).

La plante présente un plan d'organisation **hiérarchique** lorsqu'un fort réseau de corrélations morphogénétiques s'établit en cascade des parties les moins différenciées vers les organes les plus spécialisés. Les axes du système ramifié sont interdépendants.

Elle montrera par contre un plan d'organisation **polyarchique** lorsqu'il n'existe pas un réseau unique de corrélations. Le système ramifié se comporte comme une colonie, ayant des axes morphologiquement équivalents et dont les fonctionnements sont autonomes. Ceci est facilement visible par exemple, au sein de la cime d'un arbre dont le fonctionnement phénologique est désynchronisé (Loubry 1994).

#### 4 - Choix des espèces et des individus

Le choix des espèces correspond d'abord à une exigence pratique : éviter les problèmes d'identification et avoir plusieurs individus de chaque stade de développement. Nous avons donc retenu des espèces possédant des caractères morphologiques bien distinctifs et abondantes dans le site d'étude. Nous avons sélectionné parmi elles, celles qui présentaient des stratégies de développement à priori différentes. Les critères pris en considération ont été les suivants :

- autoportance et non-autoportance
- port arborescent, buissonnant et/ou lianescent
- structure du système racinaire aérien (un ou plusieurs pivots racinaires, modalités d'accrochage).

C'est ainsi que nous avons retenu les espèces suivantes :

##### MORACEAE

*Ficus guianensis* Desv.

*Ficus leiophylla* C. C. Berg

*Ficus nymphaeifolia* P. Miller

##### CECROPIACEAE

*Coussapoa angustifolia* Aublet

*Coussapoa asperifolia* Trécul subsp. *asperifolia*

*Coussapoa latifolia* Aublet

*Coussapoa trinervia* Mildbraed \*

##### CLUSIACEAE

*Clusia cuneata* Benth.

*Clusia rosea* Jacq.

##### MELASTOMACEAE

*Blakea* sp. \*

\* L'information concernant ces espèces est fragmentaire. C'est également le cas de *Ficus maitin* Pittier, *Clusia minor* L., *Coussapoa* sp. , *Dendropanax* sp. (Araliaceae), *Philodendron solimosense*

A. C. Smith (Araceae) non décrites dans ce travail mais dont nous faisons référence occasionnellement lorsqu'il s'agira d'étendre les interprétations.

Ce sont les héli-épiphytes situés sur des arbres en bordure des pistes forestières ou en milieu ouvert qui offrent les conditions idéales pour l'observation.

Le nombre d'individus à étudier par espèce est très variable. Il dépend de la complexité architecturale rencontré lors de l'analyse et de l'expérience de l'observateur dans le domaine de l'architecture.

Les échantillons d'herbier ont été déposés à l'Herbier de l'Institut de Botanique, Montpellier. Nous tenons à remercier D. C. C. Berg de l'Université de Bergen (Norvège) et Dr. Suzanne Renner du Smithsonian Institution à Washington (Etats Unis) par leurs déterminations et les herbiers suivants de leur collaboration : Herbier ORSTOM, Cayenne, Université de los Andes à Mérida et l'Herbier du Jardin Botanique de Caracas au Vénézuéla.



*Ficus guianensis* Desv.  
héli-épiphyte à St. Elie, Guyane.

## Chapitre III

### Répartition des héli-épiphytes en forêt primaire

#### 1 - Diversité spécifique et abondance

L'analyse des 600 arbres (DBH > à 10 cm.) du transect d'un hectare de forêt primaire, fait apparaître la présence de 98 héli-épiphytes, représentant 14 espèces dont 1 non identifiée. Quatre genres se partagent cette richesse (tableau I) : *Clusia* (8 espèces), *Coussapoa* et *Ficus* (2 espèces chacun) et *Philodendron* (une espèce). Les individus groupés dans *Clusia* sp2. sont les plus abondants (26%). Suivent en importance *Coussapoa latifolia* (13%) et *Philodendron solimoense* (10%).

Il nous semble intéressant de signaler que c'est seulement chez *Clusia* que l'on trouve une population représentée par des plantules (A1), des juvéniles (A2 et A3) et des adultes. Chez les autres genres, les adultes sont les plus fréquents.

Nbre.	%	Espèce héli-épiphyte	A 1	A 2	A 3	Adulte	Non visible
25	26	<i>Clusia</i> sp. 2	5	7	7	3	3
13	13	<i>Coussapoa latifolia</i> Aubl.		1		8	4
10	10	<i>Philodendron solimoense</i> A. C. Sm.	3			6	1
8	8	<i>Clusia</i> sp. 3	1	1	1	3	2
8	8	<i>Clusia</i> sp. 4	2	1	2	1	2
8	8	<i>Clusia grandiflora</i> Splitg.	2			6	
6	6	<i>Clusia</i> sp. 1	1		2	1	2
6	6	<i>Clusia scrobiculata</i> Benoist.				6	
5	5	<i>Coussapoa angustifolia</i> Aubl.				5	
2	2	<i>Clusia panapanari</i> (Aubl.) Choisy				2	
1	1	<i>Clusia cuneata</i> Benth.		1			
1	1	<i>Ficus guianensis</i> Desv. ex Ham.	1				
3	3	Indéterminée					3

**Tableau I** : Richesse en héli-épiphytes sur 1ha de forêt primaire (Piste de St. Elie, Guyane). Les stades architecturaux sont indiqués par : A1 = plantule non ramifiée, A2 = juvénile portant des branches, A3 = juvénile portant des branches et des rameaux.

## 2 - Sur quels arbres s'installent les héli-épiphytes ?

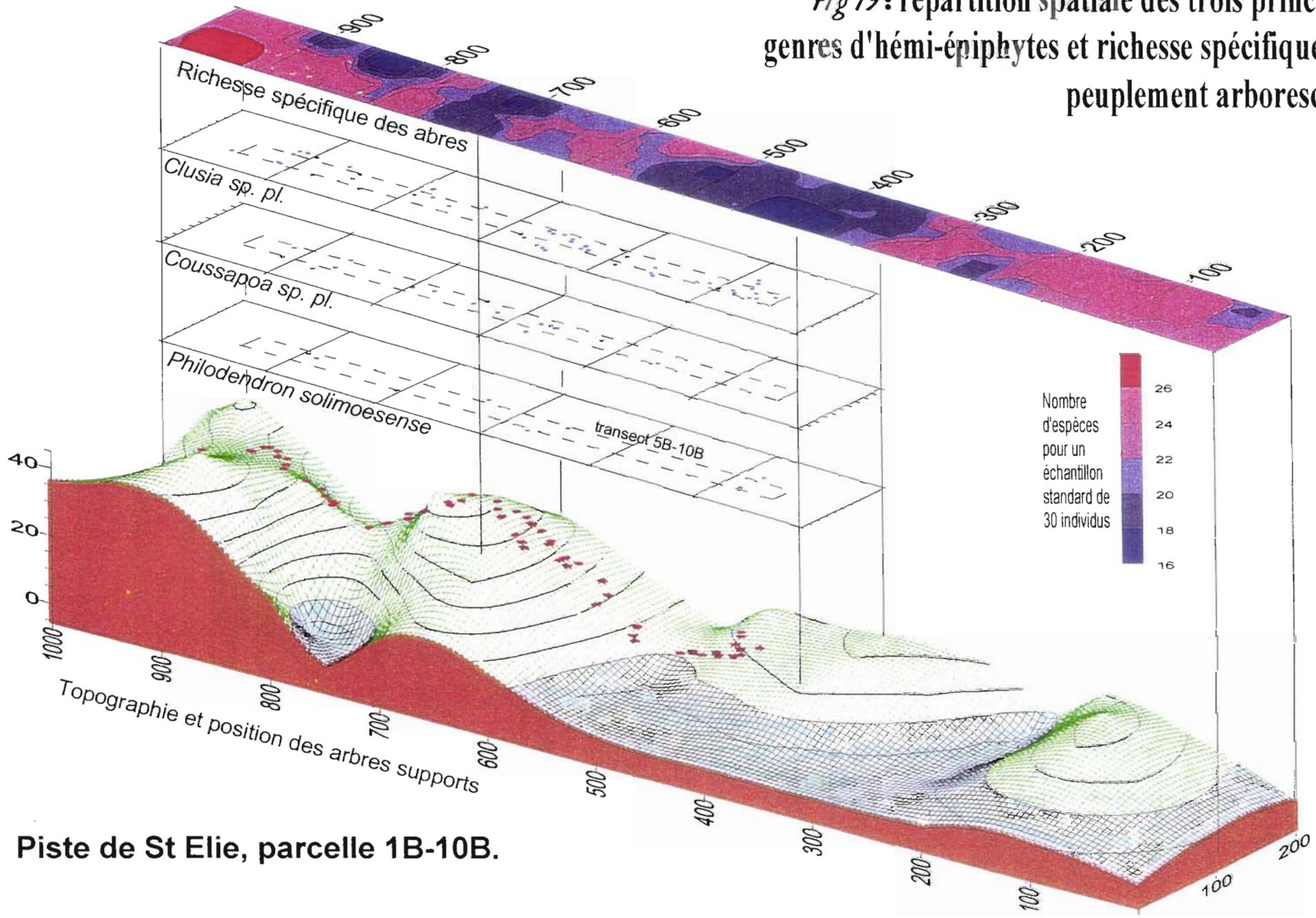
Les héli-épiphytes se développent sur une grande diversité d'arbres supports. En effet, ils concernent 42 des 188 espèces d'arbres recensées, soit 22% (17% des individus de la parcelle, Fig. 19 et Tableau III).

A partir des effectifs d'arbres des onze espèces les plus abondantes (annexe 2), nous avons pratiqué le test exact de Fisher afin de savoir si la colonisation par les héli-épiphytes se faisait en fonction de leur abondance, ou en fonction de critères structuraux comme l'on déjà montré Michaloud et Michaloud-Pelletier (1987) pour l'Afrique de l'ouest. Le test n'est pas significatif, ce qui signifie que la probabilité qu'une espèce soit colonisée ne dépend pas de son abondance, ou pas seulement de celle-ci. Ces espèces sont recensées dans le tableau II, avec leurs effectifs respectifs, la structure diamétrique de leurs arbres, et le nombre d'entre eux ayant été colonisés par des héli-épiphytes.

ESPECES	Nbre arbres	Diamètre moyen et écart type	Diamètres > 50cm	Nbre portant des H. épiphytes
<i>Eperua falcata</i>	33	32,7 ; 16,4	8	5
<i>Lecythis idatimon</i>	25	18,3 ; 6,4	0	2
<i>Dicorynia guianensis</i>	12	21,4 ; 16,1	2	0
<i>Eschweilera sagotiana</i>	23	24,2 ; 11,3	1	5
<i>Iryanthera sagotiana</i>	11	26,9 ; 6,9	0	0
<i>Licania alba</i>	16	28,2 ; 12,1	0	1
<i>Lecythis persistens ssp.</i>	35	14,7 ; 5,9	0	1
<i>Crudia bracteata</i>	14	12,8 ; 2,2	0	1
<i>Sagotia racemosa</i>	17	11,7 ; 0,9	0	0
<i>Eschweilera parviflora</i>	42	20,9 ; 7,1	0	6
<i>Cassipourea guianensis</i>	15	12,8 ; 2,4	0	0

**Tableau II** : Etat de la colonisation par les héli-épiphytes, et structure diamétrique des arbres appartenant aux onze espèces les plus abondantes dans l'inventaire effectué sur la parcelle d'un hectare.

**Fig 19: répartition spatiale des trois principaux genres d'hémi-épiphytes et richesse spécifique du peuplement arborescent.**



**Piste de St Elie, parcelle 1B-10B.**

**Tableau III** : Fréquence de colonisation des arbres de la parcelle 5B-10B par ordre décroissant.

	<i>Fréquence</i>	<i>Arbres supports</i>	<i>Famille</i>
1	6	<i>Eperua falcata</i> Aubl.	Caesalpiniaceae
2	6	<i>Eschweilera parviflora</i> (Aubl.) Miers	Lecythidaceae
3	5	<i>Eschweilera sagotiana</i> Miers	Lecythidaceae
4	4	<i>Bocoa prouacensis</i> Aubl.	Caesalpiniaceae
5	3	<i>Eschweilera coriacea</i> (A.P. DC.) Mori	Lecythidaceae
6	2	<i>Eschweilera decolorans</i> Sandw.	Lecythidaceae
7	2	<i>Pouteria egregia</i> Sandw.	Sapotaceae
8	2	<i>Pouteria eugeniifolia</i> (Pierre) Baehni	Sapotaceae
9	2	<i>Crudia aromatica</i> (Aubl.) Willd.	Caesalpiniaceae
10	2	<i>Lecythis idatimon</i> Aubl.	Lecythidaceae
11	2	<i>Licania alba</i> (Bernouilli) Cuatrec.	Chrysobalanaceae
12	1	<i>Licania granvillei</i> Prance	Chrysobalanaceae
13	1	<i>Micropholis guyanensis</i> (A. DC.) Pierre ssp. <i>guyanensis</i>	Sapotaceae
14	1	<i>Pouteria gonggrijpii</i> Eyma	Sapotaceae
15	1	<i>Buchenavia tetraphylla</i> (Aubl.) R. Howard	Combretaceae
16	1	<i>Apeiba</i> cf. <i>glabra</i> Aubl.	Tiliaceae
17	1	<i>Ocotea rubra</i> Mez	Lauraceae
18	1	<i>Micropholis guyanensis</i> (A. DC.) Pierre ssp. <i>duckeana</i>	Sapotaceae
19	1	<i>Swartzia polyphylla</i> DC.	Caesalpiniaceae
20	1	<i>Dendrobangia boliviana</i> Rusby	Icacinaceae
21	1	<i>Sterculia pruriens</i> (Aubl.) K. Schum.	Sterculiaceae
22	1	<i>Pouteria</i> sp. 18	Sapotaceae
23	1	<i>Eschweilera micrantha</i> (Berg) Miers	Lecythidaceae
24	1	<i>Astrocaryum sciophilum</i> (Miq.) Pulle	Arecaceae
25	1	<i>Couepia caryophylloides</i> Benoist	Chrysobalanaceae
26	1	<i>Diospyros</i> sp.	Ebenaceae
27	1	<i>Couratari multiflora</i> (J. E. Smith) Eyma	Lecythidaceae
28	1	<i>Micropholis obscura</i> Pennington	Sapotaceae
29	1	<i>Caryocar glabrum</i> (Aubl.) Pers.	Caryocariaceae
30	1	<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (Pierre) Baehni	Sapotaceae
31	1	<i>Lecythis poiteau</i> Berg	Lecythidaceae
32	1	<i>Crudia bracteata</i> Benth.	Caesalpiniaceae
33	1	<i>Capparis maroniensis</i> Benoist	Capparaceae
34	1	<i>Pradosia cochlearia</i> (Lecomte) Pennington	Sapotaceae
35	1	<i>Lecythis persistens</i> Sagot ssp. <i>persistens</i>	Lecythidaceae
36	1	<i>Parinari parvifolia</i> Sandw.	Chrysobalanaceae
37	1	<i>Ruitzerania albiflora</i> (Warm.) Marciano-Berti	Vochysiaceae
38	1	<i>Lecythis zabucajo</i> Aubl.	Lecythidaceae
39	1	<i>Ocotea tomentella</i> Sandw.	Lauraceae
40	1	<i>Micropholis egensis</i> (A. DC.) Pierre	Sapotaceae
41	1	support mort	
42	3	Indeterminae	
<b>Total</b>		<b>42 spp colonisées/188 spp. = 22,3%</b>	<b>14 familles</b>

Sur 600 arbres, ces 11 espèces totalisent un peu plus du tiers (229) de l'effectif de la parcelle, mais ne portent que 21 héli-épiphytes sur les 98 recensés.

Nous constatons que seules trois de ces espèces ont quelques arbres d'un diamètre supérieur à 50 cm, et que toutes ont un diamètre moyen assez faible qui se situe en dessous de cette taille. La figure 20 donne une illustration de la répartition des héli-épiphytes étudiés en fonction des diamètres des arbres supports. Nous constatons que la moitié de l'effectif est supporté par des arbres de diamètre compris entre 25 et 50 cm, et l'autre moitié ou presque est supportée par des arbres de diamètres supérieurs à 50 cm, bien que ces derniers soient en bien plus faible abondance (annexe 1).

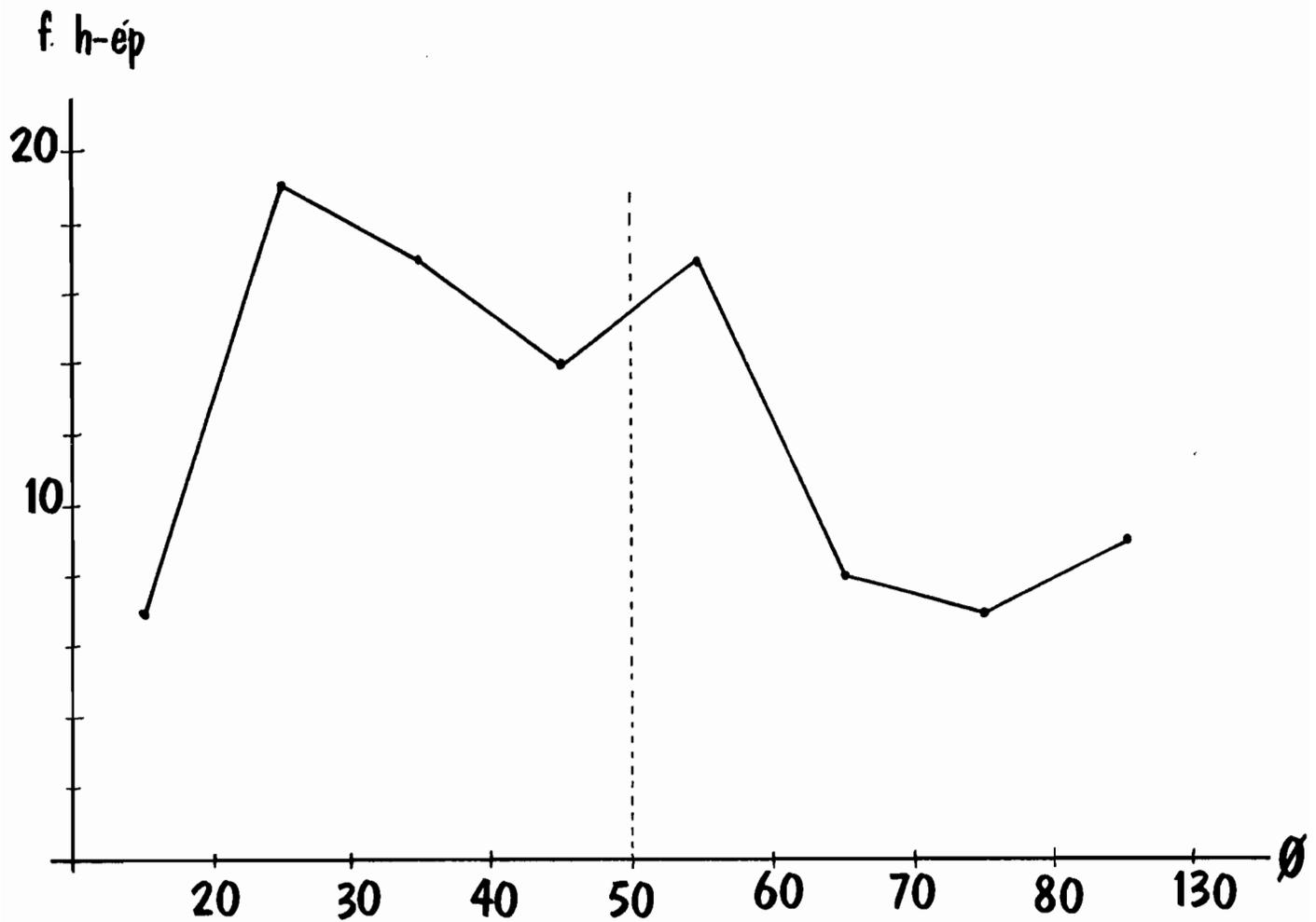


Figure 20 : Répartition des héli-épiphytes en fonction des diamètres des arbres supports

Sachant que le nombre de supports potentiels de diamètres  $\geq 50$  cm est inférieur à l'autre classe de diamètre, nous constatons que si ces derniers sont colonisés selon leur abondance, ils devraient être peu colonisés. Au contraire, ils le sont beaucoup plus qu'attendu comme le confirme le résultat significatif du test exact de Fisher :

Diamètre support	Petits $\leq$ 50cm	Gros $\geq$ 50 cm
Nombre d'arbre colonisés	57	41
Probabilité (Test exact de Fisher)	0,64 (non significative)	4,97 (très significative)

Nous verrons dans la discussion que cette répartition tendant préférenciellement vers les supports de fort diamètre correspond à ce qui a été déjà démontré par Michaloud et Michaloud-Pelletier (1987) en Côte d'Ivoire. Toutefois, nous discuterons aussi de la part importante des arbres de 25 à 50 cm de diamètre qui est colonisée et pour laquelle l'explication se trouve non plus dans la structure propre de l'hôte uniquement, mais dans la stratégie de croissance de l'héli-épiphyte, en ce qui concerne le genre *Clusia*.

D'autre part, Birnbaum (1997), dans son analyse sur la stratification de la canopée de cette même parcelle (5B-10B) dont la hauteur moyenne est de 30 m, montre qu'elle est formée par de rares espèces de grands arbres émergents, par une grande diversité d'arbres de hauteur moyenne et de petits arbres de 15 ou 20 m de hauteur. Dans notre échantillon, les héli-épiphytes se trouvent sur une espèce seulement parmi les émergents (*Eperua falcata*) et sur quatre espèces correspondant à la deuxième catégorie (*Lecythis idatimon*, *Eschweilera parviflora*, *E. sagotiana*, *Licania alba*). Une majorité d'arbres supports se trouve donc dans la strate inférieure.

### 3 - Les sites de germination et le relief de la canopée

La hauteur de germination des héli-épiphytes n'est pas toujours mesurable à partir du sous-bois. Dans la parcelle étudiée, la hauteur de germination d'environ la moitié de l'effectif, n'a pas pu être déterminée, à cause d'une mauvaise visibilité.

Parmi les sites de germination observables on constate que cette hauteur est très variable, comprise entre 8 et 38 m. Cependant la majorité des héli-épiphytes (soit 77 %) ont germé entre 16 et 29 m, se trouvant ainsi en dessous de la hauteur moyenne de la surface de la canopée, établie dans notre parcelle à 30 m (Birnbaum 1997, Fig. 20 bis).

Compte tenu 41 des héli-épiphytes sont des adultes, les points de germination auraient pu être en situation ensoleillée au moment de leur installation.

Par ailleurs, dans 6 des 52 situations observées (soit 11,5%), les sites de germination coïncident avec des zones de dépression de la canopée (indiqués sur la figure précédente avec une flèche) et probablement avec les endroits les plus ensoleillés.

Il semble qu'il n'y ait pas de préférence particulière au sein des héli-épiphytes pour de telles situations, étant donné que tous les genres y sont représentés (tableau IV) :

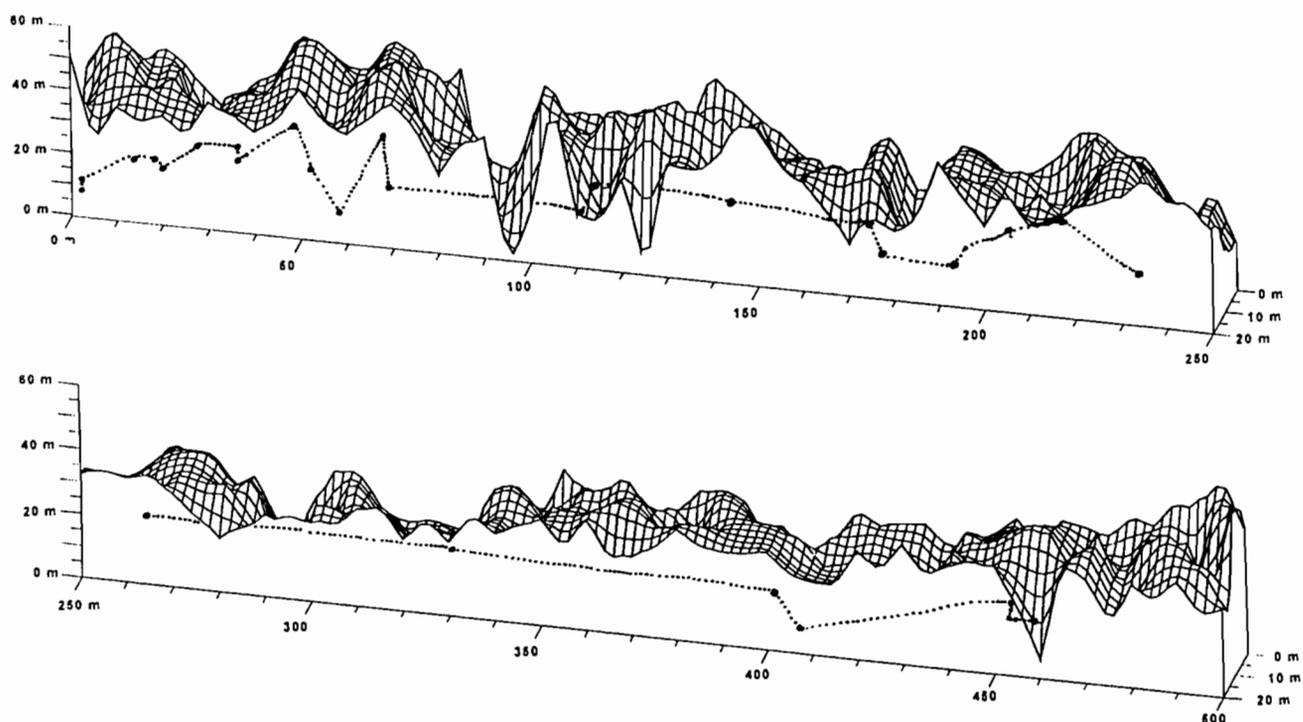


Figure 20 bis : Surface de la canopée de la forêt (parcelle 5B-10B, 1ha) d'après Birnbaum (1997). La hauteur de germination des héli-épiphytes est indiqué en pointillé

Secteur dans la parcelle	Espèce héli-épiphyte	Hauteur de germination
6B	<i>Coussapoa angustifolia</i>	20 m
6B	<i>Clusia scrobiculata</i>	27,6 m
7B	<i>Coussapoa angustifolia</i>	24,4 m
7B	<i>Clusia sp 2</i>	24 m
10B	<i>Ficus albert-smithii</i>	24,5 m
10B	<i>Coussapoa latifolia</i>	18,5 m

Tableau IV : Héli-épiphytes dont le site de germination se trouve dans des zones de creux de la canopée (voir aussi Fig. 20 bis)

#### 4 - Les héli-épiphytes et la topographie

La répartition des arbres supports dans les six classes du descripteur topographie (bas-fond, pied de pente, mi-pente, haut de pente, plateau et crête) n'est pas uniforme dans le transect 5B-10B. On observe un excès significatif d'arbres colonisés en situation de mi-pente et parallèlement un léger déficit dans les bas fonds et sur les crêtes (Tableau V). Cette tendance est particulièrement nette pour *Clusia* dont les arbres supports sont pratiquement deux fois plus fréquents qu'attendu en situation de mi-pente (Tableau VI). La taille réduite de notre échantillon ne permet pas d'affirmer que cette tendance, localement significative, soit extrapolable à l'ensemble du massif forestier.

Nbre d'héli- épiphytes	<u>Classe topo. :</u>	1	2	3	4	5	6	Total
	<u>Nbre relevés :</u>	48	112	154	223	0	62	
0		47 1,1 +	101 1,01	126 0,92	201 1,01	0 **	60 1,09 +	535
1		1 0,3	9 1,18	19 1,81 ++	10 0,66	0 **	1 0,24	41
2		0 0,0	2 0,6	7 1,52	9 1,35	0 **	0 0,0	18
3		0 0,0	0 0,0	2 2,6	1 0,9	0 **	0 0,0	3
4		0 0,0	0 0,0	0 0,0	2 1,79	0 **	1 3,23	3

**Tableau V.** Profils écologiques montrant la fréquence des héli-épiphytes (toutes espèces confondues) selon la toposéquence : 1 = bas-fond, 2 = pied de pente, 3 = mi-pente, 4 = haut de pente, 5 = plateau et 6 = crête. Pour chaque nombre d'héli-épiphyte porté, la première ligne représente le nombre observé pour chaque toposéquence ; la seconde ligne représente dans chaque cas la fréquence corrigée, et la 3ème ligne représente le niveau de signification du test exact de Fisher lorsque significatif (+ =  $P < 0,05$  % ; ++ =  $P < 0,01$  %).

<i>Clusia</i>	Classe topo. :	1	2	3	4	5	6	Total
		Nbre de relevés :	48	112	154	223	0	62
Absent		47 1,07	103 1,0	129 0,91	209 1,02	0 **	61 1,07 +	550
Présent		1 0,25	9 0,96	25 1,95 +++	14 0,75	0 **	1 0,19	50

**Tableau VI.** Profils écologiques montrant la fréquence des *Clusia* héli-épiphytes (toutes espèces confondues) selon la toposéquence : 1 = bas-fond, 2 = pied de pente, 3 = mi-pente, 4 = haut de pente, 5 = plateau et 6 = crête. Pour chaque nombre d'héli-épiphyte porté, la première ligne représente le nombre observé pour chaque toposéquence ; la seconde ligne représente dans chaque cas la fréquence corrigée, et la 3ème ligne représente le niveau de signification du test exact de Fisher lorsque significatif (+ =  $P < 0,05$  % ; ++ =  $P < 0,01$  % ; +++ =  $P < 0,001$ ).



*Clusia platystigma* Eyma à St. Elie, Guyane (foto Yves Caraglio).



## Chapitre IV

### Résultats sur l'architecture des héli-épiphytes

#### A propos du genre *Ficus* L.

Le genre *Ficus* est un des plus importants des tropiques en nombre d'espèces ligneuses selon la révision la plus récente de Berg (1989-1990). Il comprend 750 à 800 espèces sur les 1000 environ composant la famille des Moraceae. Par ailleurs, il serait le genre le plus diversifié en termes d'habitat, de formes de croissance et de types biologiques. Le genre comprend des représentants héli-épiphytes et terrestres, des formes monocauls, des arbres, des arbustes et quelques représentants (volubiles) grimpants. Parmi cette diversité on a distingué :

- 250 à 300 espèces héli-épiphytes
- environ 75 espèces grimpantes
- quelques holo-épiphytes (*Ficus diversifolia* d'Asie, parfois appelé *F. deltoidea*, Caraglio com. pers.) et héli-épilithes.

#### Ecologie

Les minuscules graines des *Ficus* semblent pouvoir germer sur les substrats les plus divers, des plus riches en éléments nutritifs jusqu'aux plus pauvres et dans les milieux aériens aussi bien que terrestres.

Comme les autres espèces microspermes, la plupart des figuiers se trouvent dans une végétation plus au moins ouverte, souvent instable, comme les berges des rivières ou les chablis des forêts. Mais ils habitent aussi des forêts ombrophiles, où ils ont conquis des niches "supra-terrestres" telle la canopée des forêts matures. Un petit nombre d'espèces se rencontrent dans les forêts de montagne. D'autres, terrestres et héli-épiphytes se trouvent en savane et dans des forêts semi-caducifoliées. La plupart d'entre elles sont fréquentes dans la végétation secondaire. De nombreuses espèces ont été introduites dans les villes, éloignées de leurs aires naturelles, où elles arrivent à s'adapter aux nouvelles conditions, parfois extrêmement contraignantes.

#### Classification et répartition géographique

Les premières études systématiques débutent avec Linnée, dans la première édition de *Species Plantarum* (1753) où il décrit sept espèces de figuiers (Vazquez Avila 1981). La subdivision du genre, complexe et souvent controversée, date du siècle dernier (Gasparrini 1844-1845, Miquel 1867

in Berg 1989). Les apports de Corner sur les figuiers asiatiques (1940, 1967, 1985) et de Berg à partir de 1977 sur les *Ficus* d'Afrique et d'Amérique tropicale restent les ouvrages de référence. Nous retiendrons quelques aspects de la révision de ce dernier auteur, la plus synthétique, pour illustrer la répartition des formes ou des types biologiques, au sein du genre.

*Ficus*, à lui seul, constitue la tribu des Ficeae, caractérisée par son inflorescence, le sycone ou figue. Tout le genre est à pollinisation entomophile. Les insectes pollinisateurs sont des Hyménoptères (Agaonoides), connus pour environ 200 espèces du genre.

On distingue 4 sous-genres qui prennent en compte, parmi d'autres caractères, le type biologique :

Sous-genre	Nombre d'espèces	Biogéographie	Type biologique ou forme de croissance	Caractères sexués
<b>Pharmacosycea</b>	75	Pantropicale	Arbres terrestres, autoportants (sauf <i>F. crassiuscula</i> héli-épiphyte) Sans racines aériennes	monoïques, figues solitaires, 2 étamines, style bifide
<b>Urostigma</b>	280	Pantropicale	Arbres héli-épiphytes avec racines aériennes, étrangleurs / anastomoses / héli-épilitiques / banians ( <i>F. benghalensis</i> )	monoïques, figues par paire, 1 étamine, style simple
<b>Ficus</b>	263	Afrique, Asie, Australasie, Méditerranée	Majorité d'arbres terrestres, quelques uns héli-épiphytes ou holo-épiphytes et grimpants	dioïques, étamines libres
<b>Sycomorus</b>	99	Afrique, Asie, Australasie	Arbres ou arbustes, quelques héli-épiphytes avec racines aériennes, d'autres grimpants, pachycaules	dioïques ou monoïques, étamines enfermées dans le périanthe, cauliflorie, géocarpie

L'origine du genre se situerait dans la région la plus riche en espèces s'étendant de l'Assam (Inde) aux Iles Salomon (Corner 1958).

Sa répartition géographique actuelle est extrêmement large (Fig. 21). En zones tempérées le genre *Ficus* est seulement représenté par *Ficus carica*, l'espèce consommée par l'homme ; mais la plus forte localisation est tropicale et subtropicale :

- quelques 500 espèces en Asie et en Australie (Corner 1965)
- environ 150 espèces aux Néotropiques (Berg 1990)
- 105 espèces en Afrique, incluant Madagascar et les Iles Mascareignes (Berg 1990).

Quelques lacunes de répartition : Hawaï, Nouvelle Zélande, avec des vicariants écologiques du genre *Metrosideros*, Myrtaceae (Caraglio, com. pers.).

## Répartition géographique et types biologiques

D'une manière générale selon la diversité des types biologiques, on peut distinguer 3 zones géographiques (Caraglio 1985) :

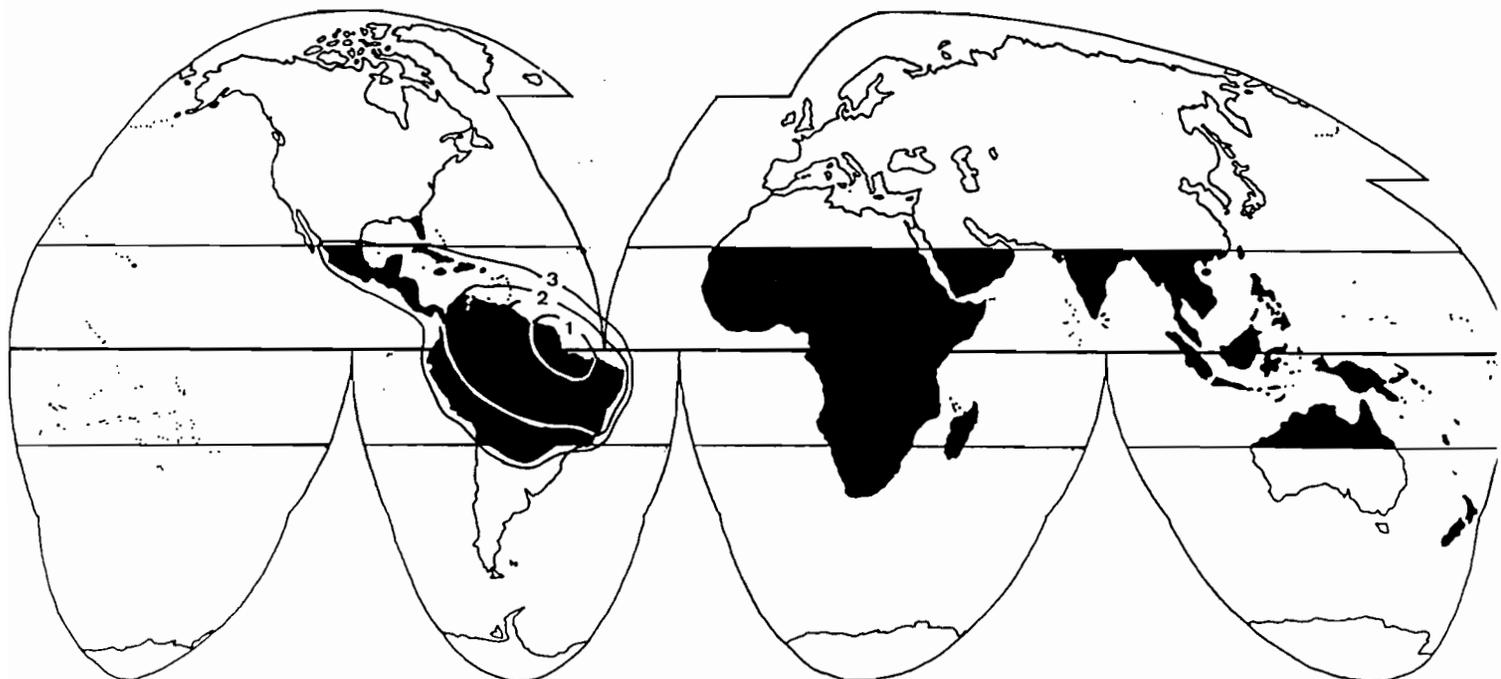
Tout d'abord l'Asie où les espèces sont les plus diversifiées, étant des pionniers et des arbres de la forêt primaire, en sous bois et en canopée :

- grands arbres à contreforts (*F. variegata*, *F. albipila*),
- nombreux étrangleurs (*F. tinctoria*, *F. stupenda*, *F. sundaica*, *F. kerkhovenii*, *F. religiosa*...),
- banians (*F. benghalensis*, *F. benamina*, *F. pubilimba*...),
- grimpants épiphytes à stolons (*F. subulata*),
- grimpants terrestres (*F. spiralis*),
- arbres monocaules (*F. cynaroides*, *F. salomonensis*),
- arbustes.

Puis l'Afrique où les types grimpants ainsi que les monocaules manquent.

Enfin l'Amérique qui présente une grande homogénéité : arbres terrestres à contreforts, arbres et arbustes héli-épiphytes et quelques étrangleurs.

**Figure 21** : Aire de répartition du genre *Ficus* et des espèces étudiées. 1 : *Ficus leiophylla* C. C. Berg. 2 : *Ficus guianensis* Desv. 3 : *Ficus nymphaeifolia* P. Müller





***Ficus nymphaeifolia*\* P. Miller****MORACEAE**

(Herbiers : JP 131, JP 175)

L'aire de répartition de *Ficus nymphaeifolia* s'étend sur le continent américain de l'Amérique Centrale au nord jusqu'au tropique du Capricorne au sud (par exemple dans des forêts humides des chutes d'Iguazú, Argentine). Cette espèce se développe soit sous forme héli-épiphyte soit sous forme terrestre. En Guyane française elle est héli-épiphyte en forêt primaire de plaine et de montagnes basses ; elle est terrestre en forêt secondaire ou fortement anthropisée (les bords de pistes, les parcelles déboisées,...). Nous l'avons également rencontrée sous sa forme terrestre, dans des zones très ouvertes et perturbées comme les forêts humides naines (achaparrados) de Isla Margarita (Vénézuéla) où elle dépasse à peine deux mètres de hauteur. En forêt primaire, comme c'est le cas de notre site d'étude, elle est présente essentiellement sous sa forme héli-épiphyte.

La floraison de *F. nymphaeifolia* a été étudiée à St. Elie. Elle s'exprime pendant 8 à 10 mois de l'année, de manière discontinue (Loubry 1994). Cet auteur précise que ce comportement phénologique semble être indifférent aux variations saisonnières. Les figues, verdâtres, d'environ 2 cm de diamètre, au nombre de deux par aisselle foliaire, sont appréciées par les oiseaux et probablement les chauves souris, qui contribuent à leur dissémination.

Lors de la dispersion, les graines peuvent germer à la base des branches maîtresses des arbres hôtes à une vingtaine de mètres de hauteur. A partir de ce point le figuier construit un appareil caulinaire qui peut atteindre 10 à 15 mètres de haut et un système racinaire qui atteint rapidement le sol assurant à la fois l'alimentation hydrique et minérale de la plante et son ancrage sur l'arbre support, par l'enchevêtrement et l'anastomose des racines qui enlacent progressivement le tronc à mesure qu'elles se développent. Au stade adulte, ces racines constituent un tronc creux ajouré puis complètement fermé, suffisamment solide pour permettre à l'individu d'être autoportant. Cette espèce doit être rangée dans la catégorie des figuiers étrangleurs.

---

\* Les Wayapi, population amérindienne émigrée de l'Amazonie au XVIII<sup>e</sup> siècle pour s'installer en Guyane, dans le haut Oyapock, donnent à cet arbre une origine humaine dans un mythe comtant comment furent transformés en arbre deux amants ensorcelés (Grenand *et al.* 1987).

## La plantule

Les premiers stades de développement ont été observés chez les individus terrestres ou à partir des graines mises à germer en boîte de Petri. La plantule de 2 à 3 centimètres (Pl A), présente deux cotylédons verts, arrondis et pubescents au niveau du sol ou au dessus. La racine primaire, blanchâtre et sinueuse, de la même longueur que la tige, porte à son extrémité quelques fines racines. Il est fréquent d'observer chez les individus ayant encore les téguments de la graine, de fines racines formées à partir du collet, contemporaines de la racine primaire.

La plantule de 16 cm de hauteur présente un axe épicotyle (A1) orthotrope (Pl B) constitué d'une vingtaine d'entre-noeuds. Dans sa partie distale ils ont de 1 à 3 cm de longueur, tandis que sa partie basale est formée d'une succession d'entre-noeuds de quelques millimètres. La coupe longitudinale de la jeune tige montre une moëlle qui débute très fine au niveau du collet, et qui s'élargit progressivement vers l'apex jusqu'à atteindre un diamètre équivalent à la moitié de celui de la tige. A ce stade, la moëlle ne présente pas de rétrécissement.

La phyllotaxie est spiralee d'indice 2/5. Les feuilles, à limbe nettement cordé, ont une taille qui varie entre 10 et 30 cm. Le bourgeon apical conique, de 1 à 3 cm. de longueur, présente un capuchon stipulaire jaunâtre (Fig. 22 C), qui persiste sur les dernières unités de croissance. Lorsqu'il tombe, il laisse une cicatrice annulaire autour de la tige.

### •Système racinaire

Le collet présente un renflement qui se prolonge sur la partie proximale de la racine primaire (Pl B). Celle-ci a une vie très courte, s'allonge horizontalement sur une dizaine de centimètres de longueur formant un coude avec la tige, puis arrête sa croissance. A sa base elle a un diamètre de 1 à 2 centimètres qui diminue brusquement sur la moitié de sa longueur. Sur sa partie proximale elle est lignifiée et porte une écorce marron foncé avec des fissures longitudinales. Sa ramification est diffuse, dense et ses racines latérales sont disposées sur toute sa longueur et toute sa circonférence.

Au niveau du coude et vers l'extrémité de la racine primaire, se développent des racines également renflées et lignifiées. Elles présentent les mêmes caractéristiques externes que l'axe qui les porte ; elles entrent dans les interstices de l'écorce du support ou bien elles meurent. Nous ne connaissons pas le devenir de celles qui se développent sous l'écorce de l'arbre support, mais les

---

**Figure 22 :** Jeunes stades de *Ficus nymphaeifolia*. **A :** La germination (co : cotylédons, te : tégument de la graine, ra : racine primaire). **B :** La plantule et son système racinaire lors de la phase d'installation sur un support. Le collet renflé et ses formations lignifiées sont représentées en densité de points. L'axe formé au niveau du coude du collet, a été coupé pour le prélèvement du jeune figuier (col : collet, A2 ex : racines latérales d'exploration, A2 fi : racines latérales de fixation). **B' :** Schéma synthétique de la plantule. **C :** Bourgeon apical avec son capuchon stipulaire (cs : capuchon stipulaire, ca : cicatrice annulaire, cf : cicatrice foliaire, pe : base de pétiole).

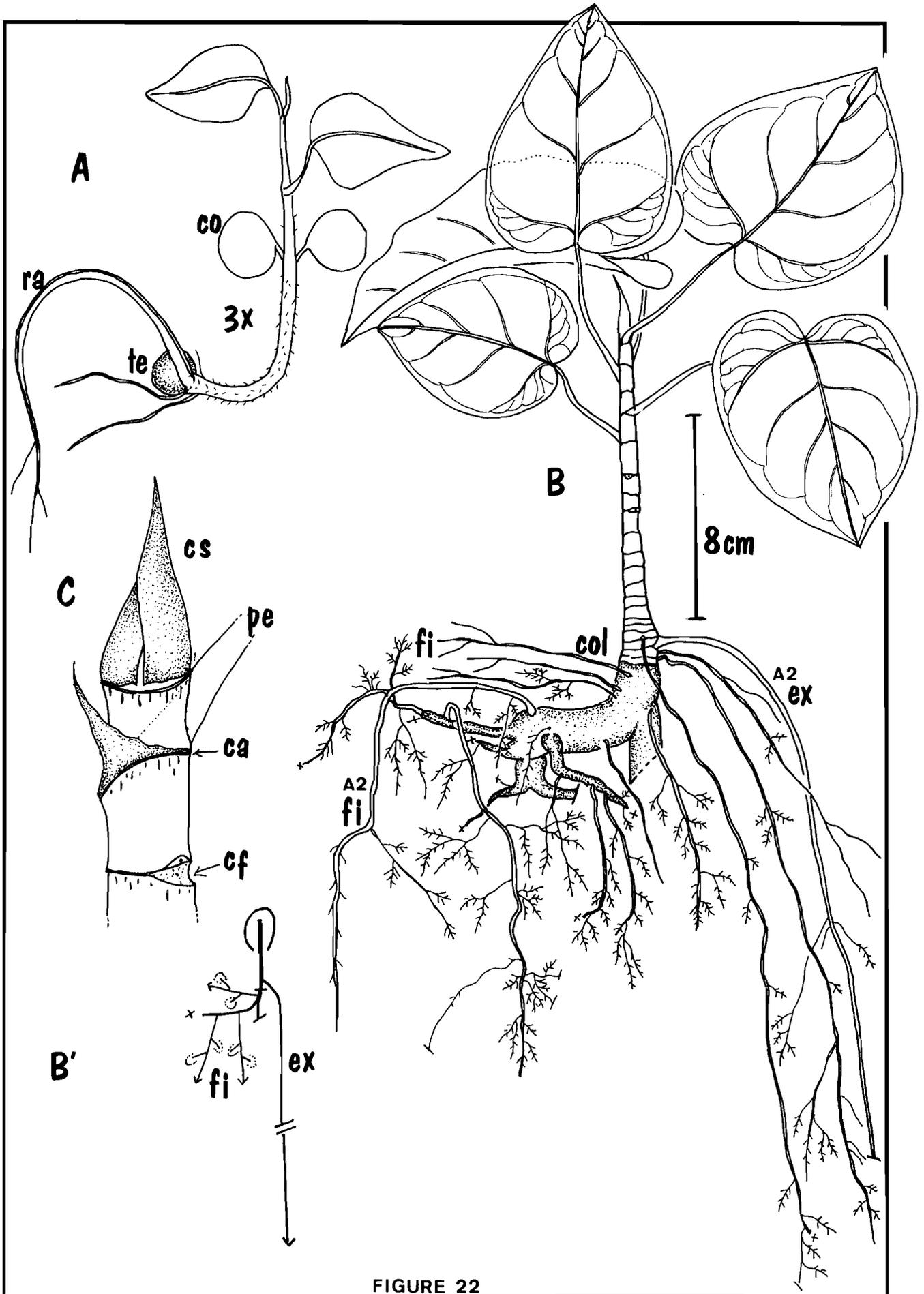


FIGURE 22

mêmes racines observées chez les individus terrestres montrent une brusque diminution de diamètre ainsi qu'une durée de vie et une longueur limitées.

Sur cette zone élargie, et sur les premiers noeuds de la tige, se développent de nombreuses racines adventives. Elles forment sur l'axe porteur un angle de 90°, et sont de deux types.

- les racines longues (A1) pérennes et à croissance indéfinie, qui atteignent 3 à 4 m à ce stade. Elles sont monopodiales, peu ou pas ramifiées, avec un diamètre primaire à leur point d'origine de 5 mm. Elles longent le support d'une manière superficielle, plutôt libres (racines d'exploration), ou bien s'accrochent par de fines racines latérales aux irrégularités de l'écorce et restent sous tension (racines d'exploration et de fixation).

- les racines courtes (A2) d'une dizaine de centimètres de longueur, monopodiales, ramifiées, de 1 à 2 mm de diamètre, ont une durée de vie plus courte que les précédentes et elles se renouvellent. Nous les appellerons racines d'exploitation. Elles portent sur leur partie médiane et apicale, des racines latérales A3, grêles, de 1 à 2 mm de diamètre et 2 à 4 cm. de longueur. Ces A3 portent sur toute leur longueur et leur circonférence les racines A4. Elles sont très courtes, agéotropes et non ramifiées.

## La jeune plante

### •Système caulinaire

Dans sa partie caulinaire, *Ficus nymphaeifolia* est constitué d'une unité architecturale (UA) à quatre catégories d'axes (Fig. 23, B). Le tronc (axe A1) est un monopode orthotrope à phyllotaxie spiralée et à croissance rythmique. Il est formé d'unités de croissance (UC) sans écailles, délimitées par des séries d'entre-noeuds courts. Sa ramification est immédiate et rythmique : les branches sont disposées par étages acrotones sur les unités de croissance.

Les branches (axes A2) sont des monopodes à phyllotaxie spiralée (indice 2/5) et à croissance rythmique. Leur direction de croissance est horizontale-oblique mais leur extrémité est sensiblement dressée. La ramification, immédiate et rythmique, acrotone sur les unités de croissance, conduit à la formation d'étages de rameaux (axes A3) dont les plus développés sont situés sur la face ventrale des axes 2 (hypotonie). La croissance des branches en épaisseur est importante mais faible par rapport à celle du tronc.

Les rameaux A3, sans tropisme apparent (agéotropes), ont une durée de vie limitée et portent la majorité des feuilles de la plante. Ce sont des axes cylindriques à croissance secondaire définie et

---

**Figure 23 :** *Ficus nymphaeifolia* au stade de l'unité architecturale. **A :** Position du figuier sur l'arbre hôte. **B :** Le système caulinaire (A1 : tronc, A2 : branches, A3-A4 : rameaux). **C :** Le système racinaire au sol (A1', A1'', A1''' pivots supplémentaires ; A2 racines latérales fixatrices ; A3-A4-A5 racines nourricières). **C' :** Détail d'une anastomose des pivots supplémentaires.

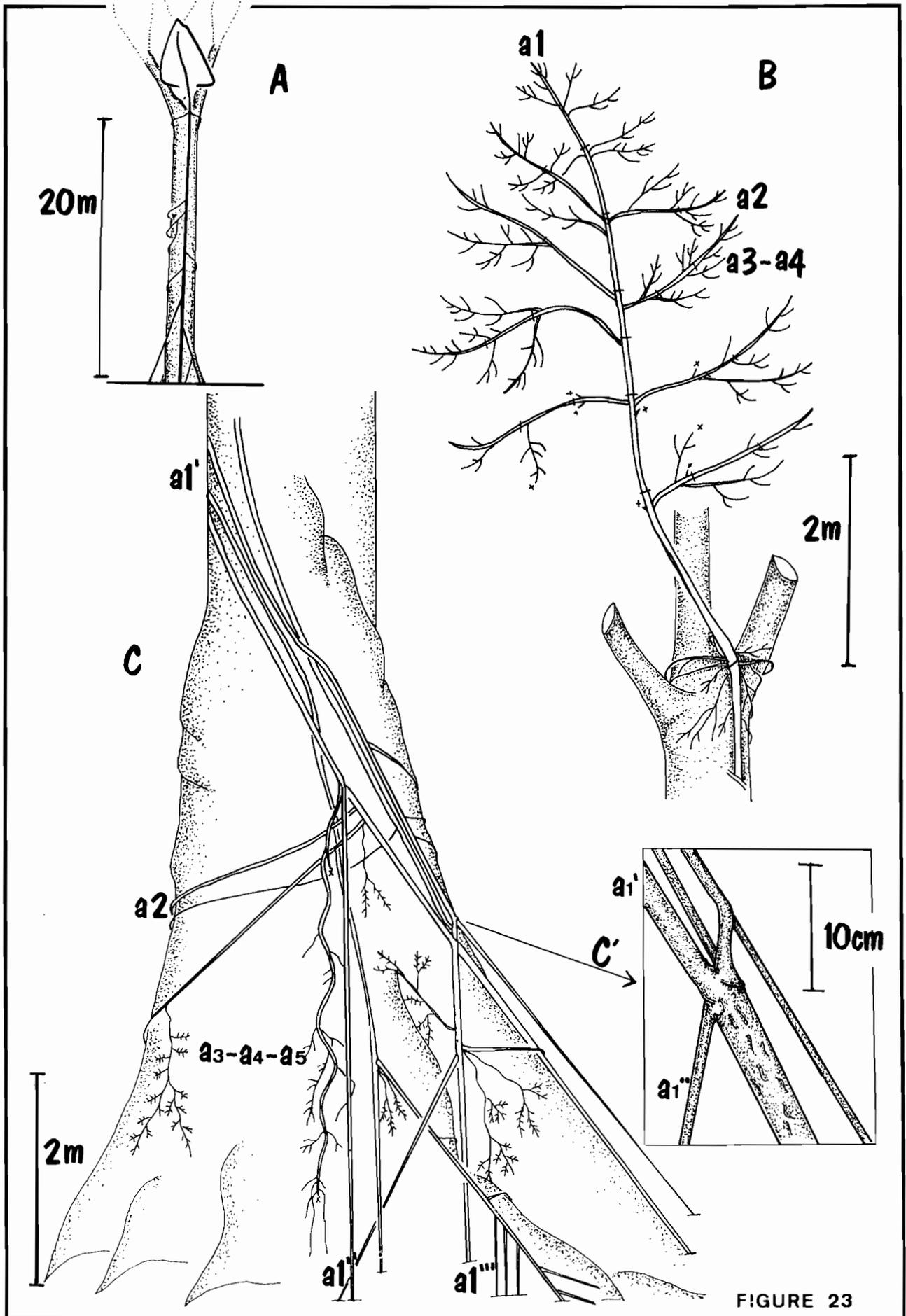


FIGURE 23

rythmique. Les premiers A3 formés, portent des rameaux plus petits, les A4, non ramifiés. Les premiers sont constitués d'entre-noeuds longs ; ils sont très courts sur les deuxièmes, qui portent sur les dernières unités de croissance, les feuilles et les figes, ces dernières au nombre de deux par aisselle foliaire.

#### •Système racinaire

Dans sa partie racinaire aérienne, *Ficus nymphaeifolia* est constitué de 5 catégories d'axes (Fig. 23 C). L'axe (A1) correspond à une racine pivotante adventive, monopodiale, cylindrique, à géotropisme positif, à durée de vie indéfinie, qui peut atteindre une quarantaine de mètres de longueur. Son diamètre, de 1 à 2 cm, est doublé rapidement après que la racine ait pris contact avec le sol. Sa ramification est immédiate et rythmique.

Les racines latérales (A2) disposées de part et d'autre du pivot, monopodiales, à direction de croissance oblique, ont un angle d'insertion de 40-45° et encerclent le tronc du support (racines de fixation). Avec un diamètre de quelques millimètres elles ont une durée de vie définie, et une longueur variable entre 50 cm et 1 mètre. Leur ramification est immédiate et rythmique.

Les A3, A4 et A5 sont de petites racines, courtes et de faible diamètre, monopodiales, sans direction de croissance définie. Les premières sont ligneuses tandis que les deux dernières ne présentent pas des formations secondaires. Celles-ci se forment tout autour de l'axe porteur, mais elles sont plus abondantes là où il y a accumulation de matière organique. Leur durée de vie est courte et leur renouvellement rapide. Ces racines sont plaquées dans les interstices de l'écorce de l'arbre support.

A ce stade, le pivot principal est accompagné de pivots supplémentaires à développement séquentiel (A1' : réitérats totaux) qui se forment à quelques mètres au-dessous du collet et à environ 6 mètres du sol. Ces A1' développent à leur tour des A2' également séquentiels qui assurent la fixation. Les A1' forment des fourches avec l'axe porteur, de plus en plus petites à proximité du sol. Au niveau de ces fourches et à différents endroits sur les réitérats se développent tardivement des ensembles ramifiés (A3, A4, A5).

Le contact de deux ou trois pivots peut conduire à la formation d'anastomoses (Fig. 23 C') et à l'augmentation du diamètre au-dessous de ces soudures. Cette augmentation concerne l'axe le plus développé qui montre une desquamation du rhytidome.

---

**Figure 24** : *Ficus nymphaeifolia* adulte. A : L'arbre héli-épiphyte et son hôte (en pointillé). L'ordre ultime de ramification n'a pas été représenté (r. d : réitération différée). B : Détail d'un drageon formé sur des racines anastomosées (hauteur : environ 2 mètres). C : Détail du cône racinaire avec des pivots renforcés en contreforts et en racines traçantes au sol.

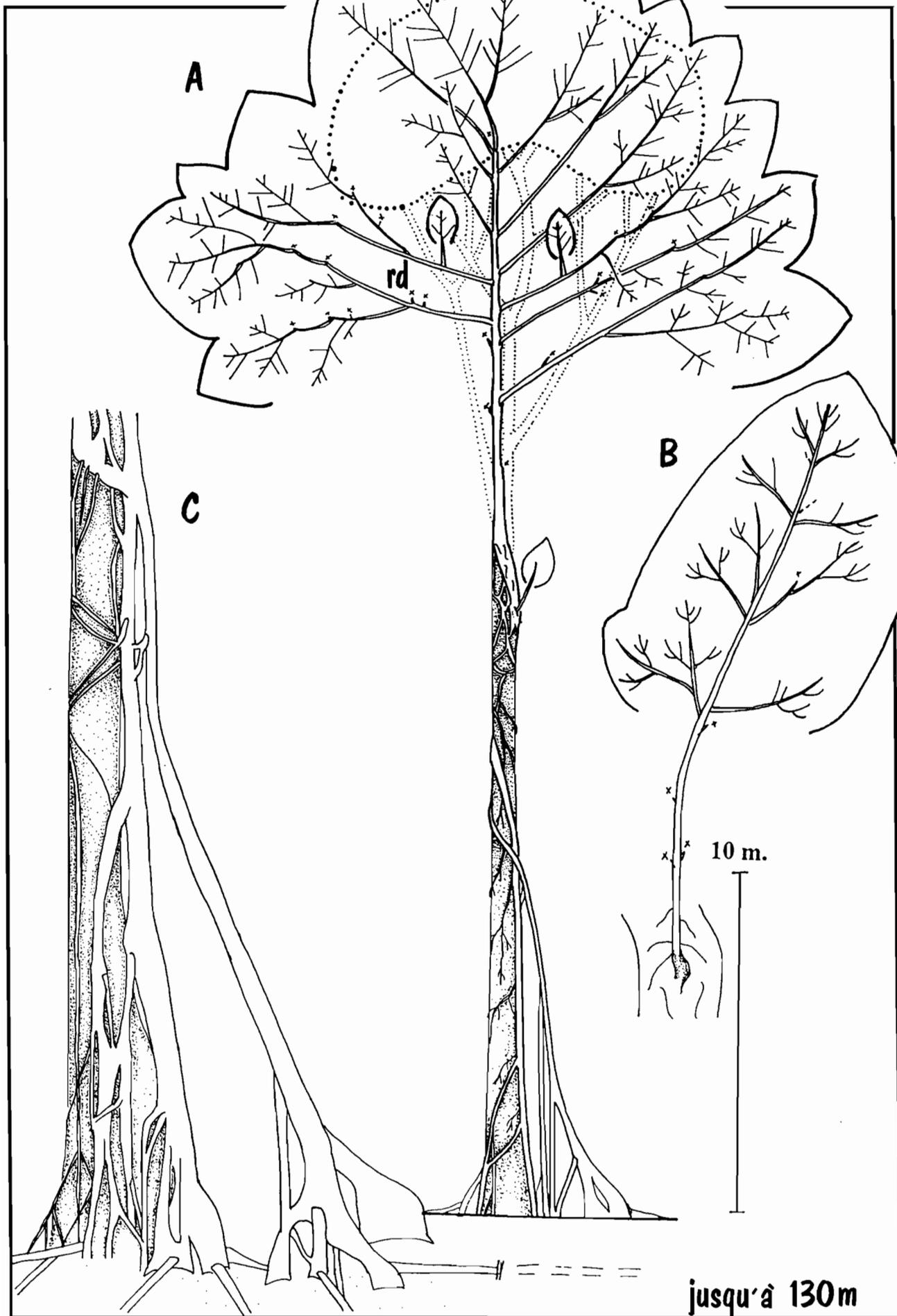


FIGURE 24

## L'arbre adulte

### •Système caulinaire

L'arbre adulte peut atteindre 40 mètres de hauteur (. 24 A). Son tronc, très caractéristique, est formé de deux parties :

- au-dessus du point de germination, il s'agit d'un axe caulinaire massif qui provient de l'épaississement du tronc du jeune *Ficus*.

- sous le point de germination, il est constitué de grosses racines aplaties et anastomosées, formant un entrelac qui laisse voir plus ou moins le tronc du support qu'elles enserrant. A la base de l'arbre elles constituent un vaste cône de contreforts sinueux correspondant aux A1' de la jeune plante et à certains A2' qui se sont soudés. Elles se prolongent dans le sol par des racines superficielles qui peuvent atteindre chacune plus de 130 mètres de longueur (Atger, com. pers.).

La cime, portée par les deux tiers supérieurs de la partie caulinaire du tronc, est formée de plusieurs étages de branches maîtresses obliques abondamment ramifiées. Comme sur la jeune plante, elles comportent :

- des axes A2 monopodiaux à phyllotaxie spiralée (indice 2/5), à croissance et ramification rythmiques, avec une direction générale oblique et les extrémités sensiblement dressées

- des axes A3 et A4 agéotropes disposés par étages, à durée de vie courte et qui portent l'essentiel des feuilles et des fleurs. La majorité des figes se développent sur les A4, au nombre de 2 à 6 par axe, mais à ce stade, elles peuvent aussi se former en nombre moins important, sur les A3 de la périphérie de la cime et plus rarement sur la partie distale de certains A2.

Les branches maîtresses présentent également des fourches latérales composées d'ensembles ramifiés qui ont une structure semblable à celle des branches qui les portent. Leur axe principal oblique a un diamètre et une longueur équivalents à ceux de l'axe 2 et il porte des étages de rameaux agéotropes d'ordre 4 et 5. Ils apparaissent çà et là le long de certaines branches maîtresses, surtout dans leur partie distale, et sont le résultat du développement particulier de certains rameaux A3. La présence de tels réitérats partiels dans la cime accroît considérablement sa surface d'exploitation photosynthétique et semble être à l'origine du caractère pérenne des branches maîtresses.

Dans la partie la plus haute de la cime, le tronc est généralement courbé. Son apex meurt et il se termine par une fourche faite par deux branches affaissées dont l'analyse morphologique montre qu'il s'agit en réalité de réitérats totaux.

Les rameaux portés par le tronc et les réitérats constituent des houppiers distincts, qui finissent la plupart du temps par surcimer l'arbre support.

La réitération différée s'exprime chez les vieux arbres de manière discrète, au sein de la cime et lors du drageonnement. Dans le premier cas, sur la partie proximale des branches maîtresses et sur ces réitérats partiels, se développent tardivement des structures condensées (Fig 24 A), qui comportent un axe orthotrope et deux à quatre étages de branches portant des rameaux. Ces structures

sont comparables, mais de taille plus réduite, à l'unité architecturale et elles atteignent seulement 3 ordres de ramification ; ce sont des unités minimales.

Le drageonnement a été observé chez les individus fortement traumatisés par la perte de la moitié de la cime. Il s'exprime sur les racines anastomosées à 2-3 mètres au dessous du collet formant des drageons qui peuvent atteindre plus de 2 mètres de hauteur (Fig 24 B). Ils ont une structure identique à celle de l'UA des jeunes individus. A leur base, où les entre-noeuds sont très courts, se développent des racines adventives qui se fixent par leurs extrémités peu ramifiées, aux irrégularités de l'écorce du support. Le drageonnement se produit également chez les individus terrestres, sur des racines traçantes superficielles.

#### •Système racinaire

Comme nous l'avons signalé plus haut, le système racinaire aérien de l'arbre adulte se caractérise par de grosses racines aplaties et anastomosées qui constituent un tronc ajouré (Fig 24 C). On distingue le système racinaire séquentiel formé de plusieurs racines pivotantes massives (A1, A1') et de ses latérales (A2, A2') dont le diamètre, de plusieurs dizaines de centimètres, varie lors du contact avec le support ou avec d'autres racines. Dans ces zones les axes ne sont plus cylindriques et le bois s'anastomose, s'élargit et s'aplatit à la manière d'un fluide formant une couche continue. A proximité du sol le vaste cône racinaire est le résultat de la réitération de ces pivots qui portent un ensemble d'axes dérivant les uns des autres. Certains constituent des contreforts, d'autres de longues et grosses racines traçantes superficielles de plus de trente centimètres de diamètre.

Sur cette structure, et particulièrement au niveau des fourches des pivots, se développe un système racinaire tardif, constitué par de petites racines à durée de vie limitée (A3, A4, A5), mais l'ampleur de celui-ci est discrète par rapport au système racinaire séquentiel.

#### **Dynamique de croissance de *F. nymphaeifolia***

Pendant la phase épiphyte (plantule, Fig 25 A) *F. nymphaeifolia* se caractérise par un système caulinaire réduit à un axe monopodial orthotrope unique, qui ne se ramifie pas avant que l'individu ait établi le contact avec le sol.

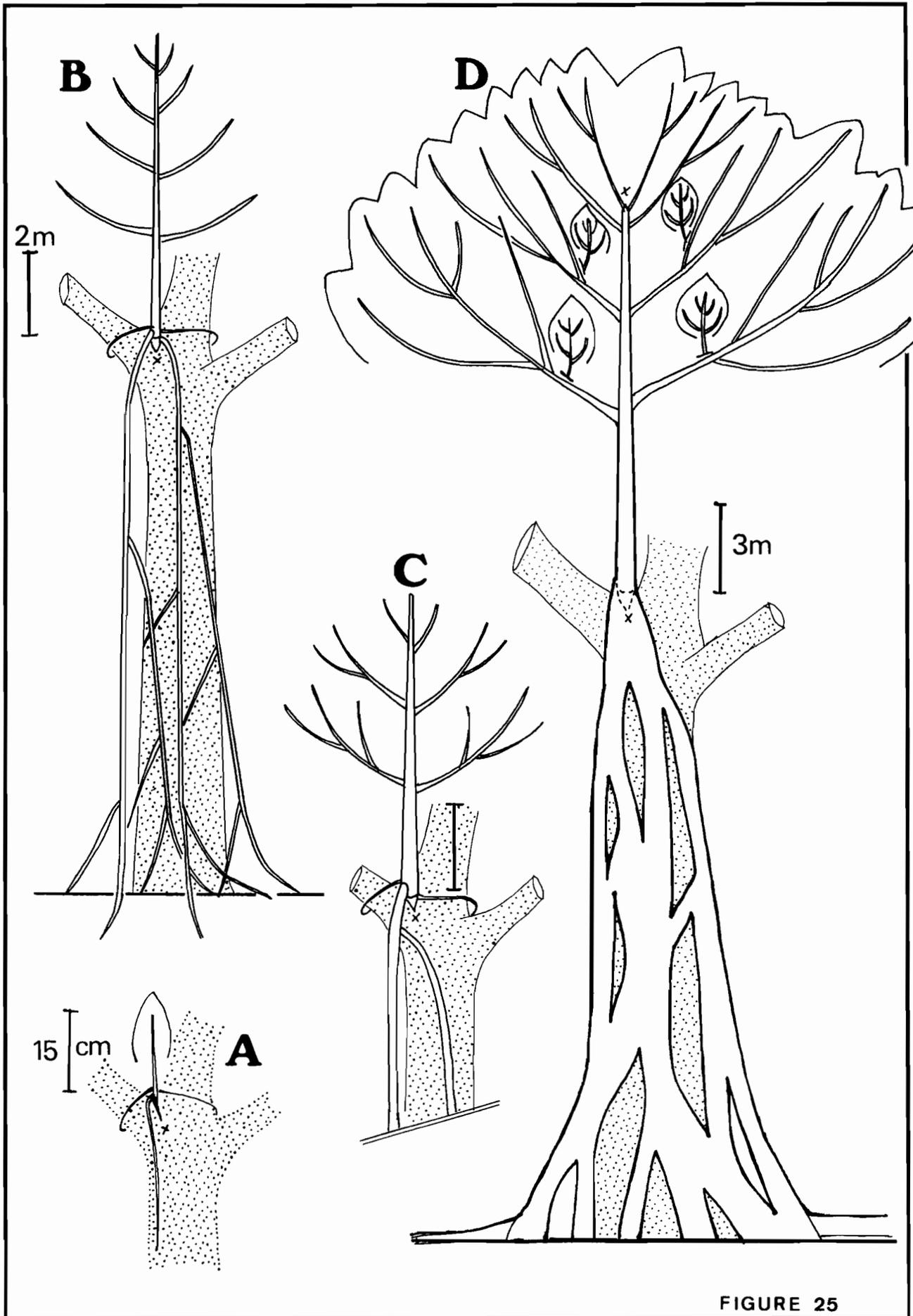


FIGURE 25

L'appareil racinaire, par contre, présente de nombreuses transformations. D'abord la racine primaire est remplacée par un système racinaire adventif. Son développement lui permet d'établir très rapidement les différents types de racines, assurant la fixation sur le support et la nutrition de l'organisme. Les racines adventives les moins ramifiées ont une croissance en longueur importante et sont responsables de l'exploration vers le sol. Les autres assurent une exploitation et une fixation locales. Parmi les longues racines, certaines suivent le tronc du support et restent en contact avec lui, tandis que d'autres peuvent s'en écarter et se développer à l'oblique.

C'est à partir de ce stade que l'appareil caulinaire va se ramifier ; la structure qui en résulte est constituée d'un tronc unique et dominant, portant de longues branches latérales, disposées par étages (Fig 25 B). Avant que l'unité architecturale soit complètement exprimée, ces branches réitèrent partiellement dans leur partie distale (Fig 25 C). Ce sont ces grandes branches réitérées qui seront à l'origine de la cime de l'arbre.

Parallèlement à l'expansion de la cime, le système racinaire, déjà en contact avec le sol par l'intermédiaire de quelques racines pivotantes, va se renforcer. Des pivots supplémentaires vont se former à différentes hauteurs d'une racine initiale, à la fois par réitération totale séquentielle et par réitération totale différée. Au niveau du sol, les pivots se ramifient et forment de longues et puissantes racines latérales superficielles qui vont explorer la litière sur des surfaces considérables.

Les grands individus constituent des arbres autoportants de la canopée (Fig 25 D). Les branches les plus basses se sont élaguées, dégageant parfois un tronc caulinaire de cinq à six mètres de haut. La cime s'est agrandie, par allongement et fort épaississement des branches maîtresses qui, par une généralisation de la réitération partielle et séquentielle en périphérie, se sont abondamment ramifiées. A ce stade aussi, l'espèce est susceptible d'exprimer complètement sa sexualité. La dominance du tronc s'est affaiblie, il a arrêté sa croissance et généralement deux branches ont pris le relais. C'est par ces processus d'étalement et d'extension que l'organisme parvient à surcimer l'arbre porteur. La réitération différée, par contre, s'exprime sur la partie proximale des branches maîtresses et a peu d'impact sur la construction de la couronne. A ce stade, le développement du système racinaire est surtout marqué par la croissance secondaire des pivots pré-existants et par leurs abondantes anastomoses. L'ensemble constitue un tronc ajouré. Les racines obliques et détachées du support à une dizaine de mètres du sol, forment un vaste cône en arc-boutants, renforcés en contreforts, qui, ajoutés aux longues racines traçantes superficielles à forte croissance secondaire renforcent l'autoportance de l'individu.

---

**Figure 25** : Les différents stades de développement de *Ficus nymphaeifolia*. **A** : La plantule au stade épiphyte. **B** : L'unité architecturale au stade héli-épiphyte. **C** : L'apparition des réitérats partiels séquentiels (R. p). **D** : Leur expression généralisée constituant l'essentiel de la cime. La réitération totale différée (R. t.) au sein de la cime du figuier et sur le tronc racinaire.



***Ficus guianensis* Desv.****MORACEAE**

(Herbiers : JP 56, JP 132, JP 185, JP 193)

*Ficus guianensis*, le figuier des Guyanes, fait partie du complexe\* *Ficus americana* (Berg 1989). Il comporte trois entités qui s'étendent des Antilles jusqu'à l'est du Brésil (Berg *et al.* 1984). Le sous-groupe de *F. guianensis*, constitue l'entité des plaines du nord de l'Amérique du Sud à l'est des Andes. Berg (op. cit.) caractérise plusieurs formes du sous-groupe (*F. guianensis*, *F. clusiifolia* et *F. mathewsii*) par leur cauliflorie\*\*.

Chez *F. guianensis* les figes se forment latéralement sur des rameaux courts non feuillés, insérés sur différents types d'axes, et même sur les dernières unités de croissance (Caraglio, com. pers.). Chez les vieux organismes, ces rameaux courts florifères s'observent également, de manière diffuse sur les branches maîtresses et même sur le tronc, d'où l'appellation de figuier cauliflore. Les figes d'environ 1 cm de diamètre, rouges à maturité, sont au nombre de une à quatre par noeud. La floraison chez cette espèce s'exprime, contrairement à *F. nymphaeifolia*, au cours d'une seule et brève période de l'année : mai, juin, juillet (Loubry 1994).

Le latex de *F. guianensis* est recherché par les Palikur (société amérindienne présente en Guyane dans la région de l'embouchure de l'Oyapock) pour soigner les douleurs abdominales. Il est utilisé en emplâtres faits de chiffon ou de coton imbibé (Grenand *et al.* 1987).

Cette espèce se développe en héli-épiphyte aussi bien qu'au sol. Lorsque les graines germent sur un arbre, *F. guianensis* acquiert un port buissonnant avec une cime large de 5 à 7m de hauteur et un système racinaire qui le relie au sol, dont la longueur dépend de la hauteur de germination, entre 15 et 25m. Ceux qui germent au sol constituent de petits arbres dépassant rarement 7 à 8m de hauteur.

Afin de connaître les tout premiers stades de la vie de ce figuier, nous avons fait germer des graines en boîte de Pétri, dans les serres du Jardin Botanique de Montpellier. Au bout d'une quarantaine de jours, plus du 50% des ces graines avaient germé.

---

\* En taxonomie, le terme "complexe" est utilisé pour désigner un groupe d'espèces proches mais dont une vraie séparation des unités individuelles, est incertaine (Lincoln *et al.* 1982). Ainsi, une espèce peut avoir plusieurs "formes" (ou écotypes) provisoirement traitées comme espèces mais souvent il s'agit de sous-espèces ou de variétés (Berg *et al.* 1984). Ceci est fréquent chez des espèces ayant une large distribution géographique et une certaine plasticité comme c'est le cas dans le genre *Ficus*.

\*\* La cauliflorie ("floraison sur les tiges"), très caractéristique des plantes tropicales, est un terme général qui désigne les positions de la sexualité sur les parties âgées de la plante (Weberling 1989). Selon Barthélémy (1988) "...la particularité des plantes cauliflores s'exprime simplement par une disjonction spatiale entre la formation des axes feuillés et florifères."

## La plantule

L'individu issu de la germination (Fig. 26 A) donne naissance à une plantule dont l'hypocotyle de 1,5 cm constitue la partie la plus longue, l'épicotyle présentant à peine quelques millimètres. Les cotylédons sont arrondis et assimilateurs. Dans le prolongement de l'hypocotyle se développe une racine primaire grêle de 4 à 5 cm de longueur et dont l'orientation de croissance est horizontale. Sa région basale beige clair, porte des poils absorbants, tandis que la partie distale, incolore, porte une ou deux racines à développement immédiat. Au-dessus du collet se forme une racine contemporaine de la racine primaire, mais plus longue d'environ 10 centimètres.

### •Aspects caulinaires

L'individu de 50 cm de hauteur observé au sol (Fig. 26 B), est constitué d'une tige (A1) orthotrope formée de 5 à 6 unités de croissance (uc), qui se distinguent les unes des autres par la succession d'entre-noeuds longs suivis de 2 ou 3 entre-noeuds courts. La coloration et la texture de l'écorce changent à la limite des uc.

La phyllotaxie est alterne spiralée d'indice 2/5. Les feuilles à limbe elliptique, avec un court acumen, sont coriaces et discolores, vert foncé sur la face supérieure et vert clair sur l'inférieure. La nervure principale et une quinzaine de paires de nervures secondaires sont claires et saillantes sur les deux faces du limbe. La taille des feuilles varie entre 10 et 25 cm de longueur et de 5 à 10 cm de largeur. Le bourgeon apical conique, d'environ 1 cm de longueur, présente un capuchon stipulaire blanchâtre. Cette stipule persiste sur les dernières unités de croissance. Lorsqu'elle tombe, elle laisse, comme pour tous les figuiers, une cicatrice annulaire autour de la tige.

### •Système racinaire

Le collet (Fig. 26 B') présente un renflement qui se prolonge sur 20 à 30 cm sur la racine primaire (A1) lignifiée et plagiotrope. Après un court trajet horizontal, elle présente une nette diminution de diamètre et rentre dans le sol. Nous ne connaissons pas son devenir. Dans cette zone élargie et sur les premiers noeuds de la tige, se forment des racines latérales adventives (A2) de fixation. Elles sont plagiotropes, monopodiales et lignifiées, d'environ 50 cm de longueur et 2 mm de diamètre. Elles sont peu ramifiées ; la ramification s'exprime çà et là au contact de la litière. Ces axes portent des racines (A3) grêles, monopodiales et agéotropes qui s'étendent sur une vingtaine de centimètres et ont une durée de vie courte. Leur ramification (A4) est diffuse et plus importante à leur

---

**Figure 26** : Jeunes stades de *Ficus guianensis*. **A** : La germination . **B** : La plantule se développant au sol. **B'** : Son système racinaire de surface **C** : La plantule se développant à la base d'un support. **C'** : détail de son système racinaire.

(A1, A2, A3, A4, A5 : différents ordres des ramification, A1', leur réitérats, adv. : racine adventive, co : cotylédons, col : collet, ra : racine primaire, uc : unité de croissance).

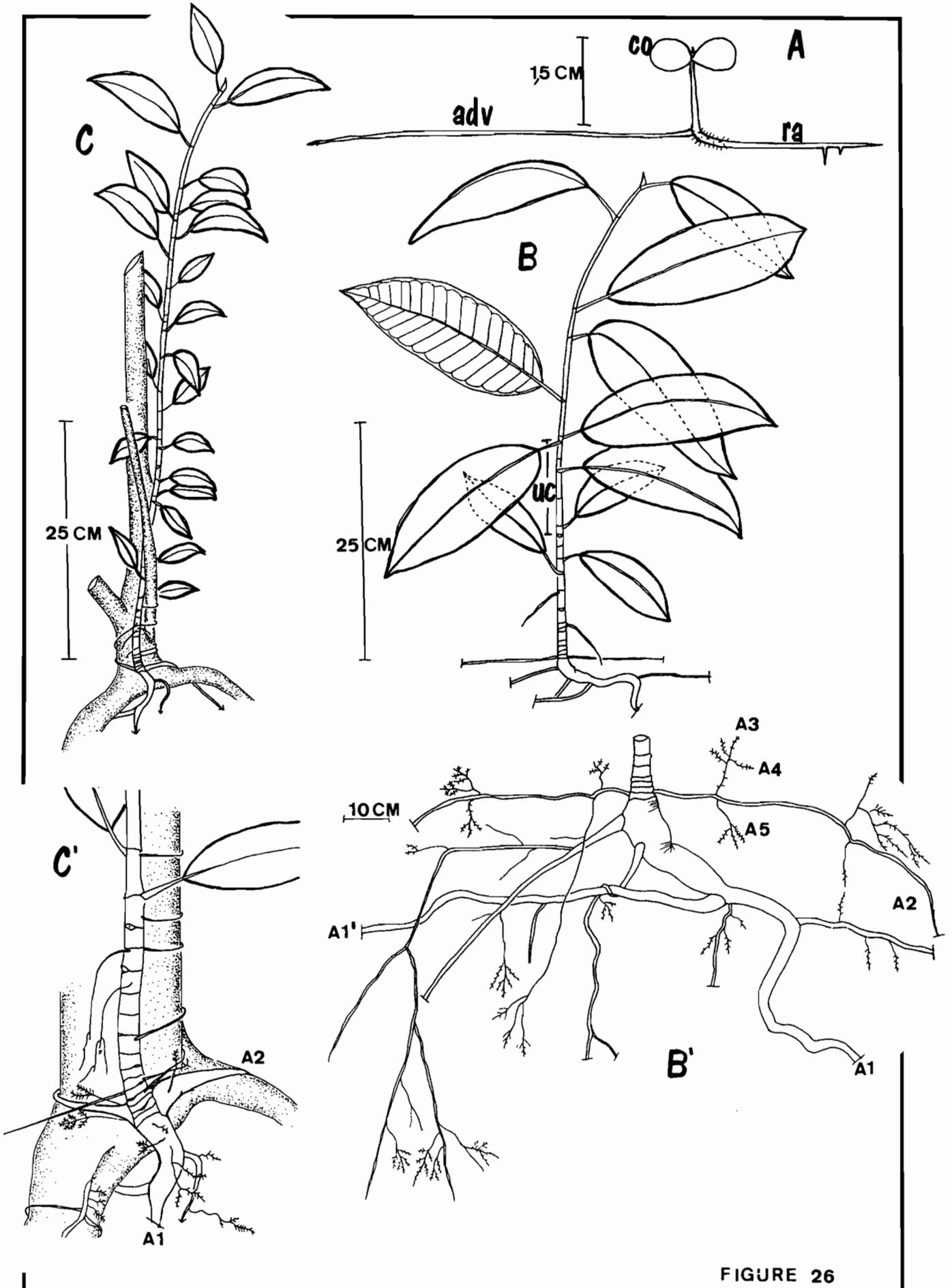


FIGURE 26

extrémité. Les A4 sont des petites racines semblables aux précédentes mais moins rigides, non lignifiées, d'une dizaine de centimètres de longueur et de durée de vie très courte. Elles portent sur toute leur longueur, des racelles (A5) de quelques millimètres, non ramifiées.

Cet ensemble racinaire couvre un rayon de 50 cm autour du jeune plant, à l'exception d'une racine latérale à développement séquentiel qui naît sur le A1 (Fig. 26 B' : A1') et dont la longueur dépasse 1,50m. Elle est lignifiée avec un diamètre qui diminue faiblement avec la longueur. Sa direction de croissance est horizontale et superficielle. Vers son extrémité elle présente des fourches latérales ; les plus proximales sont à développement différé et les plus distales à développement immédiat. Ces fourches portent des ensembles de quatre ordres de ramification dont la structure est semblable à celle des A2, A3, A4 et A5 décrits précédemment.

Lorsque *F. guianensis* se développe sur un support (Fig. 26 C), on retrouve une organisation comparable à celle décrite précédemment, mais plus condensée. La diminution du diamètre de la racine principale (A1) est moins progressive, au moins sur le bref parcours superficiel. Les racines latérales (A2), d'origine caulinaire ou racinaire, sont plus courtes mais certaines ont une croissance secondaire plus importante. Elles encerclent le tronc du support assurant ainsi la fixation de l'organisme. Les racines grêles (A3, A4, A5) se développent essentiellement à proximité du collet et de part et d'autre des racines fixatrices. Leur développement est accentué lors du contact avec la matière organique en décomposition, assurant ainsi l'exploitation locale des nutriments.

*F. guianensis* développe également sur sa racine principale (A1) une racine séquentielle (probablement A1') avec une croissance en longueur plus importante que celle des autres racines et qui effectue l'exploration superficielle sur quelques centimètres. Elle porte des fines racines d'accrochage et de nutrition comparables aux précédentes (Fig. 26 C').

## La jeune plante

### •Système caulinaire

Dans sa partie caulinaire, *F. guianensis* est constitué d'une unité architecturale (UA) à quatre catégories d'axes (Fig. 27 B). Le tronc (axe A1) est un monopode orthotrope à phyllotaxie spiralée et à croissance rythmique. Comme pour tous les axes de la plante, les unités de croissance (uc) sont délimitées par des séries d'entre-noeuds courts dépourvus d'écaillés. Sa ramification est rythmique et donne naissance aux branches disposées par étages à la base des uc. Parfois, la ramification s'effectue également dans les zones d'arrêt de croissance. La ramification est immédiate dans le premier cas et différée dans le deuxième.

---

**Figure 27** : *Ficus guianensis* au stade de l'unité architecturale. **A** : Schéma du figuier sur son hôte. **B** : Détail de la cime (A1 : tronc, A2 : branches, A3-A4 rameaux). **C** : Zone apicale de la tige (A1) et sa ramification (A2 : branches, uc : dernière unité de croissance, uc-1 : uc précédente). **D** : Détail du collet. Noter la fusion (<) de certaines racines adventives provenant des rejets, avec le pivot. (ra. ac. : racines d'accrochage ; A1 : pivot ; A1', A1'' : ses réitérats)

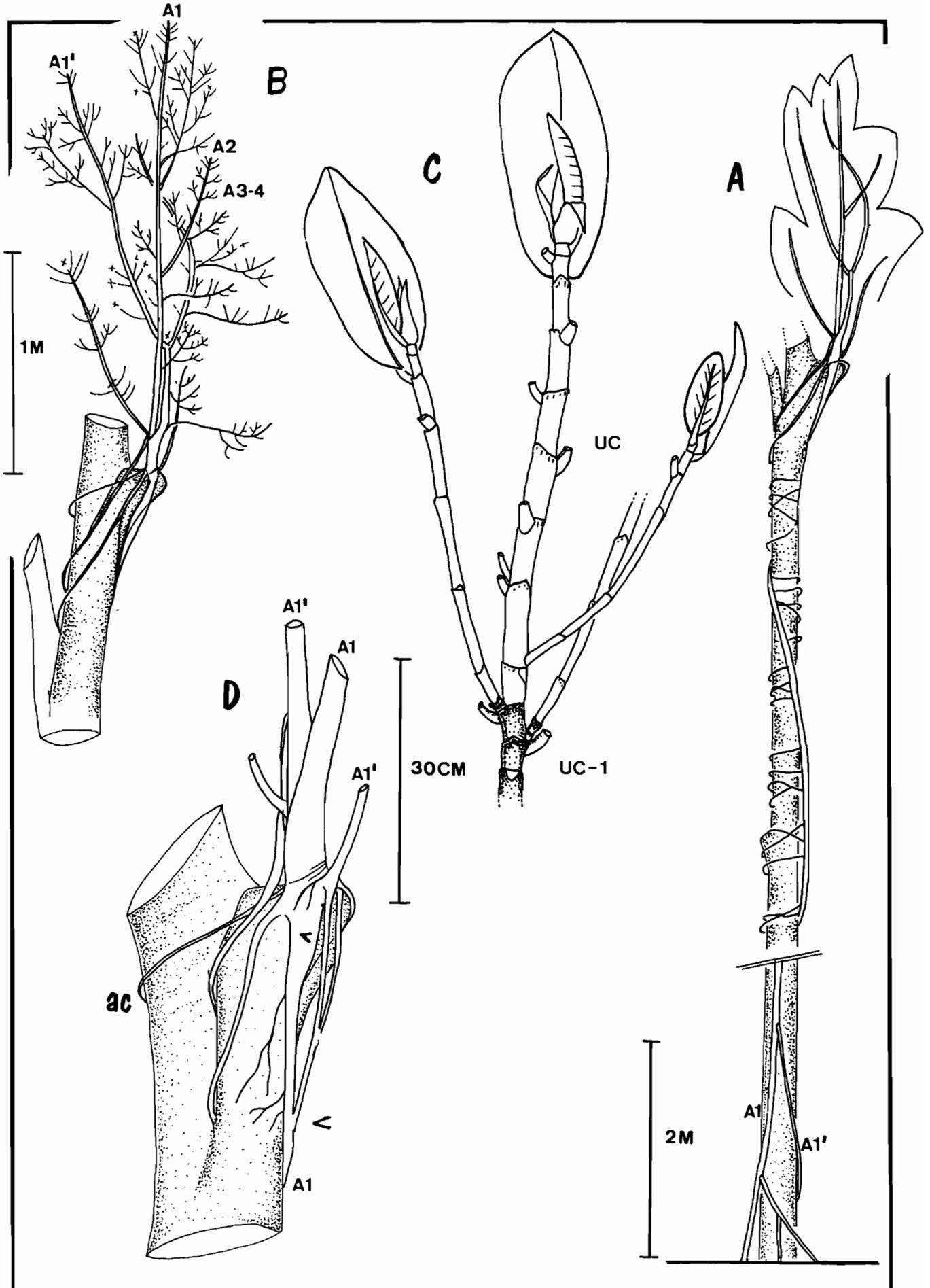


FIGURE 27

Les branches (axes A2) sont des monopodes orthotropes à phyllotaxie spiralée d'indice 2/5 et à croissance rythmique. Elles sont disposées par étages de 1 à 5 branches. Celles à développement différé sont les plus vigoureuses. Leur direction de croissance est horizontale à oblique mais leurs extrémités sont sensiblement dressées. Leur croissance en épaisseur est faible par rapport à celle du tronc. Leur ramification, rythmique et basitone, conduit à la formation d'étages de 1 à 3 rameaux (axes A3) disposés radialement sur les A2.

Les rameaux A3 portent la majorité des feuilles de la plante. Ce sont des axes coniques à croissance secondaire définie et une durée de vie limitée. Leur croissance est rythmique, constitués d'une succession d'entre-noeuds longs et courts. Leur ramification rythmique donne naissance à de nombreux rameaux de petite taille, les A4.

Ces A4 monopodiaux et agéotropes, ne sont pas ramifiés. Ils présentent des entre-noeuds très courts et portent rarement, à ce stade, les figes au nombre de deux à quatre par aisselle foliaire.

Fréquemment, à ce stade, la plante développe des rejets à partir de la zone du collet. Leur taille et le moment de leur apparition sont variables. Dans l'exemple que nous présentons on en distingue un dont le développement est comparable à celui du jeune plant et deux autres dont le développement est différé. Comme sur le jeune plant ils comportent des étages de branches pérennes, monopodiales, à croissance et ramification rythmiques. Ces branches ont des axes A3 disposés par étages ; ces A3 portent l'essentiel des feuilles et leur durée de vie est courte. Le rejet le plus développé présente aussi des axes A4. Ces rejets sont des réitérats totaux, qui n'ont pas encore atteint la maturité sexuelle. A leur base se développent des racines séquentielles pivotantes et des racines d'accrochage.

L'étude des individus terrestres nous permet de préciser certains points. Au sol, cette espèce porte souvent un seul rejet dont le développement est plus tardif par rapport à celui du pied mère, que chez les héli-épiphytes. D'autre part, les rejets ne dominent jamais le pied mère, ni chez les héli-épiphytes ni chez les terrestres. Parfois, à la base de l'organisme terrestre, à la jonction du tronc avec le rejet, il y a la cicatrice d'un apex mort.

#### •Système racinaire

Le système racinaire aérien de *F. guianensis*, relativement discret (Fig. 27 A), est constitué d'une racine principale pivotante (A1). Elle est monopodiale, cylindrique et à géotropisme positif. Elle a souvent une trajectoire spiralée autour du support avant de gagner le sol. Immédiatement au-dessous du collet, elle est très élargie (Fig. 27 C). En fait, cet épaississement résulte de l'anastomose de plusieurs racines adventives, provenant du collet renflé et de la base des rejets, qui finissent par constituer un axe unique (pivot) qui descend le long du tronc du support jusqu'au sol. Sa durée de vie est indéfinie, et son diamètre (à 1,30m du sol) atteint de 3 à 4 cm.

Les racines latérales (A2) émises par la base de la tige entourent le support, permettant la fixation de l'organisme. Elles sont monopodiales, à direction de croissance horizontale-oblique et

pérennes. Elles font plusieurs fois le tour du support, pouvant s'anastomoser et atteindre un diamètre important mais inférieur à celui du pivot.

De nombreuses racines latérales (A2) se développent également de part et d'autre du pivot sur presque toute sa longueur et sur le tiers basal du tronc du figuier. Elles sont comparables aux précédentes mais avec une faible croissance secondaire. Avec un diamètre de quelques millimètres, elles ont une durée de vie définie, et une longueur variable de quelques dizaines de cm. Elles entourent le tronc du support et servent à accrocher la racine pivotante. Elles sont ramifiées à leur extrémité, mais nous n'avons pas eu l'occasion de les étudier.

A proximité du sol (environ 1 à 2m) le pivot forme une ou deux racines à développement immédiat qui reproduisent la structure de l'axe qui les porte (A1' : pivots supplémentaires).

## L'organisme adulte

### •Système caulinaire

*F. guianensis* adulte présente un appareil caulinaire de 5 à 7 mètres de hauteur constitué de plusieurs troncs dont la partie basale libre, sans branches, est très courte. Un de ces troncs, est l'A1 mis en place chez le jeune plant et l'autre provient de l'épaississement de l'A1 d'un rejet inséré dans la portion basale du tronc initial. Le premier, plus vigoureux que le deuxième a son extrémité affaissée (Fig. 28 A).

Chacune de ces sous-unités comportent donc un tronc avec des branches maîtresses (A1'), qui portent à leur tour des fourches (A1"). Sur la partie courbée du tronc initial, les branches maîtresses ont un développement plus important que les autres et presque vertical. Les branches maîtresses et ses fourches sont de réitérats totaux qui augmentent considérablement la surface d'exploitation photosynthétique de la cime du figuier.

Chacune de ces sous-unités, abondamment ramifiée, forme comme sur le jeune plant, plusieurs étages de branches constituées par :

- des A2 monopodiaux à phyllotaxie spiralée d'indice 2/5, à croissance et ramification rythmiques, avec une orientation générale oblique et leur extrémités distales sensiblement dressées,
- des axes A3 et A4 agéotropes disposés par étages ; leur durée de vie est courte et ils portent l'essentiel des feuilles et des fruits. Les figues se forment, plus précisément, sur des rameaux très courts, en coussinets, étant plus abondants sur la partie basale des axes, en dessous de la zone feuillée. La taille de ces rameaux fructifères (de quelques millimètres) dépend du nombre de fructifications successives, car la floraison se répète plusieurs fois sur un même rameau (Fig. 28 C).

Par ailleurs, certaines branches maîtresses présentent des fourches latérales composées d'ensembles ramifiés qui ont une structure semblable à celle des branches qui les portent. Leur axe

principal oblique a un diamètre et une longueur équivalents à ceux de l'axe 2 et il porte des étages de rameaux agéotropes d'ordre 4 et 5. Ils apparaissent çà et là le long de certaines branches maîtresses, particulièrement dans leur partie distale, et sont le résultat du développement particulier de certains rameaux A3. La présence de tels réitérats partiels contribue à accroître la surface d'exploitation de la cime.

#### •Système racinaire

Le système racinaire aérien de *F. guianensis* adulte est constitué d'une racine pivotante à écorce très claire, de 20 à 30 cm de diamètre. Ce pivot peut être détaché du support et garder comme seul point de fixation aérien les racines de la zone du collet et celles situées sur un à deux mètres au dessous (Fig. 28). Sur cette zone, on observe comme des empattements dû aux anastomoses, qui donnent au pivot une section irrégulière, puis il est cylindrique.

A environ deux mètres du sol, le pivot se résout en un ensemble de racines pivotantes qui forment un cône d'axes au pied du support (Fig. 28 B). Généralement deux d'entre eux sont dominants en diamètre, et les autres, de plus faible diamètre, en dérivent. Tous ces axes sont des racines à développement séquentiel, monopodial, cylindriques et à géotropisme positif comparables au pivot (Fig. 28 B : A1', A1"...). Les racines plus grosses s'étendent horizontalement sur trois à quatre mètres, puis entrent dans le sol. Sur leur trajectoire aérienne elles ne se ramifient pas, mais elles montrent une légère diminution de diamètre. Les autres, présentent des fourches de plus en plus petites à proximité du lieu où elles pénètrent dans le sol. Les anastomoses de ces racines sont très fréquentes, se produisant lors du contact de deux axes à différents endroits du système. Elles sont cependant plus abondantes entre les racines de petit diamètre.

Au niveau de certaines fourches formées par ces racines pivotantes se développent tardivement des ensembles ramifiés. Ils comportent des racines (A3) grêles, agéotropes, monopodiales et de quelques cm de longueur. Elles développent des radicelles faiblement ramifiées.

#### Dynamique de croissance de *Ficus guianensis*

Pendant les premières phases de croissance, *Ficus guianensis* développe un seul axe caulinaire, qui peut dépasser un mètre et demi de hauteur sans se ramifier.

En même temps, son système racinaire met en place une structure très différenciée. Dans le prolongement du collet renflé la racine primaire croît à l'horizontale en développant un système ramifié à cinq types d'axes. Elle est munie de racines latérales longues qui portent ici et là des racines

---

**Figure 28 :** *Ficus guianensis* adulte. **A :** Détail de la cime et de ses réitérats totaux (A1' ) et partiels (Rp). **B :** Le système racinaire aérien au sol constitué par un cône racinaire dont les pivots dérivent les uns des autres (A1, A1', A1"). **C :** Rameau florifère (A4) inséré sur le tronc (d'après Caraglio, non publié)

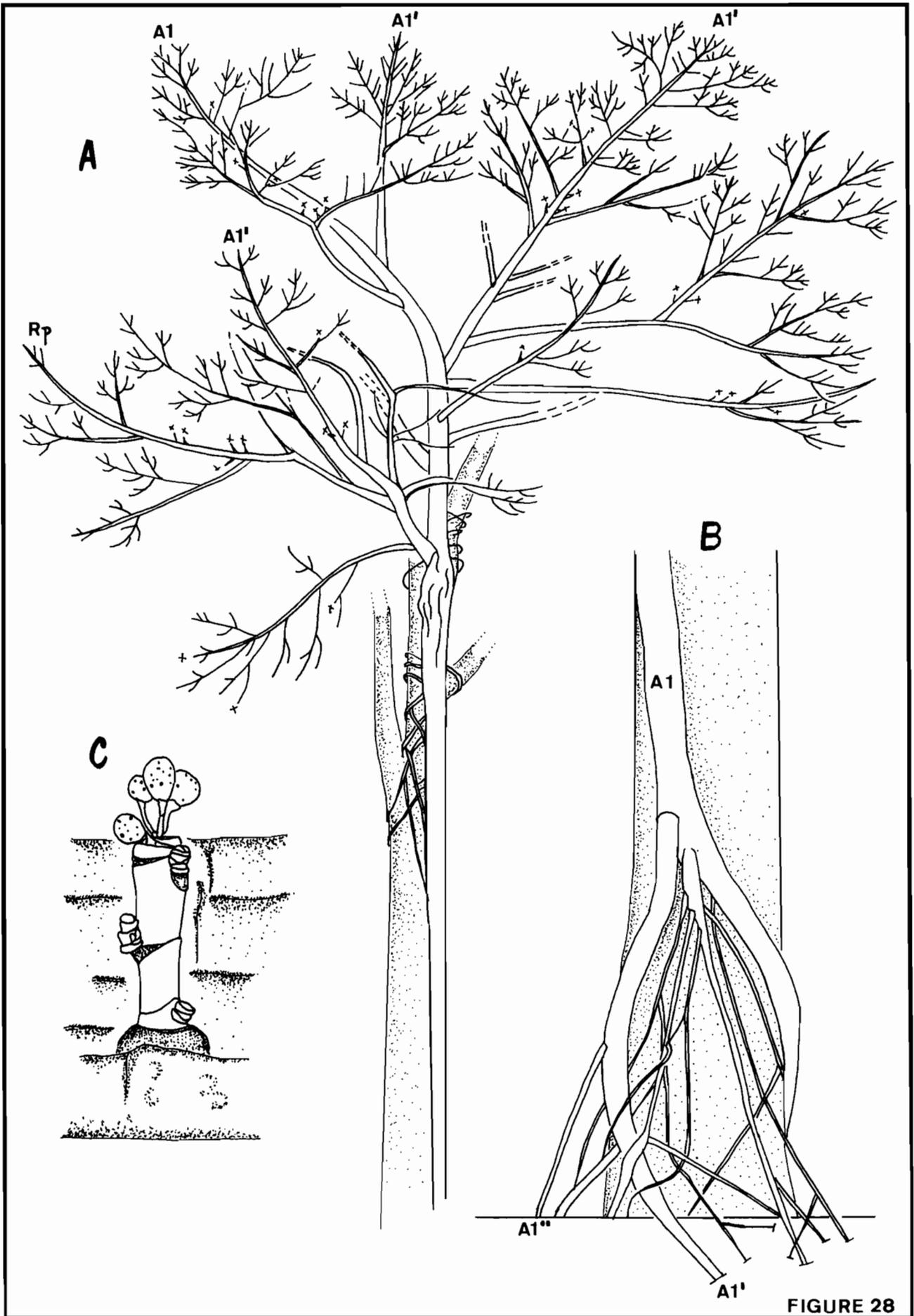


FIGURE 28

plus petites et grêles, ramifiées jusqu'à trois ordres. Ces dernières, se développent souvent là où il y a accumulation de litière, assurant l'absorption des nutriments (Fig. 29 A).

Parallèlement la racine primaire dont la croissance est définie, développe sur sa partie proximale une racine remarquable par sa longueur et sa croissance secondaire.; elle explore des endroits éloignés du point de germination. D'autre part certaines racines latérales se sont différenciées en racines d'accrochage assurant ainsi les premières phases d'installation de l'organisme.

Lorsque le figuier grandit (Fig. 29 C) mais gardant toujours une taille relativement discrète (environ deux mètres de hauteur), l'appareil caulinaire se ramifie jusqu'à l'ordre 4, puis accroît sa structure par le développement des rejets densément ramifiés. Ceci est dû à la capacité de cette espèce de former à la base du tronc des réitérats totaux. Chez ce figuier on rencontre souvent un seul rejet plus développé et un ou deux très retardés par rapport au pied mère. A ce stade, l'organisme a établi ces quatre catégories d'organes, et a rarement acquit la maturité sexuelle.

Parallèlement à la construction de la cime, le système racinaire établit son contact avec le sol par l'intermédiaire d'une racine pivotante qui longe le tronc du support. Elle présente un renforcement dû à l'anastomose de plusieurs racines provenant de la base des rejets qui, tôt ou tard, finissent par constituer un pivot unique. Celui-ci émet sur toute sa longueur de nombreuses et fines racines latérales qui assurent sa fixation au support. Ce n'est qu'à proximité du sol, que le pivot développe un ou deux pivots supplémentaires. Ils entrent dans le sol, sans tension apparente et sans former de racines traçantes superficielles.

Les grands individus d'environ cinq mètres de hauteur se caractérisent par une cime en forme d'éventail (Fig; 29 D ) ayant souvent deux troncs. La ramification basitone du jeune plant s'est donc maintenue par la pérennité d'un rejet formé à la base du pied mère. La dominance de celui-ci s'affaiblit par l'affaissement de son extrémité. L'épaississement et l'allongement des branches maîtresses marquent la structure générale de l'organisme qui se densifie grâce à la formation de fourches latérales sur ces branches (réitérats partiels) menant les axes ultimes vers la périphérie de la couronne. La cauliflorie par contre, tend à descendre vers les gros axes et finit par gagner le tronc.

A ce stade le système racinaire se renforce plus qu'il ne se diversifie. Il s'organise autour d'un pivot massif, souvent détaché du support sur presque toute sa longueur. La seule fixation aérienne, effectuée par ces racines adventives latérales, s'étale sur environ deux mètres au dessous du point de germination. Cette zone d'ancrage est réduite par rapport au stade précédent. Les racines d'accrochage de la jeune plante, présentes en grand nombre le long du pivot, ne sont ni fonctionnelles ni renouvelées.

---

**Figure 29** : Les différents stades de développement de *Ficus guianensis*. **A** : La plantule. **B** : L'unité architecturale. **C** : L'expression de la réitération partielle accompagnée de l'affaissement du tronc et du développement d'un rejet basal. **D** : La réitération totale généralisée au sein de la cime et à la base du pivot racinaire.

*Ficus guianensis* Desv.

MORACEAE

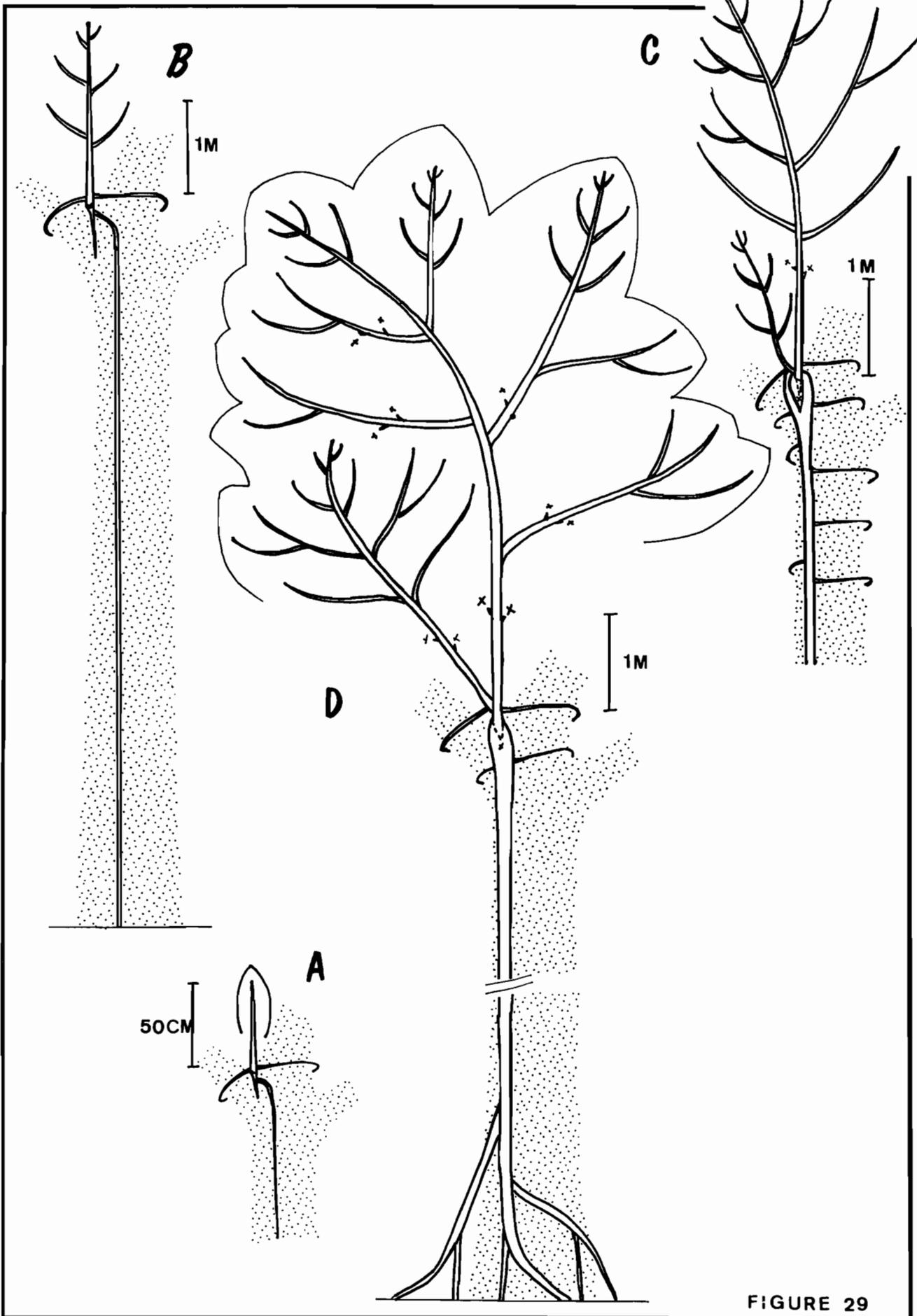


FIGURE 29

---

A environ deux mètres du sol, le pivot principal augmente le nombre des pivots supplémentaires dont certains, à croissance secondaire plus importante, s'étalent en surface sans se ramifier, sur trois à quatre mètres, avant de pénétrer dans le sol. Les anastomoses, nombreuses parmi les pivots les plus récents, renforcent le système racinaire. En outre, ces zones de soudures présentent une prolifération de racines nourricières.

***Ficus leiophylla* C. C. Berg****MORACEAE**

(Herbiers : LP 2265, LP 2266)

*F. leiophylla* (du grec, *leio* : lisse et *phylla* : feuille, faisant allusion au limbe lisse, dont les nervures latérales ne sont pas perceptibles au toucher) est décrit pour la Guyane comme un arbre d'environ 20 mètres de hauteur, nous l'avons également rencontré en condition héli-épiphyte, développant de grands et très beaux individus.

Cette espèce est probablement reliée au complexe de *F. americana* (Berg & Simonis, 1981), dont elle diffère par ses stipules plus longues. Lorsqu'on ne dispose que du matériel stérile, elle peut être facilement confondue avec *F. schumacheri* (Liebm.) Griseb. du complexe *F. pertusa* par la ressemblance de ses feuilles. Cependant la base du limbe de *F. leiophylla* est effilée, alors qu'elle est légèrement cordée chez *F. schumacheri*, qui présente par ailleurs, une nervation secondaire perceptible au toucher.

Les descriptions de cette espèce sont rares. Elles proviennent du Brésil (Belém, Para) et de Guyane (Berg *et al.* 1984) et elles concernent essentiellement les aspects taxonomiques. Dans notre site d'étude, elle est relativement bien représentée en forêt primaire, sous sa forme héli-épiphyte, et en bordure de pistes forestières récentes comme plante terrestre. Elle se rencontre alors de manière agrégée, par groupe de trois, cinq, voire une dizaine de plants se développant ensemble, côte à côte sur un espace restreint.

Les individus que nous avons analysés présentent une cime dont la taille, relativement discrète, ne dépasse guère les quatre à cinq mètres de hauteur. Cependant l'espèce peut atteindre dans sa partie caulinare, plus d'une quinzaine de mètres, dépasser la cime du support et même être classée parmi les figuiers étrangleurs (Caraglio, com. pers.).

Les figues de *F. leiophylla* sont globuleuses, petites, de 3 à 5 mm de diamètre, vertes sans taches colorées (Berg *et al.* 1984). Dans notre site d'étude elles sont appréciées par les perroquets et les singes hurleurs du genre *Alouata* (Caraglio, com. pers.). Contrairement à la plupart des figuiers, le latex chez cette espèce est translucide.

Nous n'avons pas d'information sur la germination ; les données concernant les tout premiers stades de développement (plantule non ramifiée) proviennent des observations de Caraglio (non publiées).

## La plantule

### •Aspects caulinaires

La plantule de *F. leiophylla* montre une tige (A1) relativement courte par rapport à la taille et au développement de la partie racinaire. L'A1 vert clair, monopodial et orthotrope, est constitué d'une succession d'entre-noeuds dont la longueur varie sensiblement. On y distingue des ralentissements de croissance, plutôt que des arrêts, matérialisés par un seul entre-noeud légèrement plus court, sans feuille. Les feuilles linéaires, très fines, disposées en spirale autour de l'axe, ont une longueur variable, comprise entre 10 et 20 cm, les plus courtes étant à la base de la tige. La nervure principale, seule visible, est saillante sur la face supérieure du limbe discolore, vert foncé dessus et vert clair dessous. Le bourgeon terminal effilé, de 1,5 à 3 cm de longueur, est protégé par un capuchon stipulaire velouté, jaunâtre à bords orangés.

### •Appareil racinaire

A ce stade la plantule a développé un système racinaire remarquable, constitué d'une racine principale (A1) longue de plusieurs fois la longueur de la tige, étroitement plaquée au support. Elle s'étale souvent à l'horizontale, formant un angle droit avec l'axe caulinaire. Au niveau du collet et de l'hypocotyle, cette racine a un diamètre qui est deux ou trois fois supérieur à celui de la tige, puis elle devient filiforme et son diamètre diminue légèrement vers sa portion distale.

La racine principale présente des fourches dans sa partie renflée, constituées par des racines à développement séquentiel, semblables à celle qui les porte (réitérats : A1').

Les racines latérales (A2) se forment au collet et sur l'hypocotyle renflé, tout autour de l'axe. Elles sont courtes, cylindriques et se mettent sous tension lors du contact avec l'écorce du support. Certaines portent à leur extrémité des petites racines (A3) non ramifiées, qui ont probablement un rôle dans la nutrition de l'organisme.

## Le jeune plant

### •Appareil caulinaire

Le tout jeune individu épiphyte (Fig. 30) de 50 cm de hauteur, présente un axe épicotyle (A1) de 8 mm de diamètre, monopodial, orthotrope, à croissance rythmique, entièrement feuillé. Sa phyllotaxie est alterne spiralée d'indice 2/5.

---

**Figure 30** : La plantule de *Ficus leiophylla*. Elle met en place dès tous jeunes stades, les différents types d'axes caulinaires et racinaires. **A1** : tige ou racine primaire, **A2** : branches ou racines latérales, **A2'** : racine réitérée, **A3** : rameaux ou racines latérales des A2. Les racines se terminant en flèche représentent celles qui entrent dans les interstices de l'écorce du support. Les extrémités racinaires entourés de points indiquent les apex en croissance et les poils absorbants.

*Ficus leiophylla* C. C. Berg

MORACEAE

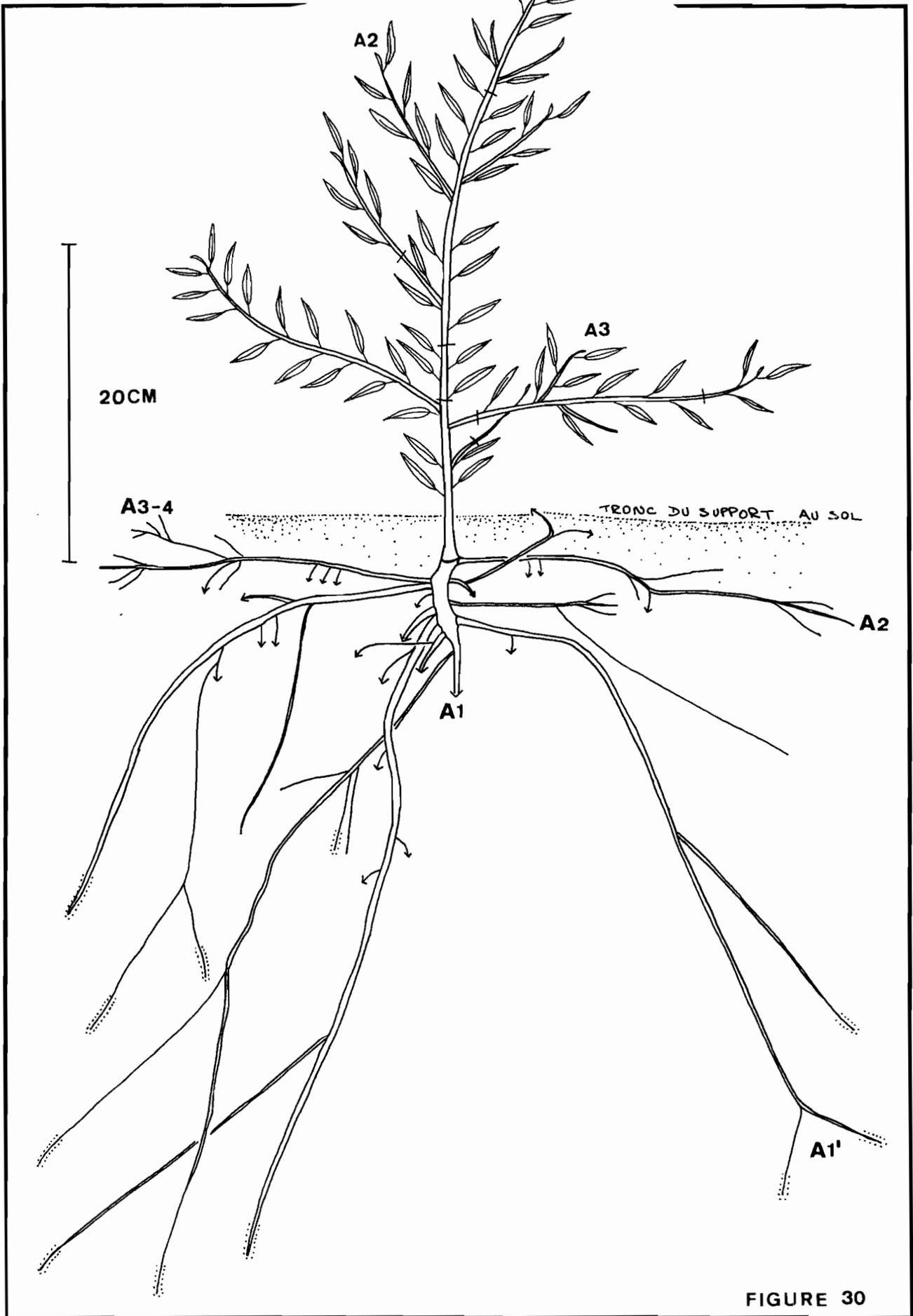


FIGURE 30

Cette jeune tige (A1) est constituée de 4 à 5 unités de croissance. Elles sont séparées par un, et plus rarement par plusieurs entre-noeuds courts. Par ailleurs chaque unité de croissance a une coloration de l'écorce différente, du marron pour les premières formées, jusqu'au vert clair pour la plus jeune.

Elle porte des branches (A2) formées très bas sur le A1 et à proximité des arrêts de croissance ; elles sont monopodiales et ont une direction de croissance oblique-horizontale, particulièrement marquée pour les branches les plus basses, qui forment un angle d'environ 90° avec la tige. Elles ont une croissance rythmique et une phyllotaxie spiralée. Les branches les plus basses portent les premiers rameaux (A3) de l'organisme, qui, à ce stade comportent seulement une uc.

#### •Appareil racinaire

Le système racinaire s'organise autour d'un collet renflé et lignifié plus large que la tige (d'un centimètre de diamètre). Ce renflement se prolonge sur une dizaine de centimètres sur la racine primaire, qui présente une courte trajectoire superficielle, puis entre dans les fissures de l'écorce du support, montrant une brusque diminution de diamètre.

Les racines latérales séquentielles (A2) se développent de part et d'autre de la base de la racine primaire et s'étendent sur un rayon de 60 cm autour de la plantule ; ce sont des racines d'exploration, rapprochées les unes des autres et étroitement plaquées au support. Elles sont monopodiales avec un diamètre de 3 à 5 mm qui diminue vers la région distale. Leur apex est clair et entièrement recouvert de poils absorbants. Celles qui naissent juste au-dessous de la tige ont une direction de croissance horizontale. Les autres plus loin du collet, ont une direction de croissance oblique, formant un angle de 30 à 45° avec l'axe primaire.

Les racines horizontales ont un ordre de ramification de plus que leurs homologues obliques. Leur ramification donne naissance à des racines (A3) grêles : lorsqu'elles se forment sur la moitié proximale des A2, elles pénètrent sous le rythidome en se mettant sous tension. Elles contribuent à la fixation de l'organisme. Lorsqu'elles se forment sur la partie distale des racines horizontales elles portent des racines courtes (A4) non ramifiées.

Les A2 obliques présentent des fourches à différents niveaux, formées par des axes semblables à celui qui les porte (A2'). A proximité du collet, ces axes peuvent s'anastomoser au contact d'une autre racine.

## Le jeune plant terrestre

Les observations concernant ce stade de développement proviennent d'individus terrestres, faute de représentants héli-épiphytes.

### • Appareil caulinaire

L'organisme, de 3 à 4 m de hauteur et seulement 3 cm de diamètre, présente un système caulinaire à quatre catégories d'axes (Fig. 31 A). Le tronc (axe A1) est un monopode orthotrope à phyllotaxie alterne spiralée et à croissance rythmique et limitée par la mort de l'apex. Il est formé d'unités de croissance, lesquelles comme pour tous les axes de la plante, sont délimitées par des séries d'entre-nœuds courts. Sa ramification est immédiate et rythmique : ses branches au nombre de 3 à 15, sont disposées par étages sur les zones d'arrêt de croissance. Sur la partie médiane du tronc et à chaque étage, une des branches présente une longueur et un diamètre plus importants que les autres. Par contre, sur le tiers basal du tronc, les branches, peu développées, s'élaguent.

Ces branches (axes A2) sont des monopodes à phyllotaxie alterne spiralée d'indice 2/5, et à croissance rythmique. Leur partie basale est dénudée car les feuilles des premiers entre-nœuds formés, sont vite caduques. Leur direction de croissance est horizontale-oblique très accentuée sur les branches basses, et moins sur les plus hautes. Leur croissance en épaisseur est faible par rapport à celle de l'A1. La ramification rythmique, s'exprime sur les zones d'arrêt de croissance. Elle conduit à la formation d'étages de rameaux (axes A3) dont les plus développés sont situés sur la face ventrale des axes 2. Ces rameaux hypotones sont plus abondants sur les branches les plus dressées de la région apicale du tronc.

Les rameaux A3 sont abondants, grêles et portent la majorité des feuilles de la plante. Ils sont monopodiaux, orthotropes et à durée de vie limitée. Ce sont des axes cylindriques à croissance secondaire définie et à ramification rythmique.

Ils portent des petits axes (A4) non ramifiés et sans tropisme apparent (agéotropes). Sur les branches peu développées qui s'élaguent sur la partie basale du tronc, les A4 ne se forment pas. Par contre ils sont abondants sur celles à durée de vie plus longue. Par le rapport portion feuillée/taille totale de l'axe, les A4 sont les organes caulinaires le plus concernés par la fonction assimilatrice.

A ce stade, l'arrêt définitif de la croissance de l'A1 est suivi de la mise en place de relais vigoureux formés juste au-dessous de l'apex. Ils sont monopodiaux, orthotropes et à phyllotaxie spiralée. Les A2 formés sur l'uc-1 présentent à leur base, de petites écailles, marron foncé, tandis que ceux formés sur la dernière uc en sont dépourvu (Fig. 31 B ). Ils forment des étages de 3 à 11

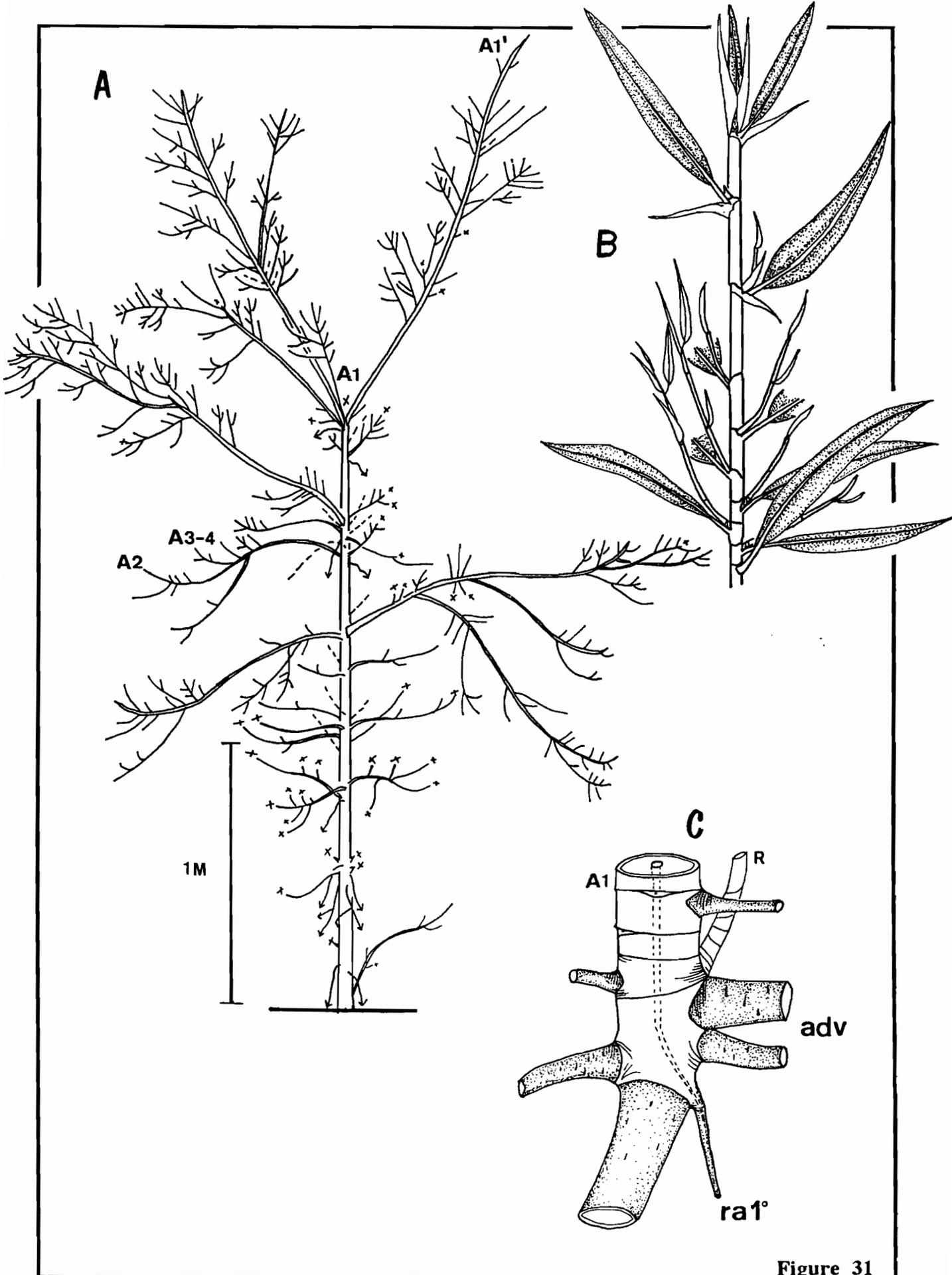


Figure 31

branches qui développent des rameaux à leur tour de manière rythmique. Ce sont des réitérats totaux qui reproduisent la structure du tronc duquel ils proviennent (A1').

Par ailleurs, sur les branches, certains des ces rameaux à développement hypotone ont une longueur et une croissance secondaire importantes, portent deux ordres de ramification et constituent des réitérats partiels en tout point semblables à l'axe A2 dont ils dérivent.

Certains individus développent à ce stade un rejet basal (R) très tardif, qui porte seulement quelques A2.

#### •Appareil racinaire

Le système racinaire de l'individu terrestre présente d'une part, au niveau du collet, une racine grêle de quelques centimètres. L'observation du trajet de la moëlle après coupe longitudinale, montre que cet axe, situé dans le prolongement anatomique direct de la tige, correspond à la racine primaire devenue non fonctionnelle (Fig. C).

D'autre part, en continuité avec la tige, se développe une racine adventive, parfois deux, dont le diamètre est légèrement inférieur à celui de la tige. Elle est monopodiale, conique, légèrement sinueuse et superficielle sur une cinquantaine de centimètres avant de rentrer dans le sol. Elle constitue l'axe principal (A1) qui remplace la racine primaire.

Dans la partie proximale de cette racine principale et sur les premiers entre-noeuds de la tige se développent des racines latérales (A2) couvrant un rayon de 50 à 60 cm. Elles sont monopodiales, coniques et leur diamètre, à peine inférieur à celui de la racine principale, décroît légèrement au cours de leur allongement. Celles formées dans la zone du collet ont une direction de croissance horizontale, tandis que celles formées plus haut sur le tronc ont un géotropisme positif et se mettent sous tension après leur contact avec le sol.

Leur ramification diffuse et éparse donne naissance aux racines A3, localisées ici et là sur toute la circonférence des A2, mais plus abondantes sur leur partie distale. Ces racines sont grêles, courtes, mais lignifiées, se développent tardivement et ne montrent pas de tropisme apparent. Parfois elles apparaissent aussi sur la partie libre du tronc et au niveau des étages de branches.

Les racines A3 portent sur toute leur longueur et toute leur circonférence de petites racines A4, qui développent à leur tour le chevelu racinaire (A5) non ramifié. Ces deux types de racines, à la différence des précédentes, ont une vie très courte.

Les racines latérales A2 forment, sur leur tiers distal, des fourches qui portent des ensembles racinaires ramifiés jusqu'à trois ordres, comparables aux A3, A4 et A5 décrites précédemment. Ces réitérats partiels augmentent la surface d'exploration et exploitation.

---

**Figure 31** : *Ficus leiophylla* au stade de l'unité architecturale. **A** : Le jeune individu se développant au sol. Les racines adventives formées sur le tronc sont représentées en flèche. **B** : Détail de l'extrémité d'un relais apical (A1' réitérat). **C** : Détail de la base du tronc (A1), du rejet (R) et des axes racinaires (r. adv.) développés sur les entre-noeuds. Le pointillé indique la trajectoire de la moëlle reliant la tige à la racine primaire.

## L'organisme adulte

### •Appareil caulinaire

Adulte, *F. leiophylla* présente une cime de 4 à 5 mètres de hauteur, portée par la partie distale du tronc, relativement court. Comme nous l'avons signalé chez l'individu terrestre, le tronc arrête sa croissance précocement et il est remplacé par une ou deux branches maîtresses (A1'), se développant dans sa portion terminale (Fig. 32 B).

Comme sur la jeune plante, ces branches comportent :

- un axe A1' monopodial, orthotrope, à phyllotaxie alterne spiralée (indice 2/5), à croissance définie et rythmique. La ramification immédiate donne naissance aux axes A2 dont les extrémités sont sensiblement retombantes ;
- des axes A2 monopodiaux, à phyllotaxie alterne spiralée, et avec une direction de croissance orthotrope pour ceux de la région apicale et oblique pour ceux insérés plus bas ;
- des axes A3 et A4 agéotropes disposés par étages ; leur durée de vie est courte, ils portent l'essentiel des feuilles et ils ont acquis la maturité sexuelle. Les figes se développent sur des rameaux courts cauliflores et sur la majorité des noeuds. Un seul rameau peut donner 14 figes et son fonctionnement se fait au moins jusqu'à trois unités de croissance (Caraglio, non publié).

En tout point identique à l'A1 du jeune plant, chez l'adulte l'apex des branches maîtresses meurt, et des nouveaux axes se développent sur la partie subterminale. Ils reproduisent la séquence de développement décrite précédemment et la cime résulte ainsi de l'empilement de branches réitérées.

Les branches maîtresses présentent aussi des fourches latérales composées d'ensembles ramifiés ayant une structure semblable à celle des branches qui les portent. Leur axe principal oblique a un diamètre et une longueur équivalents à celui de l'axe 2 et il porte des étages de rameaux agéotropes d'ordre 4 et 5. Ces fourches apparaissent sur la partie distal des branches maîtresses, et sont le résultat du développement particulier de certains rameaux A3. La présence de tels réitérats partiels accroît la couronne et sa surface d'exploitation photosynthétique.

A la base du tronc, sur la zone du collet, se forment des réitérats totaux à développement différé (rejets ). Comme sur le jeune plant ils comportent des étages de branches (A2) pérennes, monopodiales à croissance et ramification rythmiques, qui portent des axes A3 et A4 disposés par étages ; leur durée de vie est courte et ils portent l'essentiel des feuilles. Nous n'avons pas rencontré de rejets fertiles.

---

**Figure 32** : *Ficus leiophylla* adulte. **A** : Position du figuier sur son hôte. **B** : Détail de la cime montrant sa construction par empilement de relais successifs (A1', A1'' réitérats). **C** : Le système racinaire aérien au sol (A1 : pivot principal ; A1', A1'' pivots supplémentaires ; ter : termitière). **D** : Détail de l'extrémité d'une racine pivotante à l'arrivée au sol.

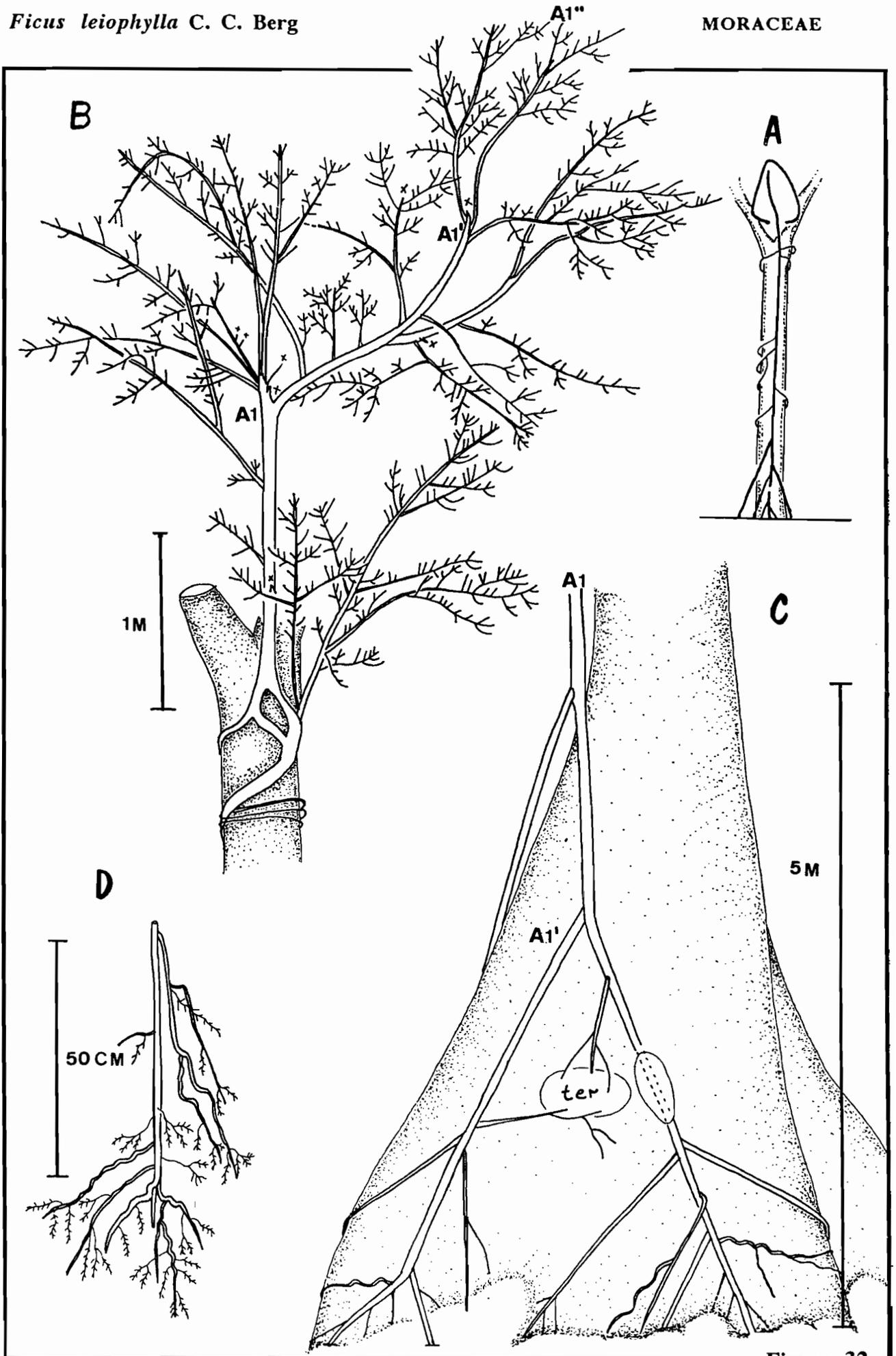


Figure 32

#### •Appareil racinaire

Le système racinaire aérien de *F. leiophylla* adulte est constitué d'une racine principale pivotante (A1). C'est le premier axe qui effectue la trajectoire en spirale vers le sol. Il est monopodial et cylindrique avec un diamètre à hauteur de poitrine de 3 à 4 cm. Ce n'est qu'à proximité du collet et sur environ un mètre au-dessus du sol, qu'il présente une ramification dense (Fig. 32).

Ses racines latérales (A2) distantes de plusieurs centimètres les unes des autres, ont un géotropisme qui varie selon leur position sur le pivot. Celles qui sont formées sur la partie proximale du pivot ont un géotropisme négatif avec une direction de croissance horizontale ; elles font plusieurs fois le tour du tronc du support auquel elles se plaquent. Celles qui sont développées à proximité du sol ont un géotropisme positif et leur direction de croissance est oblique formant un angle de 30 à 40° avec la racine principale. Elles ont un développement immédiat, une symétrie radiale et une trajectoire en tire-bouchon avant d'arriver au sol (Fig. 32 D). Lorsqu'elles le touchent, elles se mettent sous tension et se ramifient à leur extrémité.

Les racines A3 sont grêles, lignifiées, de 10 à 20 cm de longueur et ramifiées sur toute leur longueur. Elles se développent sur la partie distale des A2 mais peuvent apparaître aussi sur l'A1, formant un angle relativement ouvert à leur insertion. Elles portent des radicelles (A4) très courtes et non ramifiées.

A 5 ou 6 mètres du sol la racine pivotante se résout en un système de fourches (Fig. 32 C) dont l'angle est d'environ 45°. Les éléments constituant ces fourches ont un diamètre comparable à celui du pivot et proviennent du développement séquentiel de certaines racines latérales qui ont une structure comparable à celle de l'axe qui les porte. Elles constituent des pivots supplémentaires (A1'). Chacun de ces pivots forme à son tour des fourches, de plus en plus petites, au fur et à mesure qu'elles se rapprochent du sol (A1', A1'', A1''', etc.).

### Dynamique de croissance de *Ficus leiophylla*

Pendant sa phase épiphyte (Fig. 33 A), le jeune *F. leiophylla* met en place un appareil caulinaire différencié en trois catégories d'axes : le tronc monopodial, orthotrope, les branches monopodiales, horizontales-obliques et les premiers rameaux.

Il édifie parallèlement un système racinaire primaire à trois catégories de racines ; le pivot, vertical, s'imisce progressivement dans les fissures de l'écorce de l'arbre support tandis que les axes A2 et A3 portés par la partie proximale renflée du pivot, explorent une vaste surface autour de la plantule et renforcent son ancrage au support. Cette structure est renforcée grâce à l'aptitude de l'espèce à

---

**Figure 33** : Les différents stades de développement de *Ficus leiophylla*. **A** : Le jeune plant au stade épiphyte. **B** : L'unité architecturale accompagnée de la réitération totale (du tronc) et partielle (des branches). **C** : L'expression de vagues réitératives successives concernant la plante entière.

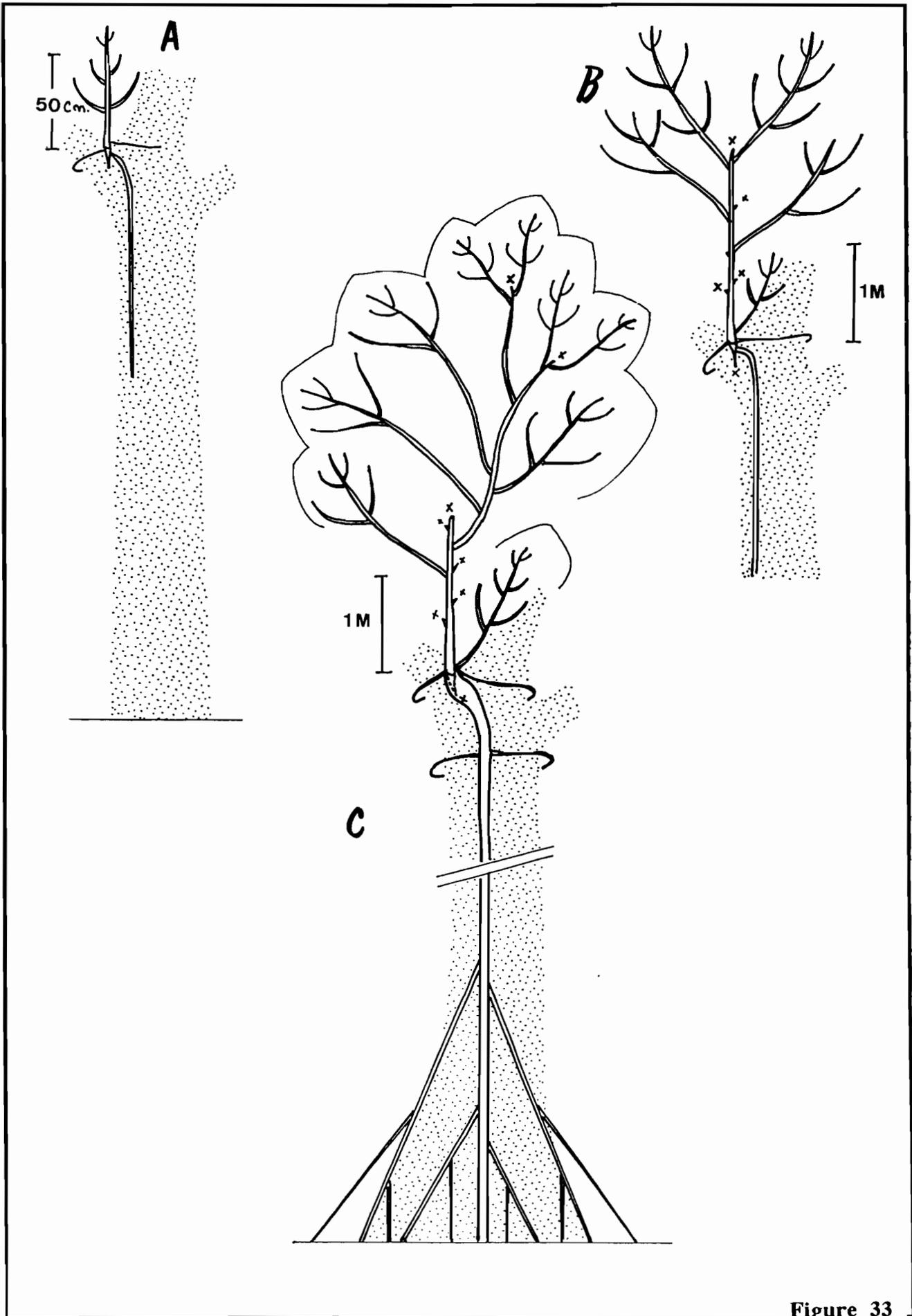


Figure 33

réitérer ses racines latérales (A2). Ces racines montrent dès les jeunes stades, l'aptitude à former des anastomoses.

En grandissant, *F. leiophylla* présente la structure d'un petit arbre (Fig. 33 B). Son système caulinaire s'organise autour d'un tronc unique mais dont l'apex a une vie relativement courte. Il porte des longues branches latérales disposées par étages, dont les plus basses et grêles s'élaguent laissant environ la moitié de la hauteur du tronc libre. Les autres branches montrent une transformation progressive de leur architecture. Les plus basses tendent à conserver leur orientation d'origine alors que les plus hautes sont nettement plus redressées, développent un diamètre plus important et leur ramification est plus abondante (métamorphose).

Par ailleurs, la croissance vigoureuse des relais subterminaux exerce une dominance sur le A1 au point que son apex meurt.

L'infrastructure de l'arbre est alors établie ; elle est constituée par le tronc, les branches métamorphosées et les deux branches maîtresses (réitérats) subterminales qui contribuent à l'évolution de la cime en hauteur.

En même temps, l'appareil racinaire développe un système adventif qui remplace la racine primaire et qui assure différentes fonctions. Plusieurs racines latérales massives effectuent l'exploration superficielle, tandis que d'autres, grêles, se développent sur le tronc au niveau des étages de branches, pouvant contribuer à la nutrition et à l'ancrage de la plante.

Adulte, cette espèce présente comme changement important une structure moins hiérarchisée qu'au stade précédent (Fig. 33 C) qui se traduit par la perte de dominance du tronc et par les processus réitératifs qui s'expriment sur la partie apicale et basale de l'organisme. La cime, de deux à trois mètres de hauteur, densément ramifiée par des axes fins, se construit à partir de relais apicaux qui reproduisent la séquence de développement exprimée par le tronc : à leur extrémité ils arrêtent leur croissance et de nouveaux axes apicaux prennent le relais (réitérats totaux). Il en résulte donc une structure formée par l'empilement de générations successives de réitérats, et par une réduction progressive de leur taille d'une génération à la suivante.

De plus, les rejets basaux ébauchés chez le jeune plant terrestre, se retrouvent chez les hémiepiphytes, comme des structures pérennes qui, par réitération totale, reproduisent l'unité architecturale.

Le système racinaire se résout en un pivot unique qui gagne le sol avec une trajectoire en spirale. Au cours de sa descente il émet des racines latérales qui le plaquent au support. Un des traits distinctifs de ce figuier est l'anastomose racinaire qui assure et renforce l'ancrage de l'adulte par un entrelac de racines anastomosées (essentiellement des A2 et A3) issues de la zone du collet, sous la base du tronc. Au sol, à la base du pivot et à 5-6 mètres de hauteur, la ramification est accentuée par la formation de pivots supplémentaires par réitération totale séquentielle. Ces pivots rentrent dans le sol sans parcours superficiel ni développement de racines traçantes. Il faudrait vérifier chez les très vieux figuiers si cela se maintient !

## A propos du genre *Coussapoa* Aublet

Le genre appartient à la famille des Cecropiaceae, récemment séparée des Moraceae par Berg (1978a, Cronquist 1981). Elle comprend trois genres néotropicaux (*Cecropia*, *Coussapoa* et *Pourouma*), deux Africains (*Musanga* et *Myrianthus*) et un genre Asiatique et d'Australie (*Poikilospermum*).

*Coussapoa* (environ 50 espèces) et *Poikilospermum* (20 espèces) semblent être écologiquement équivalents. Isolés géographiquement, ils partagent la forme de vie héli-épiphyte. Cependant chez le premier on trouve des arbustes et des arbres petits à moyens (environ 20m) tandis que le deuxième présente des formes plutôt lianescentes (Berg *et al.* 1990).

*Coussapoa* a été établi par Aublet en 1775, pour deux espèces de la Guyane Française. Il s'agit d'un genre dioïque dont la biologie est peu connue. Aucune information n'existe sur la pollinisation et pour environ 1/3 des espèces, seules les inflorescences femelles sont connues (Berg *et al.* 1990).

Morphologiquement le genre est proche des figuiers : microspermie et couche de mucilage entourant la graine, stipules, trace stipulaire, racines adventives aériennes... On peut cependant le distinguer végétativement par la nervation souvent caractéristique (deux nervures secondaires basales bien développées), un bourgeon plus court et conique, l'absence de latex mais la présence d'un exsudat qui devient noir à l'exposition de l'air et la présence de racines échasses. La coupe longitudinale des axes caulinaires révèle la présence d'une moelle sous la forme d'un tissu blanchâtre et spongieux, qui devient creuse sur les parties les plus âgées et cloisonnée au niveau des noeuds des entre-noeuds courts.

## Distribution et écologie

*Coussapoa* est un genre originaire d'Amérique tropicale mais absent des Antilles (cf carte).

Son écologie est semblable à celle de *Ficus* : *Coussapoa* partage l'habitat héli-épiphyte, mais aussi la roche nue (epilithiques) et les milieux terrestres. *C. trinervia* est la seule espèce décrite comme terrestre.

La plupart des espèces sont des composantes des forêts humides de plaine. Cependant quelques unes gagnent les forêts du piémont ou de montagne. Celles de la région Andine, se trouvent entre 800 et 1400m d'altitude. D'autres peuvent se développer dans des milieux plus secs, comme les savanes ou les forêts semi-caducifoliées. Enfin, certaines espèces peuvent vivre dans des zones montagneuses aussi bien qu'en bordure des rivières.

Seules deux espèces (*C. villosa* et *C. asperifolia*) ont une large distribution. Les autres semblent être associées à certaines régions phytogéographiques de l'Amérique Latine. De nombreuses espèces occupent des aires restreintes ou discontinues, mais cela reflète peut être une connaissance insuffisante de leur répartition.

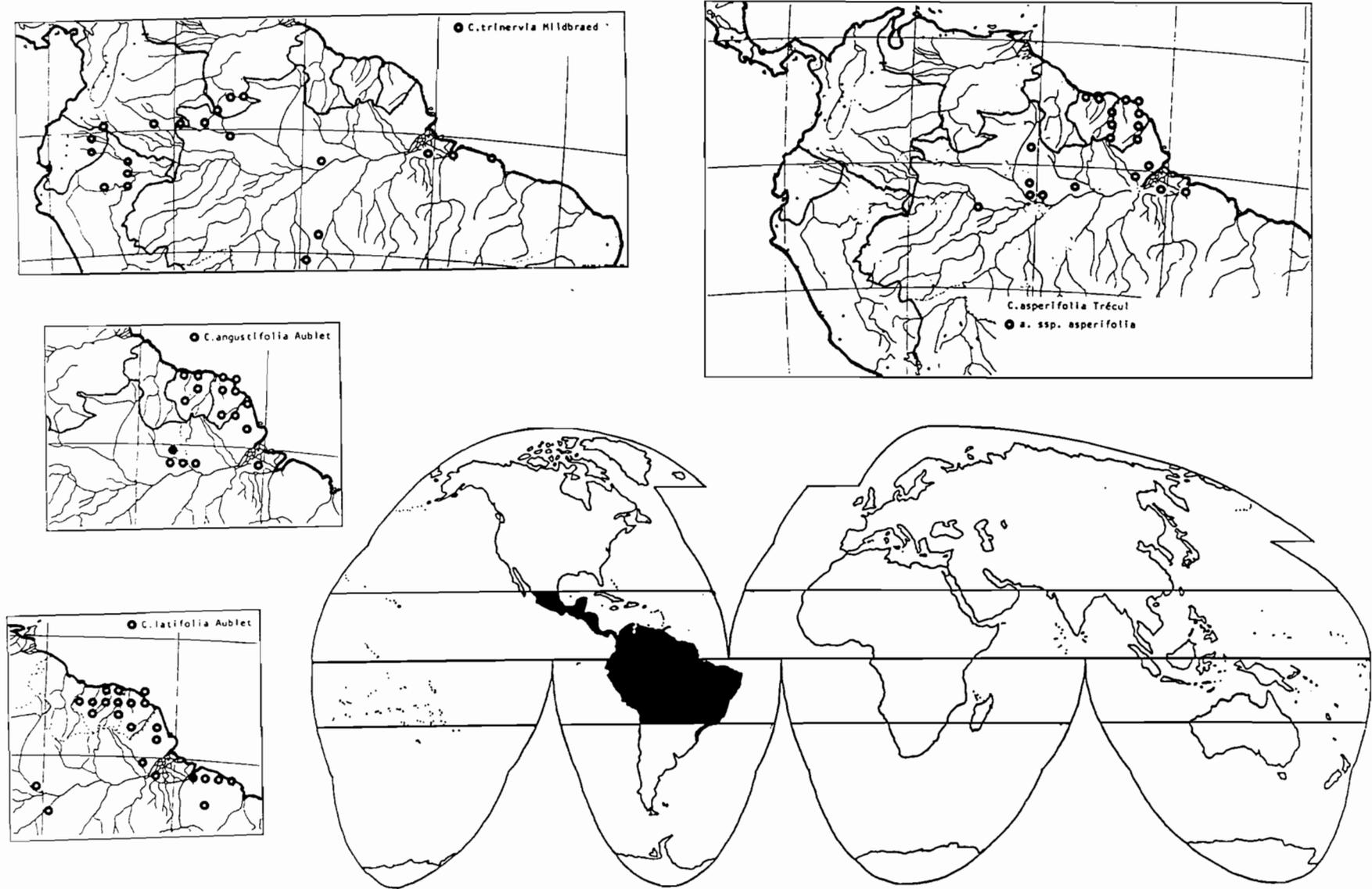


Figure 34 : Aire de répartition du genre *Coussapoa* et des espèces étudiées (d'après Berg 1978a).

***Coussapoa trinervia* Mildbraed****CECROPIACEAE**

(Herbiers : JP 192, JP 248, JP 249)

Nous avons porté un intérêt particulier à cette espèce car elle était réputée comme la seule, au sein d'un genre essentiellement héli-épiphyte, à avoir un habitat terrestre. Cependant, nous l'avons trouvée en condition héli-épiphyte, et notre détermination a été récemment confirmée par Berg. Berg *et al.* (1990) la classaient donc, parmi les arbres terrestres, avec des racines échasses, de taille moyenne (environ 20 m de hauteur) mais pouvant parfois former une couronne très vaste capable de dépasser la quarantaine de mètres de diamètre.

Comme l'indique son nom, cette espèce présente une feuille trinervée, ayant une paire de nervures latérales non ramifiées qui longent le limbe. Elle est ainsi étroitement liée à *C. angustifolia*, dont les caractères foliaires sont transitionnels vers le stade trinervé. L'acquisition de cette nervation est combinée au changement du limbe vers la forme sub-ovale (Berg *op. cit.*)

Différente des autres espèces étudiées, *C. trinervia* se rencontre principalement dans la partie nord-ouest du bassin amazonien (Brésil, Pérou, Équateur, Colombie et Vénézuéla) ; ailleurs sa distribution concerne des zones bien plus restreintes (Fig. 34). Elle semble être confinée aux rives des "eaux noires", zones inondées périodiquement, ce qui pourrait expliquer sa distribution disjointe.

Nos observations ont été faites au sein d'une seule population à quelques kilomètres de la localité de Puerto Ayacucho (Tobogán de la Selva du moyen Orénoque, Territoire Fédéral Amazonas, Vénézuéla), où *C. trinervia* est bien représentée en condition héli-épiphyte le long des berges. Nous avons rencontré sur cette station seulement des juvéniles n'ayant pas atteint le stade d'unité architecturale et des individus déjà réitérés ; nous tenons à préciser que le temps de prospection a été trop court pour un recensement représentatif du site.

Bien que fragmentaires, ces données apportent des éléments nouveaux sur le mode de développement de cette espèce.

A en juger par nos observations de terrain, il s'agit d'un héli-épiphyte (et probablement aussi héli-épilithique, Berg *com. pers.*) qui semble s'installer, contrairement à *C. latifolia* et *C. angustifolia*, souvent très bas sur l'arbre support, à un ou deux mètres du sol.

Nous allons voir dans les pages qui suivent, l'architecture caulinaire, conforme au modèle de Rauh (tableau XI, annexe 4) et les modalités réitératives de l'espèce.

D'autre part nous décrirons comment la plante s'attache à l'arbre support et acquiert son autoportance grâce au développement d'un enracinement adventif très puissant et à la capacité de former des anastomoses.

## La jeune plante

### •Appareil caulinaire

Le jeune héli-épiphyte (Fig. 35 A) ayant germé à 1,50 m du sol en bordure de rivière, comporte une tige (A1) monopodiale d'une soixantaine d'entre-noeuds et environ un mètre de hauteur. A sa base, juste au dessus du collet, les entre-noeuds sont très courts, et sans différence de taille les uns par rapport aux autres. Puis la tige porte une succession d'entre-noeuds longs suivis par des courts qui délimitent les unités de croissance. A ce stade l'individu comporte entre 6 et 8 unités de croissance visibles.

La partie distale de la tige porte des feuilles à phyllotaxie alterne spiralée et les premières branches (A2) monopodiales à développement immédiat, situées à l'extrémité des unités de croissance. La base de la tige, sans feuilles, porte de nombreux rameaux à développement différé. Ils comportent de 3 à 5 entre-noeuds et 1 ou 2 unités de croissance.

### •Appareil racinaire

Sur le prolongement de la tige se développe une racine (probablement la racine primaire) de faible diamètre qui entre dans les fissures de l'écorce de l'arbre support (Fig. 35 B) où elle meurt. A environ 15 cm au dessous de son insertion cette racine porte une longue racine monopodiale, pivotante et peu ramifiée qui effectue la trajectoire vers le sol. Elle forme des racines latérales (A2) non ramifiées, tous les 20-30 cm. Celles-ci sont décollées du support et ont probablement un rôle nourricier.

L'essentiel du système racinaire s'organise autour de la base de la tige (Fig. 35 B), sur les premiers noeuds. Ce sont des racines adventives de différents types. On distingue des racines agéotropes, plagiotropes et orthotropes à géotropisme positif.

Les racines agéotropes se développent sur toute la longueur de la tige (Pl : B et B'). Elles sont grêles, monopodiales, de 40 à 50 cm de longueur et forment sur leur partie distale jusqu'à trois ordres de ramification. Ce sont des racines d'exploitation à rôle probablement nourricier.

Les racines plagiotropes et orthotropes, reconnaissables à leur direction de croissance, partagent une même zone d'insertion, située essentiellement sur la région du collet et des premiers entre-noeuds de la tige. Les premières, que nous appellerons racines d'accrochage, se forment également le long des racines pivotantes à des intervalles de 20 à 30 cm. Elles sont fines et monopodiales et leur direction de croissance horizontale leur permet de faire le tour du support et de maintenir la jeune plante fermement fixée.

---

**Figure 35** : Le jeune *Coussapoa trinervia*. **A** : Vue générale et position de l'héli-épiphyte sur le tronc de l'arbre hôte. **B** : Détail du collet montrant les différents types de racines adventives (Ra : racine primaire, P ou A1 : pivot, acc : racines d'accrochage, nour : racines nourricières). **B'** : Extrémité d'une racine nourricière en taille réelle. **C** : L'expression du système racinaire lors du contact avec le sol (A2, A3, A4, A5 : différents types de racines, A2' réitérats des racines latérales traçantes). Les extrémités des axes en flèche indiquent l'entrée des racines dans le sol.

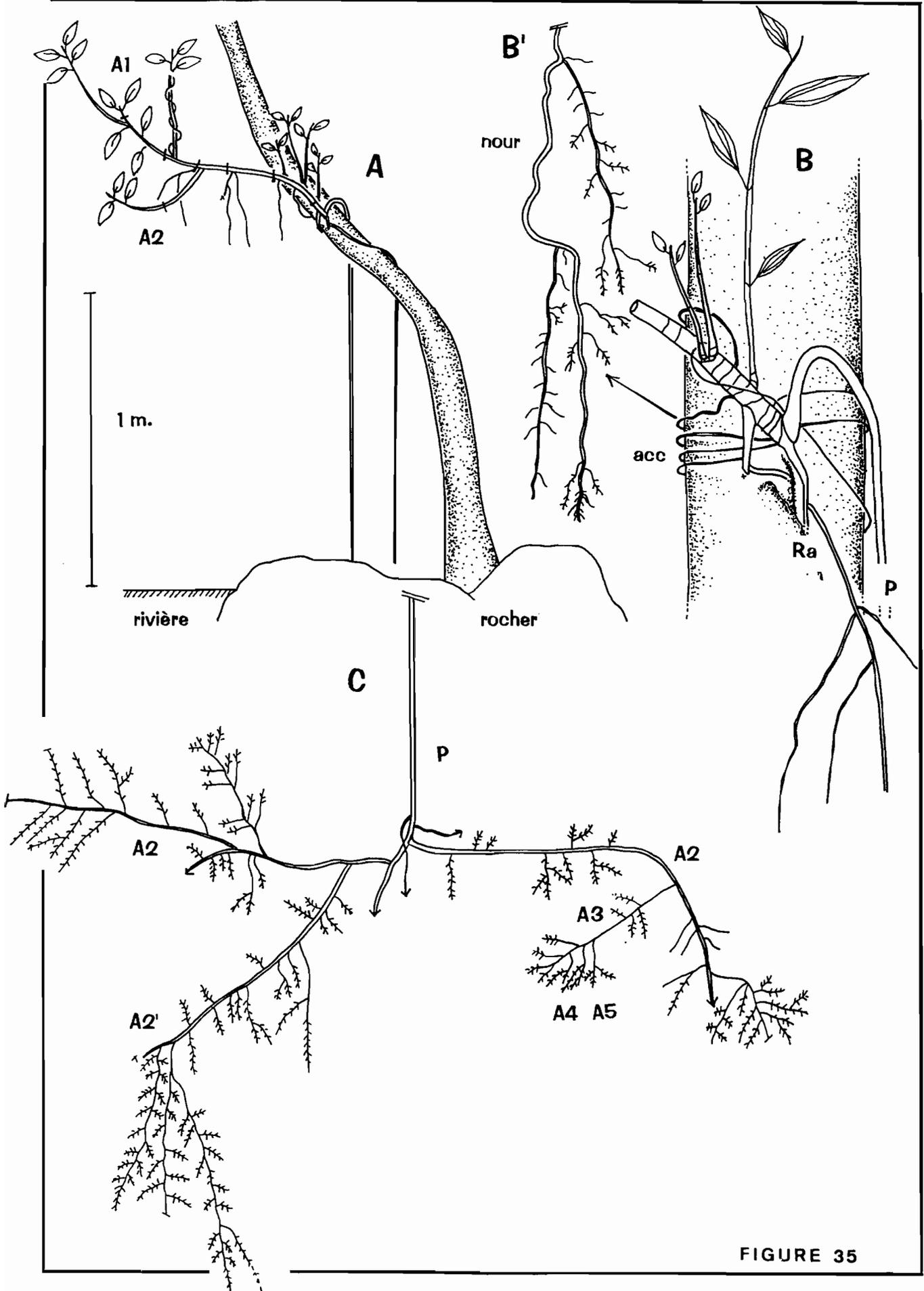


FIGURE 35

La racine orthotrope et pivotante (A1) est celle qui a le plus fort diamètre, comparable à celui de la tige. Elle est monopodiale avec un géotropisme positif qui lui permet d'être la première à établir le contact avec le sol, où elle entre sans parcours superficiel. C'est une racine d'exploration.

Lors du contact avec le sol le pivot développe un système très ramifié (Fig. 35 C). On distingue des racines traçantes (A2) qui s'étalent à l'horizontale sur plusieurs mètres et rayonnent dans toutes les directions autour du pivot. Elles présentent des ramifications profuses à des intervalles irréguliers et forment des fourches (réitérats) à différents niveaux. Les premières constituent des ensembles ramifiés d'exploitation qui se développent sur un même plan restant plaquées au sol. Ce sont des fines racines courtes ramifiées jusqu'à cinq ordres racinaires.

### L'hémi-épiphyte adulte

#### •Appareil caulinaire

La cime de *C. trinervia* adulte (Fig. 36) est constituée de plusieurs branches maîtresses résultant d'un processus de réitération totale séquentielle qui s'exprime sur la moitié basse du tronc. C'est sur la partie distale du tronc et des branches maîtresses, qu'on distingue la structure élémentaire de l'unité architecturale.

Le tronc (A1) est monopodial, orthotrope à phyllotaxie spiralée (indice 2/5) et croissance rythmique. Cette rythmicité se traduit par la formation d'étages de deux à six branches à développement immédiat, étalés sur le A1.

Les branches (A2) sont des monopodes à phyllotaxie spiralée, symétrie radiale et à croissance rythmique. Leur direction de croissance est horizontale-oblique mais à proximité de l'apex du tronc elles sont nettement orthotropes. La ramification, immédiate et rythmique, acrotone sur les unités de croissance, conduit à la formation d'étages de rameaux (A3) dont les plus développés sont situés sur la face ventrale des axes 2 (hypotonie). La croissance des branches en épaisseur est faible par rapport à celle du tronc.

Les rameaux A3, agéotropes, ont une durée de vie limitée et portent la majorité des feuilles de la plante sur la dernière unité de croissance. Ce sont des axes cylindriques et à croissance secondaire définie. Les A3 plus développés, portent des rameaux plus petits, les A4, non ramifiés qui contribuent à porter les feuilles et probablement les appareils reproducteurs. Comme les autres espèces du même genre, *C. trinervia* est une plante dioïque à floraison latérale. Nous avons trouvé seulement des inflorescences mâles au sol ; elles sont ramifiées avec un pédoncule d'environ 3 cm. de longueur. Comme le précisent Berg *et al.* (1990) elles sont globuleuses, souvent fusionnées et

---

**Figure 36 :** *Coussapoa trinervia* adulte se développant sur un palmier. Noter la formation d'un pivot racinaire (P') et de nombreux points d'ancrage (acc) associés au développement des grosses branches (réitérats : A1', A1''). A : Le collet et les pivots racinaires. Lorsqu'ils s'anastomosent (A) l'ensemble s'aplatit pour se résoudre finalement en un pivot principal cylindrique (P) et ses réitérations (P').

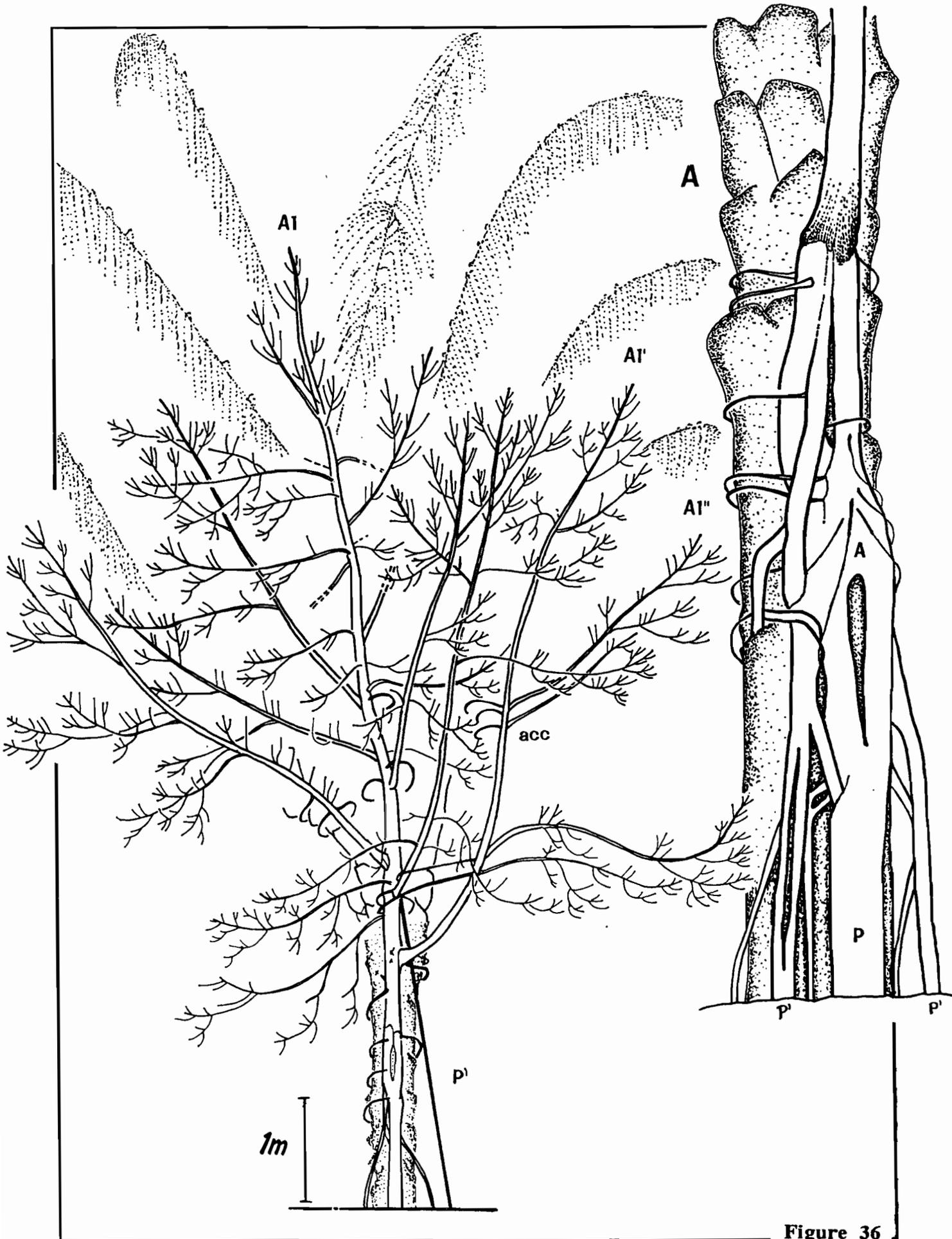


Figure 36

peuvent atteindre 5 mm de diamètre ; les inflorescences femelles ne sont pas ramifiées et peuvent dépasser 1 cm de diamètre.

A ce stade la réitération totale séquentielle s'exprime, comme nous l'avons annoncé plus haut, sur la moitié basale du tronc. Elle se traduit par la transformation des A2 en grosses branches maîtresses (A1') abondamment ramifiées. Comme sur la partie apicale du tronc elles comportent 4 ordres de ramification en tout point comparables aux axes décrits précédemment.

Les branches les plus basses montrent également des fourches latérales (A1") qui reproduisent la structure de la branche qui les porte.

#### •Appareil racinaire

Le système racinaire aérien se caractérise par la présence de grosses racines adventives pivotantes (Pl : A) formées à la base du tronc et des branches maîtresses. Elles sont plaquées au tronc de l'arbre support au moyen de racines d'ancrage. Ces axes sont bien distincts à leur insertion, mais ils finissent par s'anastomoser et constituer un seul pivot à section cylindrique. Chez les grands individus ce pivot peut atteindre plus de 50 cm de diamètre ; il a la capacité de reproduire sa structure au moyen de la réitération. Ainsi à quelques mètres du sol, et à la base des branches maîtresses, se développent plusieurs pivots constituant un cône racinaire très solide. De plus chaque pivot forme à sa base des racines échasses qui contribuent à assurer l'autoportance de l'organisme après l'éventuelle disparition de l'arbre support.

Les racines d'accrochage du jeune plant persistent chez l'adulte non seulement sur les pivots mais aussi sur le tronc au niveau de l'insertion de grosses branches (réitérats) et sur les branches elles-mêmes. Elles sont lignifiées et épaissies et assurent la fixation de l'hémi-épiphyte à tous les axes qui sont à sa portée.

#### **Résumé du développement de *Coussapoa trinervia***

Au cours de sa phase juvénile, *Coussapoa trinervia* forme un système caulinaire réduit à une tige monopodiale peu ramifiée, alors que le système racinaire montre une évolution très rapide. On constate ainsi le développement d'un pivot racinaire adventif puissant qui assure l'exploration vers le sol, où la ramification devient profuse. Des racines traçantes avec des fourches (réitération séquentielle) augmentent considérablement la surface globale d'exploration au sol. De plus elles différencient cinq nouvelles catégories racinaires, probablement des organes assimilateurs, très développés en périphérie du système. Par ailleurs, l'enracinement adventif se propage sur la jeune tige et conduit à la formation de racines nourricières et d'accrochage qui assurent la nutrition et la fixation locale de l'organisme.

Plus tard, lorsque l'organisme atteint son stade adulte, il a édifié un tronc unique et dominant, et un ensemble de longues branches qui reproduisent la structure du jeune arbre. Ces

réitérats ont non seulement la structure caulinaire du tronc qui les porte mais aussi ses potentialités racinaires. Ainsi, l'émission des racines d'accrochage et pivotantes se multiplie le long du tronc du pied mère et des "troncs" des réitérats. La réitération intervient aussi à proximité du sol avec la formation de pivots supplémentaires et de racines échasses qui renforcent l'autoportance de l'hémi-épiphyte.



***Coussapoa angustifolia* Aublet****CECROPIACEAE**

(Herbiers : JP 57, JP 68, JP 102, JP 114, JP 148, JP 194)

*Coussapoa angustifolia* constitue des arbres ou arbustes, principalement héli-épiphytes, d'une hauteur supérieure à 30 m. Lorsque la plante se développe au sol sa taille atteint à peine 10 à 15 m. Selon Berg *et al.* (1990) cette espèce est connue des terres hautes et des forêts riveraines de Surinam, Guyane et du nord-est du Brésil (Amapa et Para).

Les feuilles pyriformes avec l'extrémité du limbe souvent émarginée et de longueur variable (de 7 à 15 cm), sont très caractéristiques. Elles présentent deux paires de nervures secondaires très marquées et saillantes sur la face inférieure ; les deux basales longent presque la totalité du limbe. Elles et la nervure principale caractérisent par leur développement le type trinervé qui se retrouve également chez d'autres espèces comme *C. trinervia* du nord-ouest du bassin amazonien et *C. glaberrima* d'Amérique Centrale (Berg *et al.* 1990). La nervation est souvent rouge-violacée sur la face inférieure, coloration qui devient moins évidente chez les feuilles adultes.

La floraison est latérale et les infrutescences jaunes orangées ont de 150 à 200 fruits monospermes (Sabatier 1983). Selon l'information recueillie des échantillons de l'Herbier de Cayenne, la floraison a été notée pour le mois de janvier et de mai jusqu'à novembre. Loubry (1994) l'a enregistrée seulement pour les mois de juin et août.

*C. angustifolia* présente certains caractères végétatifs qui la différencient des autres espèces du même genre que nous avons étudiées. Les feuilles trinervées sont les plus petites et les moins coriaces, le bourgeon terminal est conique et il est protégé par un capuchon stipulaire marron-mauve rapidement caduque. Chez cette espèce le latex est translucide à la cassure et il devient vite noir à l'oxydation ; parfois il coule seulement sur les branches et les feuilles mais pas sur le tronc.

L'architecture de cette espèce a été étudiée par Caraglio (sous presse), qui analyse son polymorphisme par la comparaison des individus en condition terrestre et héli-épiphytes. Ces résultats sont pris en compte dans les descriptions qui suivent.

Les données que nous avons obtenues sur le terrain, sont parfois disparates dans le sens où les observations ont dû être menées sur des individus se développant sur un support ou sur le sol.

Les informations sur la germination proviennent de graines mises à germer en boîte de Petri dans les serres du Jardin Botanique de Montpellier.

## La plantule

Au stade des cotylédons (Fig. 37 A), *C. angustifolia* présente un hypocotyle de 1 à 1,5 cm ; à son extrémité se trouvent les cotylédons assimilateurs de forme ovale.

Dans le prolongement de l'hypocotyle se développe la racine primaire (A1) de 4 à 5 cm. de longueur. Son orientation est verticale et sa trajectoire rectiligne. Elle porte des racines latérales (A2) de quelques millimètres à développement immédiat, situées à proximité du collet et sur sa partie médiane. Elle porte également dans sa partie proximale une racine non ramifiée (A1') dont l'allongement et l'orientation sont comparables à ceux de la racine primaire .

Par ailleurs, des A1 et A2 racinaires, de la même nature que les précédents, apparaissent également sur le collet.

La plantule d'une trentaine de centimètres de hauteur et plus de 1cm de diamètre, présente un collet renflé et ligneux (Pl : C). L'axe épicotyle (A1) également ligneux, est monopodial et orthotrope à croissance rythmique. Cette rythmicité se traduit sur la tige par une succession d'entre-noeuds longs suivis par des entre-noeuds courts qui délimitent les unités de croissance (uc). Les feuilles, à disposition alterne spiralée, se trouvent seulement sur les dernières unités de croissance, où les entre-noeuds sont très courts.

La jeune tige porte sa première branche à développement immédiat (A2) formée sur la partie distale de l'A1. Chez la plantule terrestre, les premiers axes latéraux qui se mettent en place sont également à développement immédiat ; ils sont pourvus d'un premier entre-noeud long et les préfeuilles sont à limbe développé (d'après Caraglio, sous presse).

Il est fréquent de rencontrer des plantules qui développent à leur base un rejet (A1') dont la structure est identique à celle décrite précédemment .

La zone du collet et la base de la tige présentent un renflement, semblable à celui des figuiers décrits précédemment, qui se prolonge sur la partie proximale de la racine primaire, dont nous ne connaissons pas le devenir car, chez les organismes observés, elle rentre dans les cavités ou dans les moignons du support auquel elle s'accroche fermement. La suppression de la racine s'impose lors du prélèvement de l'individu, raison qui nous mène à dire qu'elle est très résistante à la traction. Sa fixation au support pourrait être renforcée par des racines latérales.

La zone renflée de la base de la tige présente différents types de racines latérales à développement différé. On distingue les racines courtes, de quelques dizaines de centimètres de longueur, qui sont grêles plagiotropes et font le tour du tronc du support assurant la fixation de

---

**Figure 37** : Jeunes stades de *Coussapoa angustifolia*. **A** : germination (co : cotylédons, ra : racine primaire, adv : racine adventive, col : collet). **B** : La plantule et son système racinaire lors de la phase d'installation sur son support. Noter les différents types de racines émises dans la zone du collet (acc. : racines d'accrochage, A1 : racine pivotante principale remplaçant la racine primaire). **C** : Détail d'une plantule avec un rejet basal et de nombreuses racines latérales. Les traits à la base des tiges lignifiées indiquent la partie qui pénétrait dans le support coupée lors du prélèvement (A1 jeune tige, A2 branches, uc : unité de croissance).

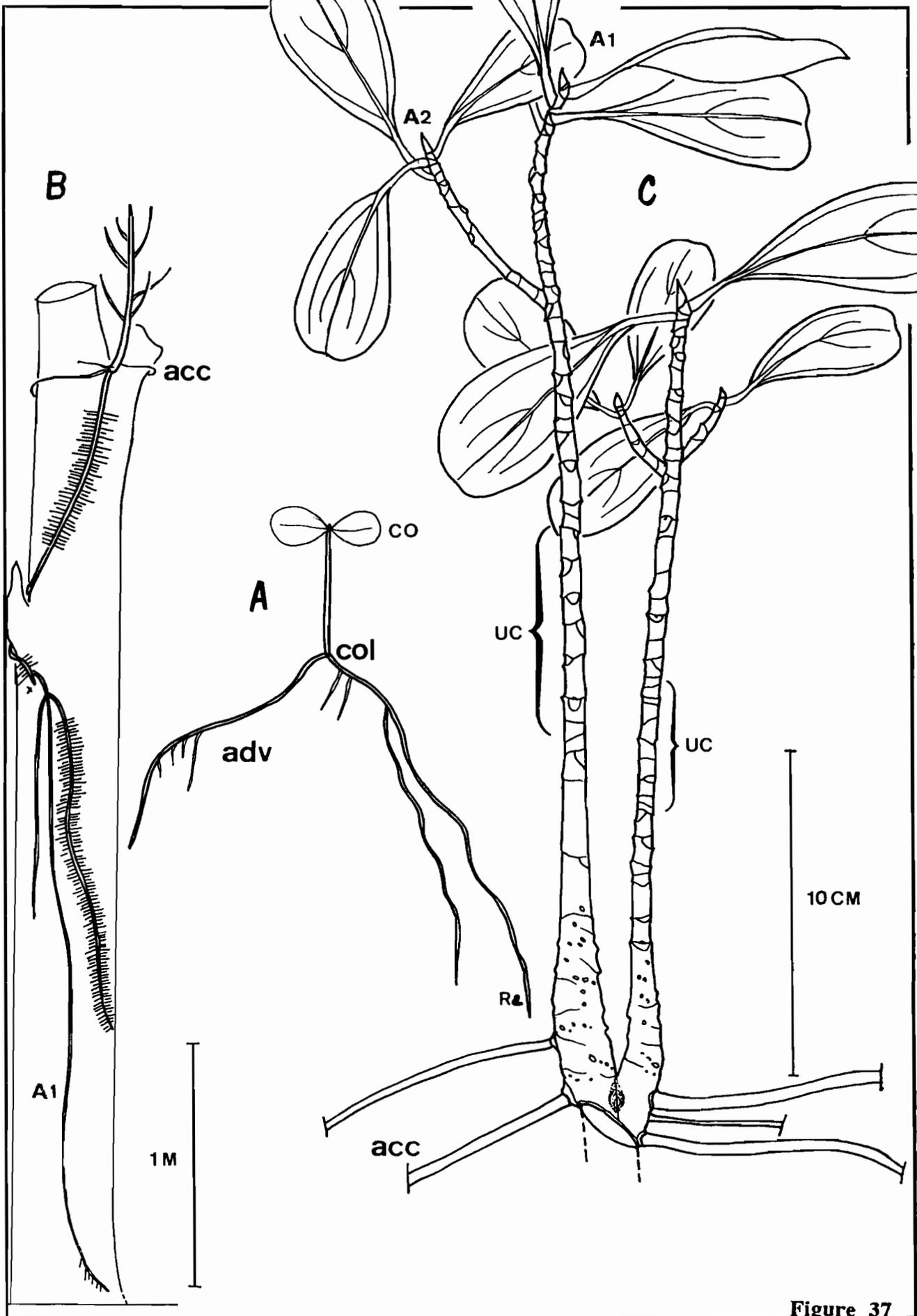


Figure 37

l'organisme. Le deuxième type correspond à des racines de plusieurs mètres de longueur, monopodiales et à géotropisme positif. Elles sont lignifiées à écorce noirâtre très lisse, cylindriques et leur diamètre diminue vers la portion distale. Elles longent le support verticalement, librement ou en contact avec ce dernier. Dans le premier cas elles ne sont pas ramifiées alors que lorsque elles touchent le support elles développent des fines racines latérales d'accrochage, probablement nourricières.

## La jeune plante terrestre

### •Système caulinair

*C. angustifolia* de 3 à 4 m de hauteur se développant au sol, présente un système caulinair constitué de trois catégories d'axes (Fig. 38). Le tronc (A1) monopodial, orthotrope et à phyllotaxie spiralée, a une croissance rythmique bien marquée par des séries d'entre-noeuds courts. Sa ramification est immédiate et rythmique : les branches sont disposées par étages sur les zones d'arrêts qui séparent les unités de croissance. Elles apparaissent au début de la période de croissance (basitonie).

Les branches (axes A2), au nombre de trois à cinq par étage, sont des monopodes, orthotropes, à phyllotaxie spiralée d'indice 2/5 et à croissance rythmique. Leur croissance en épaisseur est faible par rapport à celle du tronc. Les branches de la partie médiane du tronc, sont les plus développées et présentent une direction de croissance horizontale à oblique. Leurs extrémités élargies ont des entre-noeuds très courts (Fig. 38 C). Les branches apicales par contre, sont nettement orthotropes et les unités de croissance ont des entre-noeuds longs. Leur ramification, immédiate et rythmique, conduit à la formation de rameaux (axes A3) hypotones sur les branches médianes, alors qu'ils ne le sont pas sur les branches de la partie apicale du tronc ; Caraglio (sous presse) qualifie cette hypotonie comme une tendance des branches à la plagiotropie par apposition

Les rameaux A3, sont des axes cylindriques avec une structure comparable à celle des branches, mais avec une croissance définie et une durée de vie limitée ; ils portent la majorité des feuilles de la plante.

Il est fréquent d'observer à ce stade, un ou deux rejets formés sur la partie basale du tronc, très différés par rapport au développement de ce dernier. Ils présentent une direction de croissance orthotrope, et à leur extrémité feuillée, les entre-noeuds sont très courts. Leur apex souvent meurt et leur développement est limité. Leur vigueur indique qu'ils n'auront pas un long avenir.

---

**Figure 38** : Le jeune *Coussapoa angustifolia* se développant au sol, au bord d'une piste forestière (A) et en condition héli-épiphyte (B). Les deux exemples proviennent du même site. C : Extrémité d'une branche ramifiée de l'individu terrestre. D : Base de son tronc montrant l'enracinement adventif.

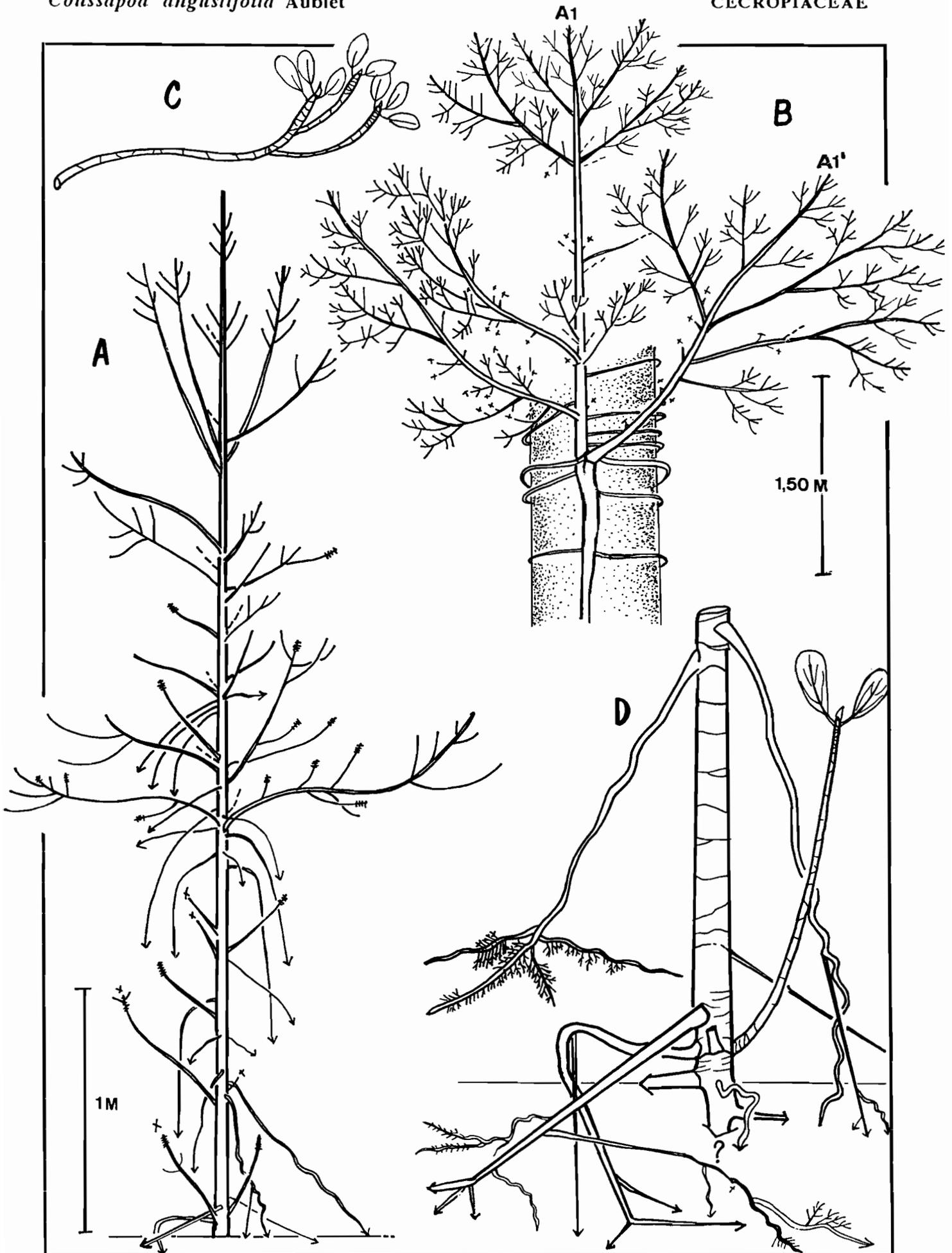


Figure 38

•Système racinaire

A la base du tronc du jeune *C. angustifolia* terrestre, se développent de grosses et nombreuses racines latérales A2 (Fig. 38 D). Certaines sont traçantes, plagiotropes et se situent dans la zone du collet ; elles montrent un parcours superficiel très court, puis pénètrent dans le sol. D'autres se forment sur les premiers entre-noeuds, plus haut que les précédentes, avec une direction de croissance oblique et elles constituent un cône de racines échasses tout au tour du tronc. Lorsqu'elles sont proches ou au contact du sol, elles se ramifient. Généralement une de ces ramifications pénètre dans le sol (fonction fixatrice) tandis que les autres suivent une trajectoire horizontale de quelques mètres de longueur et ont une fonction d'exploration. Elles portent çà et là des racines latérales (A3) sur leur partie terminale. Ces A3 sont monopodiaux, plagiotropes et portent tout au tour de l'axe, deux ordres de ramifications supplémentaires, constitués par de fines racines (A4 et A5) dont la mise en place semble être liée à l'exploitation de la litière.

Parfois certains A2 et A3 ont deux types de comportements probablement liés au stade ontogénique et au tactisme : elles peuvent être rectilignes ou ondulées. Rectilignes, elles ont une trajectoire superficielle relativement courte, entrent dans le sol et se mettent sous tension. Ondulées, elles tracent sur le sol suivant les rugosités du terrain et peuvent parcourir de distances considérables (plusieurs mètres).

Plus on monte sur le tronc du jeune *Coussapoa*, et jusqu'à sa partie médiane, plus ces racines sont petites en diamètre et montrent une orientation oblique (Fig. 38 A). Elles se forment à proximité des noeuds qui portent les branches, sont monopodiales, grêles, avec une direction de croissance oblique à la naissance, formant un angle assez ouvert avec le tronc, de 70 à 90° ; puis elles s'affaissent et se dirigent vers le sol. Ces racines ont une écorce lisse marron cannelle qui se fissure longitudinalement avec la croissance en épaisseur. Les apex de 2 à 3 cm de longueur ont une coloration jaunâtre et leur extrémité légèrement renflées. Lorsqu'un apex meurt, dans la partie subterminale 1 ou 2 axes se développent dont un, à croissance plus importante, sert de relais.

**L'arbre adulte terrestre**

•Système caulinaire

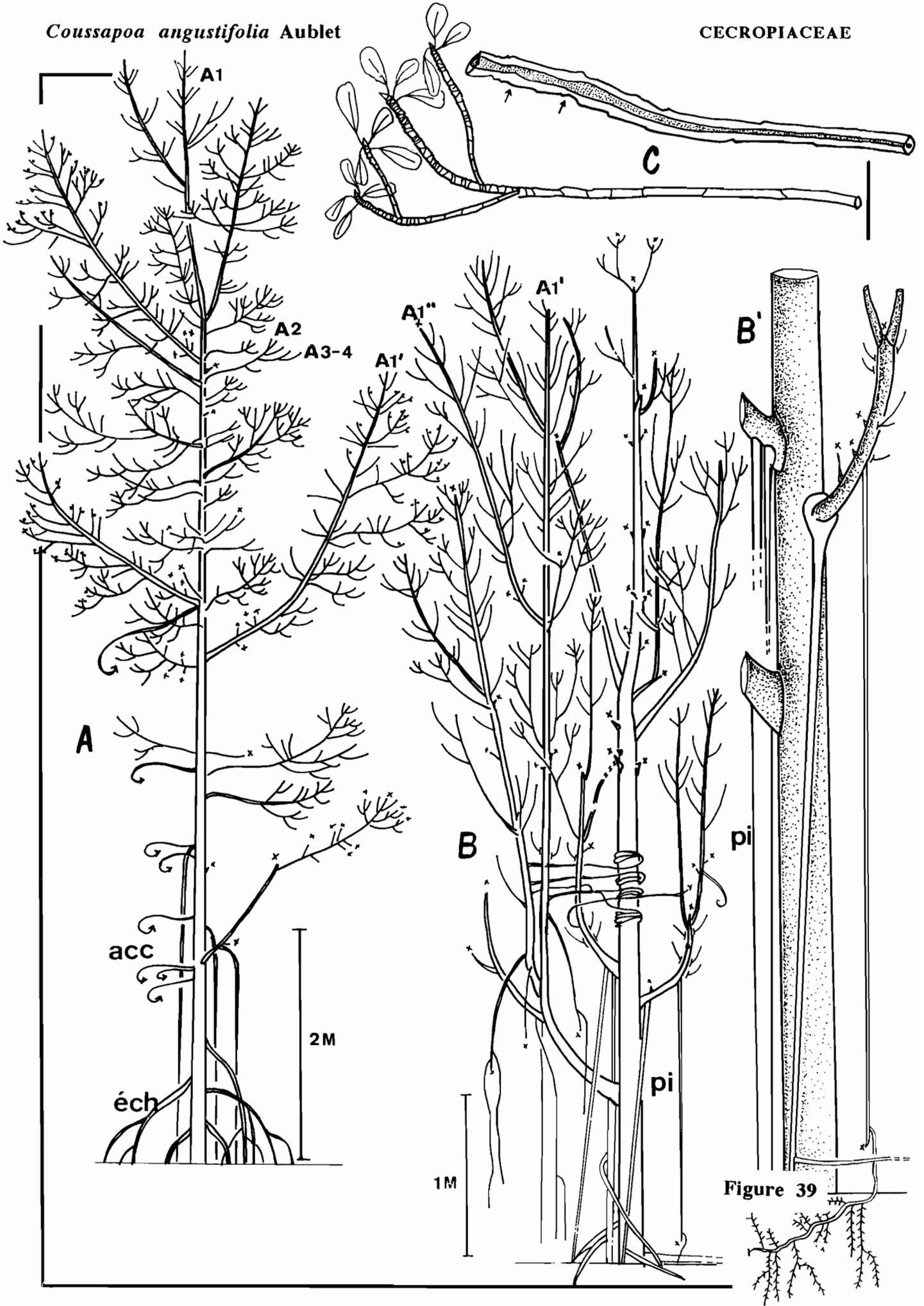
*C. angustifolia* adulte poussant au sol, est un petit arbre de 7 à 12 m, avec un tronc bien individualisé et une cime étroite, portée par les deux tiers supérieurs du tronc (Fig. 39). Plusieurs

---

**Figure 39, A-B :** *Coussapoa angustifolia* adulte en condition terrestre, aux différents stades de la métamorphose architecturale. Noter en **B'** l'importance des pivots racinaires formés à la base des branches métamorphosées. **C :** Extrémité d'une branche et coupe longitudinale d'un A3 (d'après Caraglio). Les rétrécissements de la moelle correspondent aux arrêts de croissance, indiqués avec des flèches. (A1 : le tronc, A2 : les branches, A3-A4 : les rameaux, A1', A1" ces réitérations, pi : pivot racinaire, acc : racine d'accrochage, éch : racines échasses)

*Coussapoa angustifolia* Aublet

CECROPIACEAE



aspects le différencient du stade précédant : la mise en place de rameaux courts, la métamorphose de certaines branches, et la maturité sexuelle.

Comme chez la jeune plante la cime est formée de nombreux étages de branches séquentielles A2 mais avec une ramification très dense. En effet, à ce stade elles ont acquis un ordre de ramification supplémentaire, se traduisant par les A4, qui sont de rameaux courts. Ils comportent des entre-noeuds longs dans leur partie basale horizontale et des entre-noeuds courts dans leur partie apicale verticale. Le diamètre de la moelle augmente de la base du rameau vers le sommet lui donnant un aspect en massue (Fig. 39 C). On note également un rétrécissement de la moelle au niveau des limites entre les unités de croissance successives (Caraglio, sous presse).

L'orientation de croissance des branches séquentielles A2, comme nous l'avons vu chez le jeune individu, n'est pas uniforme le long du tronc. Elle est plutôt horizontale pour les branches de la partie médiane et verticale ou orthotrope pour celles de la partie apicale. Cependant, on distingue certaines branches de la partie médiane qui se différencient des autres par une direction de croissance orthotrope et un développement en longueur et en diamètre plus importants, et un degré de ramification plus élevé. Elles portent des étages des branches (A2), dont l'hypotonie est moins accentuée qu'au stade précédent. Elles forment à leur tour des rameaux (A3) et des rameaux courts (A4) ; ces deux derniers portent latéralement les fruits. La floraison s'exprime essentiellement sur les rameaux situés sur la moitié distale des branches. Ces A2 qui sont en fait des A1', reproduisent la séquence de développement de l'espèce par transformation graduelle de ces axes et sont les premiers à atteindre la maturité sexuelle.

#### •Système racinaire

Sur le tiers basal libre du tronc, se développent de nombreuses racines adventives (Fig. 39 A) de trois types : les racines d'accrochage, les pivots et les racines échasses.

Les premières se forment au niveau des verticilles de branches élaguées à ce stade, elles ont de 2 à 3 cm de diamètre à leur insertion, elles sont monopodiales et à croissance horizontale. Leur partie proximale a une trajectoire rectiligne tandis que leur partie distale s'enroule autour des troncs voisins, ou bien sur elle même. Dans tout les cas elles se ramifient seulement sur cette partie liée à l'accrochage.

Les pivots se forment souvent plus bas sur le tronc, mais coïncident parfois avec l'insertion des racines d'accrochage, et semblent être aussi liées à la présence des branches. Avec un diamètre supérieur à celui des précédentes, ils sont monopodiaux mais à croissance verticale et à géotropisme positif. Les branches basses métamorphosées développent également un pivot à leur base, parfois plusieurs (Fig. 39 B'). Ce pivot ne se ramifie pas sur sa trajectoire aérienne. Lors du contact avec le sol, sa direction de croissance est plutôt horizontale et en zig-zag sur quelques dizaines de centimètres, puis il pénètre dans le sol. Sur ce parcours superficiel il développe des racines courtes (environ 3cm), semblables aux A3 du jeune plant, plagiotropes, monopodiales ramifiées radialement (A4).

Les racines échasses (A2) présentent la même structure que celle décrite pour la jeune plante. Elles constituent un cône racinaire à la base du tronc qui est maintenant renforcé par la formation des fourches latérales (A2').

## Le jeune héli-épiphyte

### •Système caulinaire

Lorsque *C. angustifolia* se développe en condition héli-épiphyte (Fig. 38 B), il présente la structure générale d'un buisson, du fait de sa capacité à développer des réitérats à partir de la zone du collet. L'individu avec une cime d'environ 3 m de hauteur, a un système caulinaire constitué de 4 catégories d'axes ayant les mêmes caractéristiques que ceux des représentants terrestres.

Il présente un tronc (A1) monopodial orthotrope, à phyllotaxie alterne spiralée et à croissance rythmique. Sa ramification immédiate et rythmique donne naissance aux branches (A2) disposées par étages sur les zones d'arrêts de croissance.

Les branches portent sur toute leur longueur deux types de rameaux : A3 et A4. Les premiers ont une tendance à l'hypotonie ; les A4 ne sont pas encore fertiles.

Un des traits marquant de la jeune plante héli-épiphyte est la présence de réitérats totaux d'origines diverses. D'une part, certaines branches basses redressées, ont un développement en longueur et en diamètre plus important que les autres. Elles portent des étages de branches (A2) qui forment à leur tour des rameaux (A3 et A4). L'ensemble de ces axes reproduisent par métamorphose la séquence de développement de l'espèce. D'autre part, depuis la base du tronc, on observe un ensemble ramifié dont la structure est comparable à celle décrite précédemment et qui correspond à l'architecture élémentaire de l'espèce, sans avoir atteint la maturité sexuelle.

### •Système racinaire

Chez le jeune héli-épiphyte on retrouve les trois types de racines décrites pour l'individu terrestre, mais avec une organisation plus hiérarchisée.

Dans le prolongement du tronc, *C. angustifolia* présente une (rarement deux) racine pivotante de diamètre semblable à celui du tronc, qui descend vers le sol. C'est l'axe principal autour duquel s'organise le système racinaire. Ce pivot est tenu fermement contre le support par des racines adventives d'accrochage comparables à celles décrites chez la plante terrestre, mais plus nombreuses et concentrées au niveau du collet et des premiers verticilles de branches. A un ou deux mètres du sol le pivot forme une racine à développement immédiat qui répète la structure du pivot principal. Nous ne connaissons pas leur évolution dans sol.

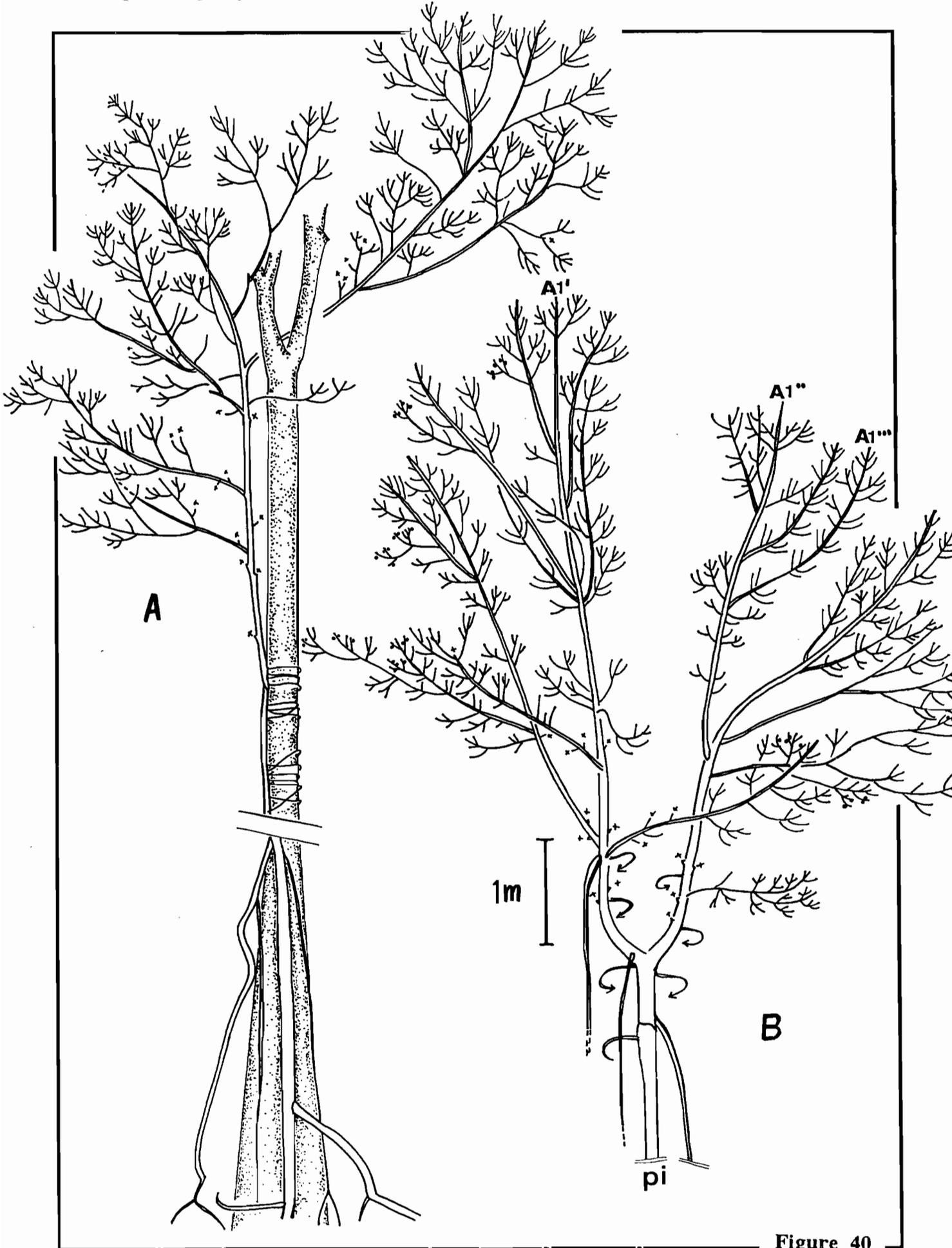


Figure 40

## L'hémi-épiphyte adulte

### •Système caulinnaire

*C. angustifolia* adulte est un grand buisson (Fig. 40) avec un ou plusieurs troncs et une cime relativement large, en forme d'éventail, qui peut surcimer l'arbre hôte (Caraglio, sous presse). Ce stade se caractérise par l'élargissement de la cime par réitération, la fourchaison, la présence de rameaux courts et la maturité sexuelle.

La cime, d'environ 7 à 8 m de hauteur, est constituée de grosses et longues branches maîtresses (A1') insérées sur un tronc court. Leur tiers proximal de ces A1' est dépourvu de branches par suite d'un élagage accentué. Sur les deux tiers distaux, elles présentent de nombreuses fourches (A1''), dont la structure répète celle de l'axe qui les porte. Ce sont des réitérats à développement immédiat qui confèrent à l'individu une cime bien plus large que celle des terrestres.

A la base des fourches peuvent aussi apparaître des rameaux issus de bourgeons latents donnant des réitérats différés qui contribuent à densifier la cime (Caraglio, sous presse).

Comme chez les jeunes individus, chaque réitérat porte des étages de branches (A2) monopodiales, à croissance et ramification rythmiques et des rameaux (A3 et A4) situés essentiellement en périphérie des axes. Ces rameaux sont responsables de l'assimilation photosynthétique et de la floraison. Selon Caraglio, les rameaux courts A4, qui assurent principalement cette dernière fonction, sont capables de se transformer en rameaux longs et de se ramifier.

Par ailleurs le même auteur remarque chez les hémi-épiphytes adultes un plus grand nombre de mortalités apicales que chez les terrestres, lors de l'édification des tiges principales. Les apex des branches maîtresses des plantes que nous avons observés sont tous fonctionnels, ce qui nous permet de dire qu'au moins jusqu'à la troisième vague réitérative, ces méristèmes contribuent à la formation de la cime.

### •Système racinaire

Le système racinaire aérien de l'organisme adulte, présente un pivot principal de 12 à 15 cm de diamètre à hauteur de poitrine, qui prend naissance sur le prolongement du collet, et porte des racines d'accrochage en nombre variable (environ dix de points d'attache sur un pivot d'une vingtaine de mètres de longueur). Ces racines, monopodiales et à direction de croissance horizontale, comportent une partie proximale de 6 à 7 cm de diamètre non ramifiée, qui peut dépasser les 30 cm de longueur, puis 2 ou 3 racines latérales, semblables à la racine dont elles dérivent. Les racines d'accrochage les plus proches de la cime sont les plus ramifiées, font plusieurs fois le tour du tronc du support et rendent le point d'attache très solide. Elles ne sont pas confinées au pivot, elles se

---

**Figure 40** : *Coussapoa angustifolia* adulte. **A** : Hémi-épiphyte à tronc unique. **B** : Hémi-épiphyte à port buissonnant (A1 : pivot principal, A1' branches maîtresses et pivots supplémentaires, A'', A''' différentes vagues réitératives du système caulinnaire et racinaire).

développent au niveau du collet mais également à la base des branches maîtresses et entourent le support ou les propres branches du *Coussapoa*. Chez certains individus, des pivots racinaires supplémentaires peuvent aussi se développer à proximité des précédentes.

A 1 ou 2 m du sol le pivot réitère sa structure de manière immédiate, formant un ou deux pivots supplémentaires. Certains méristème latents de ces pivots peuvent à leur tour en former d'autres à développement différé. Ils entrent dans le sol et développent des racines traçantes à leur base, dont la trajectoire superficielle dépasse un rayon de 4 m tout en gardant un diamètre important. Cependant la structure générale du système racinaire aérien et probablement l'absence d'anastomoses, n'autorisent ni l'étranglement du support ni l'autoportance de l'hémi-épiphyte.

Par ailleurs, un système racinaire d'exploitation plus grêle, constitué de 4 catégories d'axes, se développe sur les pivots les plus jeunes, à proximité du sol et du tronc du support. On distingue une racine principale longue, à géotropisme positif, dont l'apex meurt lors du contact avec le sol. Sur sa partie subterminale se développent de nombreuses racines latérales plagiotropes, ramifiées sur toute leur longueur et surtout sur la face ventrale. Elles portent deux ordres de racines courtes, en contact direct avec la litière.

Le drageonnement a été observé chez des individus fortement traumatisés, par exemple lorsqu'ils sont tombés au sol. Il s'exprime sur les pivots ou sur les racines traçantes. Sur deux mètres de pivot nous avons compté 24 drageons non ramifiés, ayant de 2 à 4 unités de croissance. Nous ne connaissons pas leur devenir.

### **Dynamique de croissance de *Coussapoa angustifolia***

La germination donne naissance à une plantule qui présente rapidement un système racinaire adventif bien développé, et une ou deux jeunes tiges qui se ramifient avant que l'organisme établisse le contact avec le sol. Pendant cette phase épiphyte (Fig. 41 A) l'organisme est fixé à son support par son système racinaire primaire et par des racines latérales d'accrochage qui se développent au niveau du collet renflé.

En grandissant, la jeune plante acquiert un port buissonnant (Fig. 41 B) avec un système caulinaire densément ramifié et compact, occupant une place relativement restreinte à l'intérieur de la cime de son hôte. La distinction d'un tronc unique est rapidement voilée par les processus réitératifs qui sont à l'origine des événements les plus marquants. Avant que l'individu n'exprime complètement son unité architecturale, les branches basses se métamorphosent, changent progressivement de direction de croissance, acquièrent un diamètre et une élongation importantes et sont les premières à porter les inflorescences. D'autre part le développement des rejets à partir de la zone du collet accentue la croissance basitone de la plante.

---

**Figure 41** : Dynamique de croissance de *Coussapoa angustifolia*. **A** : La plantule et les premières ramifications au stade épiphyte. **B** : L'hémi-épiphyte au stade de l'unité architecturale et de la métamorphose des branches. **C** : L'adulte et les différentes modalités de construction de la cime.

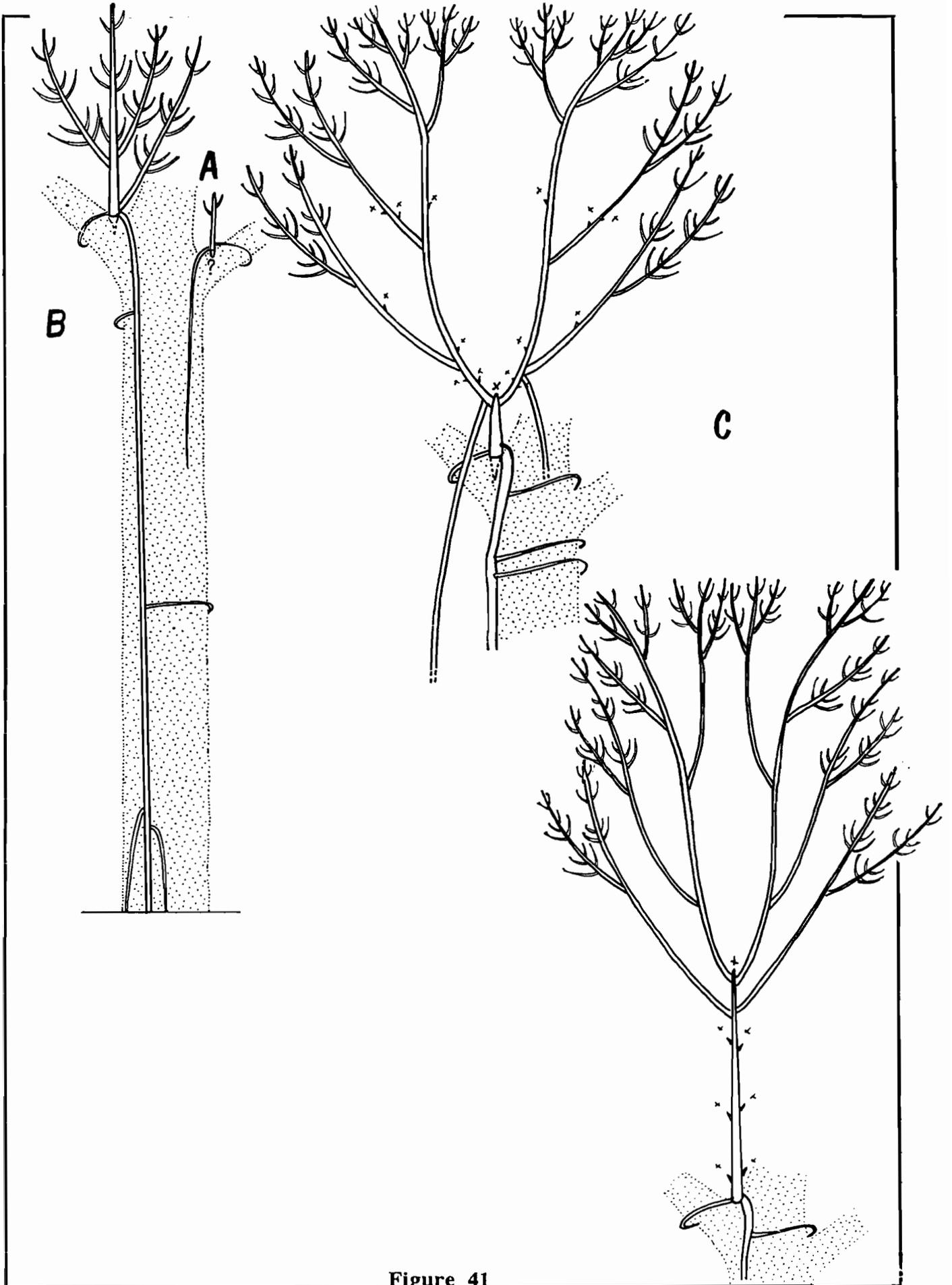


Figure 41

Parallèlement à la construction de la cime, le système racinaire gagne le sol par l'intermédiaire d'une ou deux racines pivotantes qui réitèrent à proximité du sol. La fixation de l'organisme se propage au delà du collet, des racines latérales d'accrochage se différenciant sur la partie basale du tronc et toute la longueur du pivot à intervalles irréguliers.

Lorsque le développement se poursuit, l'organisme montre des transformations considérables qui lui permettent de surcimer l'arbre hôte, par la construction d'une cime avec un ou plusieurs troncs (Fig. 41 C) et un fort élagage, qui tôt ou tard arrêtent leur croissance. Puis ce sont les branches maîtresses et leurs vagues successives de réitération qui poursuivent la croissance en hauteur. Ainsi l'hémi-épiphyte traverse la cime du support et émerge à sa périphérie. A ce stade l'organisme atteint la maturité sexuelle.

Le système racinaire, relativement discret par rapport au développement caulinaire, est essentiellement marqué par la croissance secondaire du pivot principal et de pivots supplémentaires. Les racines adventives d'accrochage acquièrent également leur diamètre définitif. Cependant, malgré le renforcement du système *C. angustifolia* ne devient pas autoportant.

#### Comparaison entre l'architecture des individus terrestres et celle des hémi-épiphytes

De la comparaison des représentants terrestres et hémi-épiphytes on constate que la capacité à l'enracinement adventif s'exprime dans les deux conditions. Cependant, lorsque les conditions du milieu ne sont pas favorables au développement de l'organisme (Fig. 39 B, individu poussant dans un terrain inondable) le système racinaire aérien se développe davantage. Il se "propage" ou il est transféré à la base des réitérats par la formation de nombreuses racines d'accrochage et de pivots racinaires (un réitérat peut porter plus de dix racines qui arrivent au sol). De plus, les pivots forment à leur base des échasses et des racines traçantes comparables à celles portées par le tronc. L'enracinement des hémi-épiphytes n'est pas autant marqué par ce système pivotant.

En ce qui concerne le système caulinaire, comme le confirme Caraglio (sous presse) l'architecture élémentaire reste invariable quel que soit le milieu de développement. Cependant la stratégie de réitération basale se manifeste plus tôt chez les hémi-épiphytes, ce qui leur confère un port buissonnant alors que les plantes terrestres ont plutôt la structure de petits arbres. Par ailleurs, nous voulons souligner qu'en condition hémi-épiphyte l'espèce va très loin dans l'expression des vagues réitératives successives, constituant de grandes cimes capables de surcimer l'arbre hôte. Chez les représentants terrestres la cime est beaucoup moins développée.

***Coussapoa asperifolia* Trécul \*****CECROPIACEAE**

(Herbiers : JP 82, JP163)

Cette espèce a été décrite comme arborescente ou arbustive, héli-épiphyte ou terrestre, pouvant dépasser 25 mètres de hauteur (Berg *et al.* 1990). Selon ces auteurs, elle se différencie des autres espèces du genre essentiellement par les caractéristiques des fruits, dont l'expansion du mésocarpe mucilagineux pousse l'endocarpe en dehors du péricarpe, et par la présence de cavités contenant des fourmis dans les axes, qui sont pour cette espèce particulièrement larges. Sa distribution, coïncidant avec celle de *C. latifolia* (Fig. 34), va de l'est de Surinam, en passant par la Guyane jusqu'à l'est de Para (Brésil). Sa dispersion semble être exozoochore, liée à l'exocarpe mucilagineux et gluant (Berg *et al.* 1990).

Trois sous-espèces ont été distinguées ; les données qui suivent concernent *C. asperifolia ssp. asperifolia* que nous appellerons simplement par son nom d'espèce.

Elle se caractérise par ses grandes feuilles opaques vert foncé, en forme d'éventail, avec la base du limbe étroite par rapport à la moitié supérieure très large. Le limbe dont l'extrémité est arrondie et tronquée peut dépasser 25 cm de longueur et 10 à 15 cm de largeur. Il est entièrement recouvert de poils scabres dirigés vers sa partie distale, donnant une aspérité au toucher. Souvent le limbe, à bord ondulé, se referme sur la nervure principale. Les nervures sont toutes saillantes mais seulement sur la face inférieure. Souvent quatre paires de nervures secondaires se distinguent des autres par leur taille. Les deux basales, les plus longues, longent presque la totalité du limbe (nervation acrodrome).

La floraison est latérale et elle s'exprime en-dessous de la partie feuillée des rameaux d'ordre ultime (Caraglio, com. pers.). Le fruit, de 2 à 3 cm de diamètre, est un syncarpe plus au moins globuleux ou aplati, rouge grenat qui contient de très nombreuses graines (500 à 800) entourées d'un péricarpe charnu à la surface du réceptacle (Sabatier, 1983).

Comme l'indique la bibliographie (Berg *et al.* 1990, van Roosmalen 1985) nous avons rencontré *C. asperifolia* sous sa forme héli-épiphyte ou terrestre, dans les forêts humides de Guyane (Piste de St. Elie, route de Nancibo, ...) mais également comme espèce côtière terrestre\*\* (Rochers de Montravel, Guyane), constituant des formations pures, relativement fermées, très modelées par le vent de mer, etc. formant un front d'arbres en arrière des rochers. C'est dans ces situations qu'elle exprime une forte aptitude à la propagation végétative par les voies les plus diverses : développement des rejets de souches, marcottage, drageonnement (par exemple, sur 1m<sup>2</sup> nous avons rencontré 2 individus issus de graines, 8 rejets de souche et 3 drageons).

Lorsqu'elle est héli-épiphyte, cette espèce constitue de grands buissons, dont la hauteur dépend du site de germination. La cime d'un adulte d'une dizaine de mètres de hauteur peut être très

\* Comme l'indique son nom, les feuilles de cette espèce ont une telle aspérité qu'elles peuvent être utilisées comme papier de verre (van Roosmalen 1985).

\*\* Souvent colonisée par *Philodendron acutatum* (Araceae).

large, dépassant les 20 mètres de diamètre, alors qu'en condition terrestre elle s'exprime sous la forme de petits arbres de 10 à 12 mètres de hauteur ayant une couronne étroite, d'environ 5 mètres de diamètre seulement.

Les informations sur les premiers stades de la germination proviennent des graines mises à germer dans des boîtes de Pétri, dans les serres du Jardin Botanique de Montpellier. Les descriptions concernant le jeune stade (l'expression de l'unité architecturale) et le stade adulte (acquisition de la réitération) proviennent des individus terrestres de la formation du Rocher de Montravel, par manque de représentants hémi-épiphytes. Elles nous ont permis d'interpréter les grands hémi-épiphytes, que nous présentons donc en dernier.

### La plantule

Au stade cotylédonaire la plantule est constituée d'un axe hypocotyle d'un centimètre seulement et d'une racine primaire de plus de 5 cm de longueur (Fig. 42 A). Cette racine, à croissance horizontale, porte sur sa moitié proximale des racines latérales plus courtes, à développement immédiat, avec un angle d'insertion de 90°. Au niveau du collet se forme une racine adventive plagiotrope, dont la mise en place est légèrement différée par de celle de la racine primaire.

### La jeune plante

#### •Appareil caulinaire

*C. asperifolia* observée au sol, présente une unité architecturale à quatre catégories d'axes (Fig. 42 B) conforme au modèle de Rauh. Le tronc (A1) d'environ 4 m. de hauteur, est un monopode orthotrope à croissance rythmique, dont le diamètre diminue sensiblement vers le haut. Les feuilles ont une disposition alterne spiralée d'indice 2/5, présentes sur la dernière unités de croissance ou uc-1. Celles-ci se distinguent les unes des autres par la succession d'entre-noeuds longs suivis de plusieurs entre-noeuds courts. La coloration et la texture de l'écorce changent à la limite des unités de croissance. La ramification, immédiate et rythmique, se manifeste très bas sur le tronc et sur les zones d'arrêts de croissance constituant ainsi des étages de 2 à 6 branches. Il est cependant difficile de déterminer la localisation basitone ou acrotone des branches, du fait qu'elles sont insérées tout autour de la zone d'arrêt de croissance, sans qu'on puisse préciser à quel entre-noeud exactement la croissance s'est arrêtée.

Les branches (A2) sont des monopodes orthotropes à phyllotaxie spiralée et croissance rythmique. Les feuilles, sont portées uniquement sur leur dernière unité de croissance. Les 2 ou 3

---

**Figure 42** : Jeunes stades de *Coussapoa asperifolia*. **A** : La germination (co : cotylédons, ra : racine primaire, adv : racine adventive, col : collet). **B** : La jeune plante en condition terrestre (A1 : le tronc, A2 : les branches, A3 les rameaux, A4 : les rameaux courts). **C** : Détail d'une branche portant des A3 et un rameau court. **D** : Coupe longitudinale d'un A3 montrant le cloisonnement de la moelle, qui correspond aux entre-noeuds courts. **E** : Détail de la base du tronc où se développent un rejet avec son propre système racinaire, et des drageons formés sur les racines superficielles.

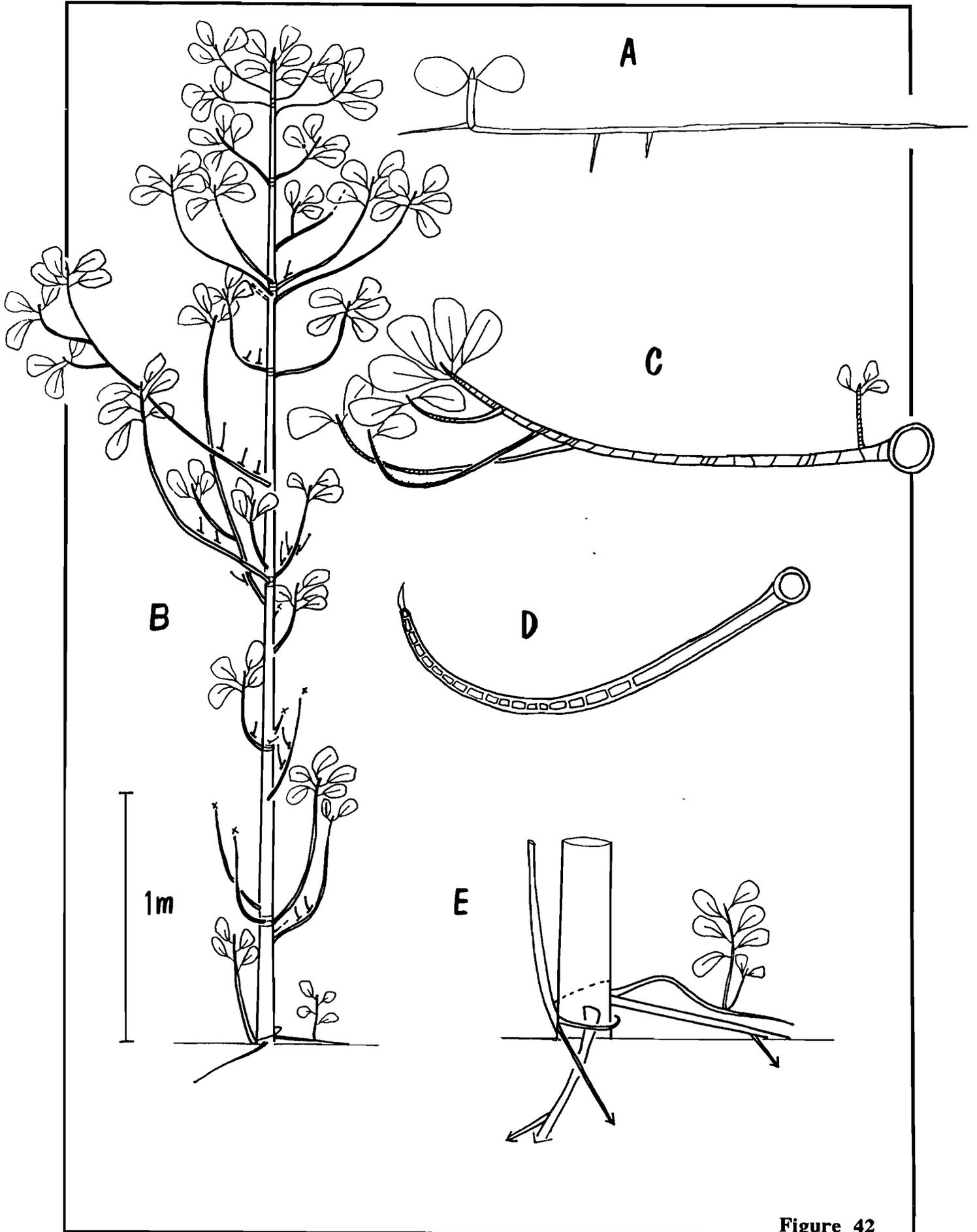


Figure 42

premières unités de croissance ont des entre-noeuds longs. Les dernières ont des entre-noeuds très courts et portent des rameaux latéraux. La ramification, immédiate, rythmique et basitone, est localisée sur la partie distale et sous la face ventrale des branches (hypotonie, Fig. 42 C).

Les rameaux (A3) sont monopodiaux, horizontaux-obliques et leur extrémité est dressée (Fig. 42 C). Ils comprennent une partie proximale horizontale constituée par 3 à 4 entre-noeuds longs (4 cm de longueur et 0,6 cm de diamètre), suivie d'une partie distale verticale formée d'entre-noeuds courts et épais (0,4 cm de longueur et 1 cm de diamètre) qui confère à l'axe la forme d'une massue (Caraglio, com. pers.). Une coupe longitudinale montre la correspondance des entre-noeuds courts avec le cloisonnement de la moelle (Fig. 42 D).

A ce stade on observe des rameaux courts monopodiaux, à développement différé, formés sur la partie proximale de certains A2 et plus rarement sur les A3. Ils sont très nombreux sur les branches basses (jusqu'à 6) et absents sur les derniers verticilles. Ils ont de 5 à 15 entre-noeuds et portent des feuilles à leur extrémité distale.

Nous ignorons le rôle de ces axes ; ils sont probablement inflorescentiels, mais l'individu est trop jeune pour exprimer sa sexualité ; nous préférons de ne pas les intégrer dans l'unité architecturale de l'espèce en tant qu'axe A4, car on pourrait ainsi cacher sa vraie nature.

#### •Aspects racinaires

A ce stade *C. asperifolia* présente à la base du tronc, un système racinaire adventif discret, qui comporte principalement des racines latérales traçantes, monopodiales, horizontales disposées tout autour du tronc avec qui elles forment un angle ouvert de 80 à 90°. Leur développement est différé par rapport à celui du tronc. A ce stade elles ont un diamètre d'à peine un centimètre et une écorce épaisse semblable à du liège. Elles ont une courte trajectoire superficielle (30 à 80 cm) et elles se ramifient avant d'entrer dans le sol.

Le jeune plant a la capacité de développer des drageons à partir de bourgeons latents situés sur la face supérieure de certaines racines traçantes, à quelques centimètres du pied mère. A ce stade les drageons comportent seulement une petite tige (A1') entièrement feuillée et non ramifiée. Ils ne montrent pas de système racinaire associé à leur base.

Fréquemment *C. asperifolia* présente l'aptitude à développer 1 à 4 rejets basaux à partir de la zone du collet, avant même d'avoir établi ses trois catégories d'axes. Leur taille et leur moment d'apparition sont variables mais ils sont toujours différés par rapport au développement du pied mère, qu'ils ne dépassent pas en hauteur.

Comme sur le jeune plant, ils comportent un tronc (A1') monopodial dont la croissance rythmique confère aux branches une disposition pseudoverticillée. Les feuilles sont portées surtout par les dernières unités de croissance du tronc et des branches. Celles-ci sont émises seulement sur la moitié distale de l'A1'. Ces rejets reproduisent la séquence de développement du pied mère d'une manière différée, et à ce stade, ils n'ont pas encore atteint le troisième ordre de ramification.

A leur base se développent des racines traçantes et mais aussi des racines d'accrochage, qui entourent le pied mère ou d'autres plantes voisines, sans se ramifier.

### **La plante adulte terrestre**

#### •Appareil caulinaire

*C. asperifolia* adulte est un petit arbre de 10 à 13 m de hauteur, dont le tronc libre de 3 à 7 m atteint vite un gros diamètre (17 à 20 cm) par rapport à sa hauteur, avant d'arrêter définitivement sa croissance. La cime est ainsi portée par les branches maîtresses (réitérats) qui se développent sur la partie distale du tronc (Fig 43 A).

Les branches maîtresses (A1'), semblent être des A2 métamorphosés ; elles sont monopodiales et orthotropes, avec une croissance rythmique et une phyllotaxie spiralée. Leur partie basale présente un élagage accentué et leur partie apicale meurt ou s'affaisse.

Elles portent sur leur partie médiane, sur les zones des courbures ou sous l'apex, des fourches (A1'') qui proviennent de la transformation des A2 ; ils ont un diamètre et un développement en longueur importants, leur taille augmente d'autant plus qu'ils se forment loin de l'apex. De plus, leur croissance orthotrope est accompagnée d'une diminution de l'hypotonie et ils ont un ordre de ramification supplémentaire. Ils reproduisent la structure du jeune plant, par l'intermédiaire de la métamorphose.

Ces A'' à ramification rythmique, forment des étages de 2 à 6 branches (A2), qui ont une direction de croissance globalement oblique, une partie proximale affaissée et une extrémité dressée. Sur leur partie médiane et distale se développe un axe hypotone avec les mêmes caractéristiques que celui qui le porte, mais avec un allongement plus important qui lui permet de l'égaliser ou de le dépasser. Ce mode de construction fait ressortir le phénomène d'orthotropie complexe par lequel les branches s'étaient latéralement. L'extrémité de tous ces axes est dressée et montre une nette réduction de la taille de leurs entre-noeuds.

#### •Appareil racinaire

Le système racinaire aérien de l'organisme adulte est très puissant. Il comporte trois types de racines, les unes associées à la base du tronc, et les autres associées aux premières branches maîtresses formées (réitérats).

Celles situées à la base du tronc sont de deux types. Les premières sont de grosses racines latérales plagiotropes, en nombre variable, traçantes et à croissance indéfinie. Leur allongement en surface dépasse 3,5 m avec un diamètre d'une dizaine de centimètres qui diminue légèrement vers leur extrémité. Elles sont peu ou pas ramifiées. La ramification se produit avant que la racine n'entre dans le sol et donne des fourches à très court parcours superficiel dont nous ne connaissons pas le devenir.

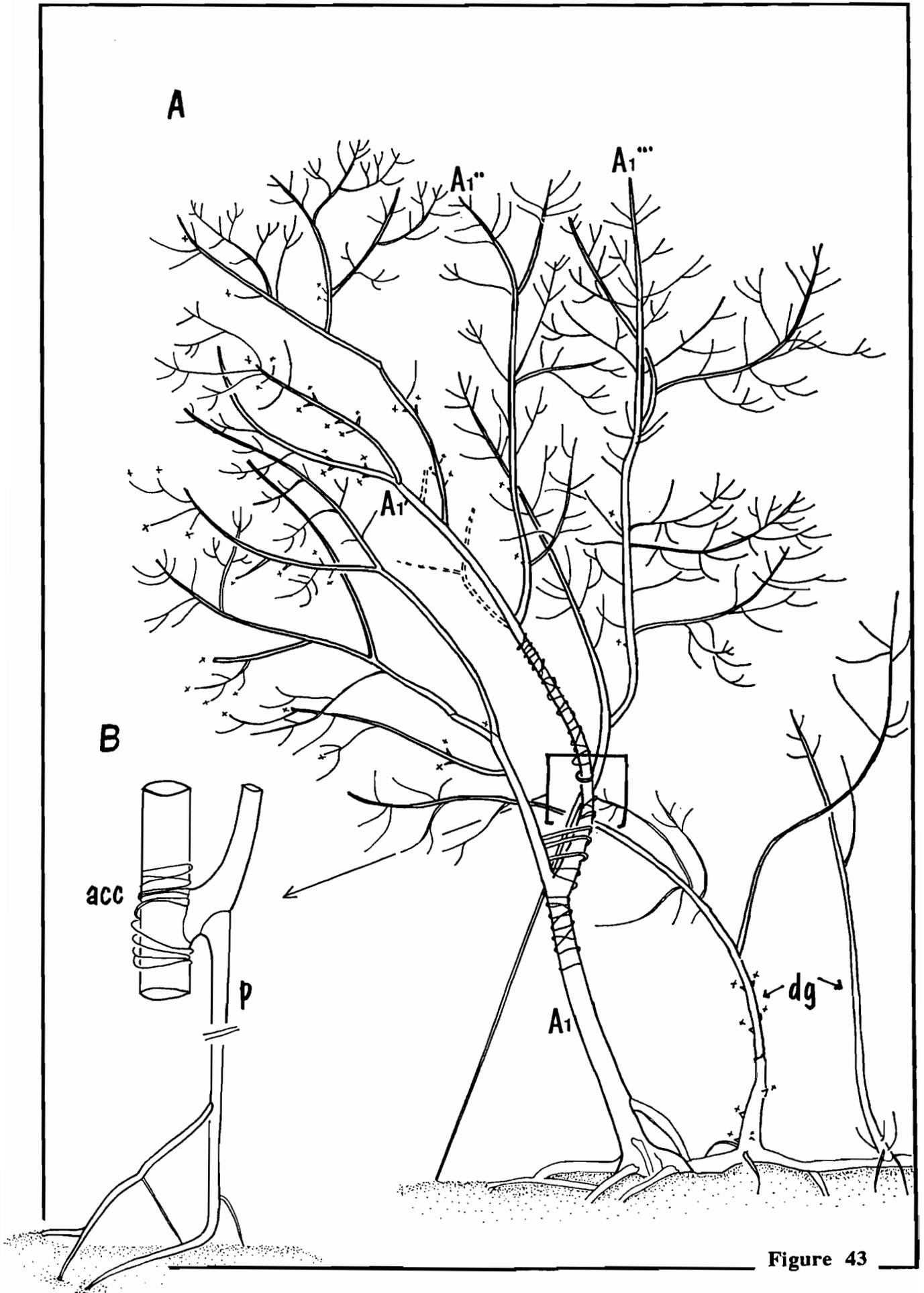


Figure 43

Les deuxièmes se forment à quelques dizaines de centimètres du sol ; ce sont des racines latérales à géotropisme positif, semblables à des racines échasses.

Les racines liées à la formation des réitérats les plus bas sont de deux types : pivotante et d'accrochage (Fig. 43 B). La racine pivotante, développée à la base de certains réitérats, est conique avec un diamètre à hauteur de poitrine de 2,5 cm qui diminue sensiblement sur son parcours vers le sol. Elle est monopodiale, à géotropisme positif, à trajectoire rectiligne, dépourvue des ramifications sur toute sa longueur sauf à proximité du sol où elle forme une fourche dont l'extrémité, ainsi que celle du pivot, suivent une trajectoire horizontale avant d'entrer dans le sol.

Les racines d'accrochage se situent à la base et dans la zone d'insertion des branches maîtresses. Ces racines, grêles et longues, ont une direction de croissance horizontale qui leur permet de faire plusieurs fois le tour du tronc du pied mère à la manière d'un héli-épiphyte. Elles s'étalent verticalement vers le haut, sur les parties libres des branches, mais aussi vers le bas, sur le tronc ayant un tropisme plutôt tactile.

#### •Le drageonnement

Les grosses racines traçantes portent de nombreux drageons à proximité du pied mère, constituant des bosquets de petits arbres (Fig. 44) qui peuvent atteindre jusqu'à une dizaine de mètres de hauteur. Ces drageons se forment également lorsque les racines ont perdu le contact avec le pied mère. Ils présentent un tronc unique (A1') monopodial, orthotrope, à ramification rythmique portant des étages de branches (A2) ramifiées jusqu'à l'ordre 3 et comparables à la structure du jeune plant. Le tronc présente des fourches sur sa partie médiane et sur ses zones des courbures. Elles constituent des ensembles ramifiés dont la structure est semblable à celle de l'axe qui les porte. Ce sont des réitérats qui proviennent de la transformation progressive de certaines branches, montrant une direction de croissance orthotrope, un allongement qui peut égaler celui du tronc et des étages des branches qui portent à leur tour des rameaux. Ces drageons développent à leur base un système racinaire qui leur est propre, composé de racines échasses et des racines d'accrochage qui s'entrecroisent et s'anastomosent abondamment.

Lorsqu'un de ces drageons s'incline et touche le sol, l'A1' montre un redressement de son extrémité (Fig. 44 A). Certaines branches hypotones, formées près de l'arcure, manifestent un développement plus important que d'autres, comparable au phénomène d'orthotropie complexe cité plus haut.

---

**Figure 43 :** *Coussapoa asperifolia* adulte en condition terrestre (Rocher de Montravel, Guyane). **A :** Vue d'ensemble d'un individu issu de graine et de deux drageons (dg) formés sur une racine traçante (A1' : branche maîtresse, A1'', A1'''...: vagues réitératives successives). **B :** Détail de la base d'un réitérat où se sont développés un pivot racinaire (p) et des racines d'accrochage (acc.).

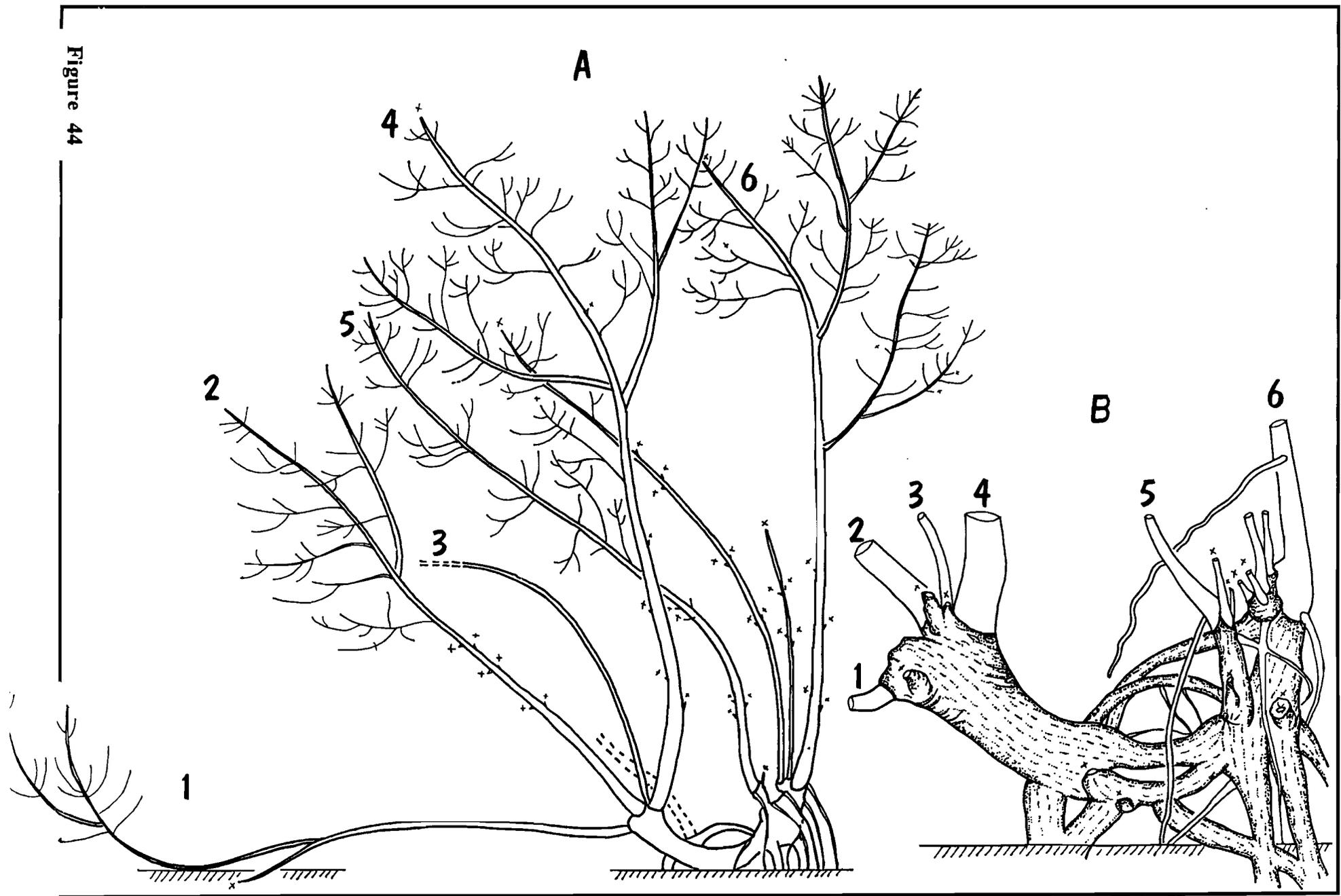


Figure 44

## L'hémi-épiphyte adulte

### •Système caulinaire

La cime adulte de *C. asperifolia* hémi-épiphyte est plus large que haute, pouvant atteindre 15 à 20 m de diamètre. Elle est constituée de plusieurs réitérats, équivalents au tronc, situés à proximité du collet et qui proviennent du développement de rejets basaux (Fig. 45 A). Ils sont monopodiaux, orthotropes, à croissance et ramification rythmiques, constitués de trois catégories d'axes. Chacun contribue à la construction d'une cime en forme d'éventail.

Au sein de cette cime se distingue un tronc dont l'épaississement est plus important que celui des réitérats basaux. C'est le premier tronc formé qui à ce stade, arrête sa croissance ; au-dessous de l'apex se développent deux branches maîtresses qui prennent le relais et dont les apex montrent la même évolution.

Les réitérats basaux ont leur tiers basal dépourvu de branches à cause d'un fort élagage. C'est sur cette partie que se forment et s'étalent de nombreuses racines adventives d'accrochage, comparables à celles décrites précédemment, longues, de petit diamètre, à direction de croissance horizontale, qui s'enroulent autour de l'axe dont elles proviennent, autour des axes voisins, ou du support. Ces racines s'anastomosent constituant un canevas qui s'étale sur 4 à 5 m. vers le haut sur la partie ramifiée des axes.

Les branches des réitérats, à direction de croissance oblique, montrent une orthotropie complexe, comparable à la construction des branches décrite plus haut pour la plante adulte en condition terrestre. Ici le phénomène est répandu sur la partie médiane des réitérats, dont l'étalement latéral est accentué, tandis que sur leur partie distale, les branches sont plus dressées, elles ont moins d'axes hypotones et l'étalement se fait en hauteur.

Les rameaux d'ordre ultime situés à la périphérie de la cime portent latéralement les inflorescences. La sexualité peut aussi se répandre à l'extrémité des branches et des A1 des réitérats.

### •Système racinaire

Le système racinaire aérien est composé d'un pivot principal massif, cylindrique, qui descend longitudinalement le long du support (Fig. 45 A). Il provient de la base du pied mère, mais nous ne pouvons pas préciser sa nature, adventive ou primaire, par manque d'information sur les tous jeunes stades. Il est fixé au support par des racines latérales, comparables à celles d'accrochage des individus terrestres, qui entourent le tronc de l'arbre support et peuvent s'anastomoser entre elles. Ce sont des axes cylindriques ne dépassant guère un centimètre de diamètre, mais très résistants à la traction. A quelques dizaines de centimètres du sol, le pivot développe des racines latérales semblables aux racines échasses. L'ensemble entre directement dans le sol sans trajectoire horizontale superficielle.

**Figure 44** : Bouquet de drageons d'une formation cotière de *Coussapoa asperifolia* (Rocher de Montravail, Guyane). **A** : Vue d'ensemble ; noter que lorsqu'un drageon se trouve à l'horizontale, le redressement de son extrémité s'effectue par la voie de l'orthotropie complexe semblable à celle des branches. **B** : Détail de la "souche", zone de grande capacité régénérative. Noter le nombre de moignons (x) correspondant aux drageons élagués et la base de ceux qui sont toujours vivants (1, 2, 3, 4, 5, 6). La formation de racines et des anastomoses vont de pair.

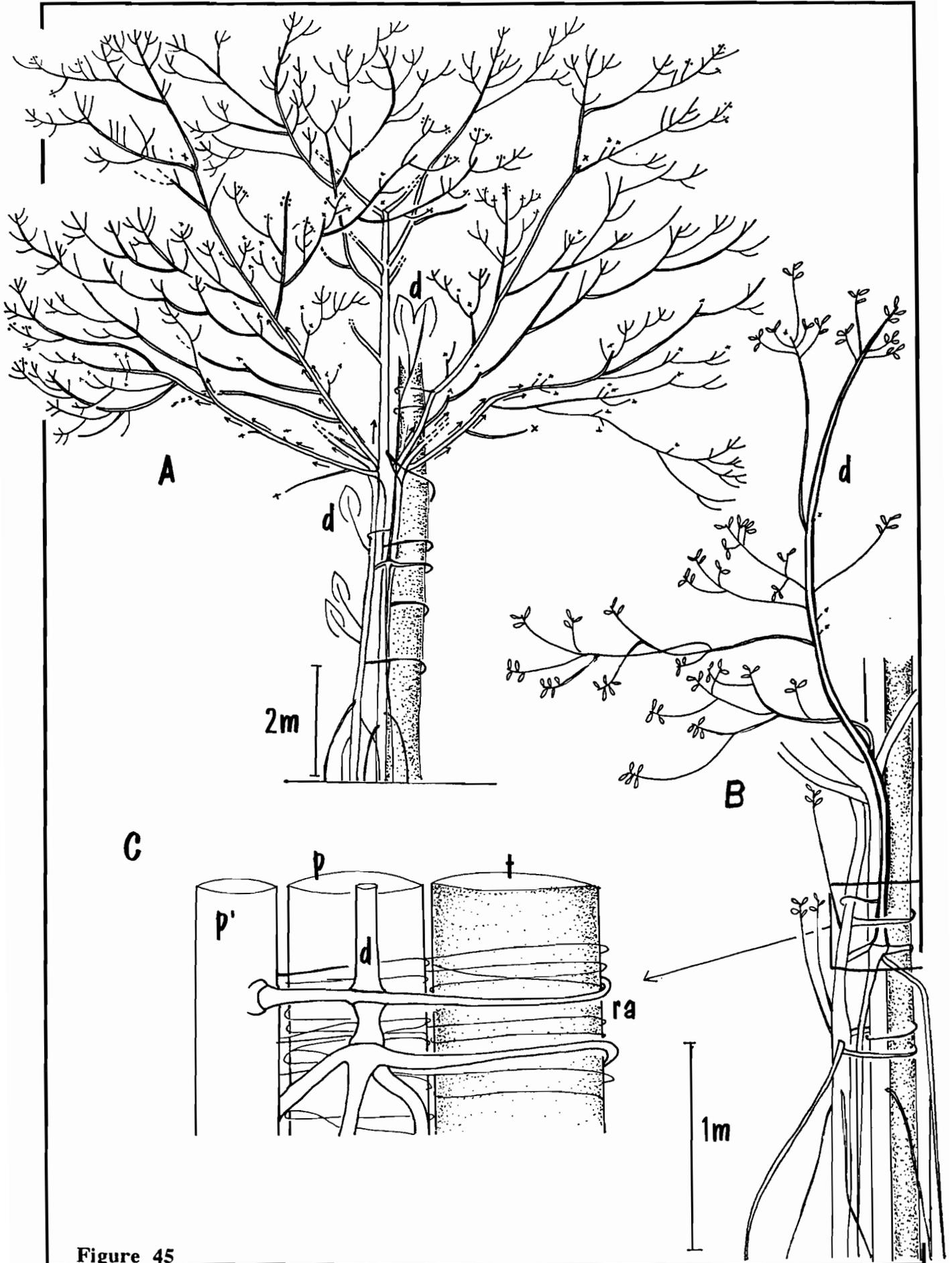


Figure 45

Parallèlement certains des rejets basaux développent des pivots adventifs à leur base (Fig. 45 B), en tout point comparables au pivot principal.

#### •Le drageonnement

Les pivots et certaines racines d'accrochage présentent des drageons à 2 ou 3 m au dessous du collet (Fig. 45 B et C). Ce sont des systèmes ramifiés caulinaires qui apparaissent tardivement à partir de bourgeons différenciés dans les tissus des racines après la mise en place de la cime. Généralement ils sont constitués par un tronc unique (A'1) monopodial et orthotrope, à ramification rythmique portant des étages de branches ramifiées jusqu'à l'ordre 3. Nous ne les avons pas trouvés au stade fertile. Leur taille, variable, peut atteindre 6 à 7 m de hauteur. Certains à leur base portent une racine pivotante adventive, comparable aux précédentes. Des racines latérales de petit diamètre, situées au niveau de leur "collet" et sur la zone de l'axe racinaire principal où ils sont insérés, entourent le tronc de l'arbre support et assurent localement l'ancrage des drageons.

### Résumé du développement de *Coussapoa asperifolia*

Compte tenu de l'information dont nous disposons sur l'architecture de *Coussapoa asperifolia*, incomplète pour les jeunes stades non ramifiés et la mise en place des premiers A2 et A3, nous présentons un résumé au lieu d'une dynamique de croissance. Il rappelle les principaux traits du développement de cette espèce.

Le jeune *C. asperifolia* présente une architecture conforme au modèle de Rauh. L'axe A1 est un tronc monopodial, orthotrope, à phyllotaxie spiralée et ramification rythmique. Les branches, disposées par étages, ont une orientation orthotrope-oblique avec leur extrémités dressées. Au début elles sont constituées d'un seul axe non ramifié, grêle et caduc, puis, plus haut sur le tronc, elles sont plus développées et mettent en place des rameaux de manière rythmique.

Dès son jeune âge cette espèce a l'aptitude à la propagation végétative par la voie du drageonnement et par la formation de rejets basaux (réitération différée).

En grandissant, l'appareil caulinaires présente de nombreuses transformations liées aux processus réitératifs. Le tronc arrête sa croissance et les branches maîtresses (réitérats) subterminales sont les responsables de la construction et de l'étalement de la cime. Nous n'avons pas d'information sur les stades plus jeunes, et nous ne savons donc pas si ces réitérats correspondent à des branches déjà mises en place. Cependant si l'on observe la formation progressive des fourches (réitérats) sur leur partie médiane et distale on constate qu'elles proviennent de la métamorphose de certaines A2,

---

**Figure 45 :** *Coussapoa asperifolia* adulte en condition héli-épiphyte. **A :** Vue d'ensemble de l'héli-épiphyte et du tronc de son support (en pointillé). Germination à environ 5 mètres du sol. L'extrémité des axes entourée de points indique les inflorescences. Les flèches centrifuges montrent l'étalement des racines adventives. **B :** Détail d'un drageon et de son propre système racinaire. **C :** Détail de la base du drageon (p : pivot principal, p' : pivot d'un réitérat, t : tronc du support, d : drageon, ra : racine d'accrochage).

matérialisée par une transformation progressive de l'orthotropie complexe vers l'orthotropie simple. Vraisemblablement les branches maîtresses présentent la même origine.

La structure de la cime est renforcée d'une part par l'émission d'une racine pivotante à la base des réitérats les plus bas, qui gagne le sol, et d'autre part, par le développement de nombreuses racines d'accrochage qui font plusieurs fois le tour du tronc du pied mère.

Par ailleurs, le drageonnement mentionné plus haut, se perpétue chez l'adulte. Il se manifeste sur les racines traçantes liées ou pas au pied mère, et les drageons développent un système racinaire associé à leur base.

Nous ne connaissons pas l'évolution ultérieure des individus terrestres (expression de la sexualité, formation des réitérats différés dans la cime, sénescence, etc. ).

*C. asperifolia* héli-épiphyte montre une structure semblable à celle décrite pour les individus terrestres sauf par son port buissonnant, car la stratégie de réitération s'exprime ici principalement de manière basale. En plus, la cime de l'héli-épiphyte adulte atteint une expansion latérale considérable par rapport aux individus terrestres. Ceci est dû à la construction des branches par l'orthotropie complexe (signalée chez les représentants terrestres) qui est ici renforcée et généralisée à toute la cime. Le système racinaire de l'héli-épiphyte est marqué par la présence d'une grosse racine pivotante dans le prolongement du tronc, fermement plaquée au support par des racines latérales d'accrochage. Un trait particulier de cette espèce, est l'ampleur de l'enracinement adventif lié aux réitérats basaux et aux drageons, qui s'ajoute au précédent. Les réitérats basaux émettent à leur base des pivots racinaires avec des nouvelles racines d'accrochage. De plus, ces dernières développent des drageons capables de former leur propre système racinaire (pivot et racines d'accrochage). En outre, tous les pivots forment à proximité du sol des racines échasses. Ainsi, l'ensemble constitue une structure très solide et un renfort considérable pour la stabilité et la survie de l'organisme.

Les deux comportements de *C. asperifolia*, héli-épiphyte et terrestre, sont fondamentalement identiques ; il y a bien une seule architecture mais avec des expressions plus ou moins importantes d'un point de vue quantitatif des phénomènes de drageonnement, de rejets et de l'orthotropie complexe, corrélés à l'enracinement.

**Coussapoa latifolia Aublet****CECROPIACEAE**

(Herbiers : JP59, JP86, JP95, JP184, JP188, JP189, JP196, JP197)

Selon Berg (1990) cette espèce des forêts humides, peut être classée dans la catégorie des arbustes ou arbres. Elle est principalement héli-épiphyte, avec une taille considérable, capable de dépasser 35 m de hauteur. Nous l'avons également rencontrée en situation terrestre où elle montre le port d'un petit arbre d'à peine quelques mètres de hauteur, dont le tronc tend à l'affaissement.

*Coussapoa latifolia* est largement répandue dans le massif forestier guyanais depuis le Surinam, en passant par la Guyane jusqu'au Maranhão, Brésil (Berg *et al.* 1990). En Guyane cette espèce héli-épiphyte présente une écologie semblable à celle de *C. angustifolia* et de *Ficus nymphaeifolia*, *F. guianensis*, *F. leiophylla*. Par ailleurs on lui a attribué un caractère pionnier, du fait qu'elle peut se maintenir en forêt, dans une trouée lumineuse, lorsqu'elle a pris naissance en situation terrestre (Caraglio, sous presse).

Par rapport aux autres espèces étudiées du même genre, *C. latifolia* présente les plus petites infrutescences : elles sont plus ou moins sphériques, de moins de 1 cm de diamètre, oranges à maturité (Sabatier 1983). Selon les échantillons de l'Herbier de Cayenne et nos propres observations, l'espèce est en fruit aux mois d'octobre-novembre de différentes années. Sa fructification semble être synchrone (Caraglio, com. pers.).

Comme chez *C. asperifolia*, la coupe longitudinale des axes des plantes ramifiés montre une moelle creuse souvent visitée par les fourmis. Contrairement à *C. angustifolia* cette espèce ne présente pas d'exsudats.

Cette espèce a fait l'objet de différentes études architecturales (Prósperi *et al.* 1995, Prósperi sous presse, Caraglio sous presse). Ce qui nous permet de présenter une description plus complète d'une espèce peu connue et dont la biologie révèle de nombreux intérêts.

Les informations sur la germination proviennent des graines mises dans des boîtes de Pétri, que nous avons installées dans les serres du Jardin Botanique de Montpellier. Après le développement du système racinaire primaire, nous avons placé les plantules sur des écorces nues sans succès postérieur, probablement en raison d'une humidité ambiante insuffisante.

**La plantule**

La germination donne naissance à un axe hypocotyle blanchâtre de 1cm de longueur qui porte à son extrémité deux cotylédons arrondis (Fig. 46 A). Dans le prolongement de cet axe se développe la racine primaire, jaunâtre et rectiligne, de 2 à 6 cm de longueur, avec l'apex arrondi et plutôt brunâtre. Lorsqu'elle touche un obstacle sa direction de croissance devient ascendante, formant

un coude. A proximité de cette arcure se développe une racine latérale séquentielle. Parallèlement, dans la zone du collet se développent une ou deux racines adventives d'une coloration plus claire, parfois plus longues que la racine primaire. Elles forment un petit cône autour de la plantule, qu'elles peuvent parfois soulever du substrat, lors de leur développement.

La plantule d'une dizaine de centimètres (Fig. 46 B) présente un axe épicotyle (A1) orthotrope, dont l'apex est protégé par un capuchon stipulaire vert de 2 à 3 cm de longueur. Il est constitué d'entre-noeuds de taille croissante ; les premiers ont seulement quelques millimètres tandis que les autres atteignent plus d'un centimètre de longueur. Dans la partie distale, ils portent des feuilles à phyllotaxie alterne spiralée. Les feuilles, de forme ovale à arrondie, de 10 à 30 cm de longueur, sont coriaces et luisantes, souvent gaufrées. La nervure principale et 5 paires de nervures secondaires, saillantes seulement sur la face inférieure du limbe, sont les plus visibles.

Le collet lignifié présente un renflement autour duquel s'organise un système racinaire adventif ayant un développement plus puissant que la racine primaire. En effet, celle-ci a une vie courte, atteint une dizaine de centimètres de longueur avec une croissance orthotrope, double son diamètre, se lignifie puis meurt. Dans sa partie subterminale se développe un relais (A1') de quelques centimètres de longueur, monopodial et à croissance verticale. Il présente une ramification diffuse sur toute sa longueur, qui donne naissance à des racines grêles mais ligneuses, courtes, monopodiales et plagiotropes (A2). Celles-ci portent des petites racines (A3 et A4) agéotropes, non lignifiées qui ont probablement une fonction d'exploitation.

Le système racinaire adventif se forme dans la partie renflée du collet et à proximité de la base de la racine primaire. Il est constitué de nombreuses racines latérales, rayonnant autour de la plantule sur une cinquantaine de centimètres, qui sont de deux types : racines d'exploration et d'exploitation.

Les premières, sont monopodiales, à géotropisme positif et trajectoire rectiligne. Une d'entre elles, l'A1, a un développement plus important que les autres, un plus gros diamètre, plus longue et peu ou pas ramifiée. Cette racine pivotante explore au-delà du site de germination, en longeant le support d'une manière superficielle et libre (racine d'exploration). Près de son point d'insertion elle forme une racine à développement immédiat (A1') dont les caractéristiques sont comparables à celles du jeune pivot.

Le deuxième type (que nous appellerons A2) sont monopodiales, fines mais ligneuses, très ramifiées, sans orientation de croissance définie et avec une trajectoire irrégulière. Elles entrent dans les fissures de l'écorce du support auquel elles sont plaquées fermement et assurent les besoins

---

**Figure 46** : Jeunes stades de *Coussapoa latifolia*. A : La germination (co : cotylédons, ra : racine primaire, adv : racine adventive, col : collet). B : La plantule et son système racinaire lors de la phase d'installation sur son support (A1 : tige et racine primaire, A2, A3, A4 : différents ordres de racines latérales, A1' : racine principale remplaçant la racine primaire).

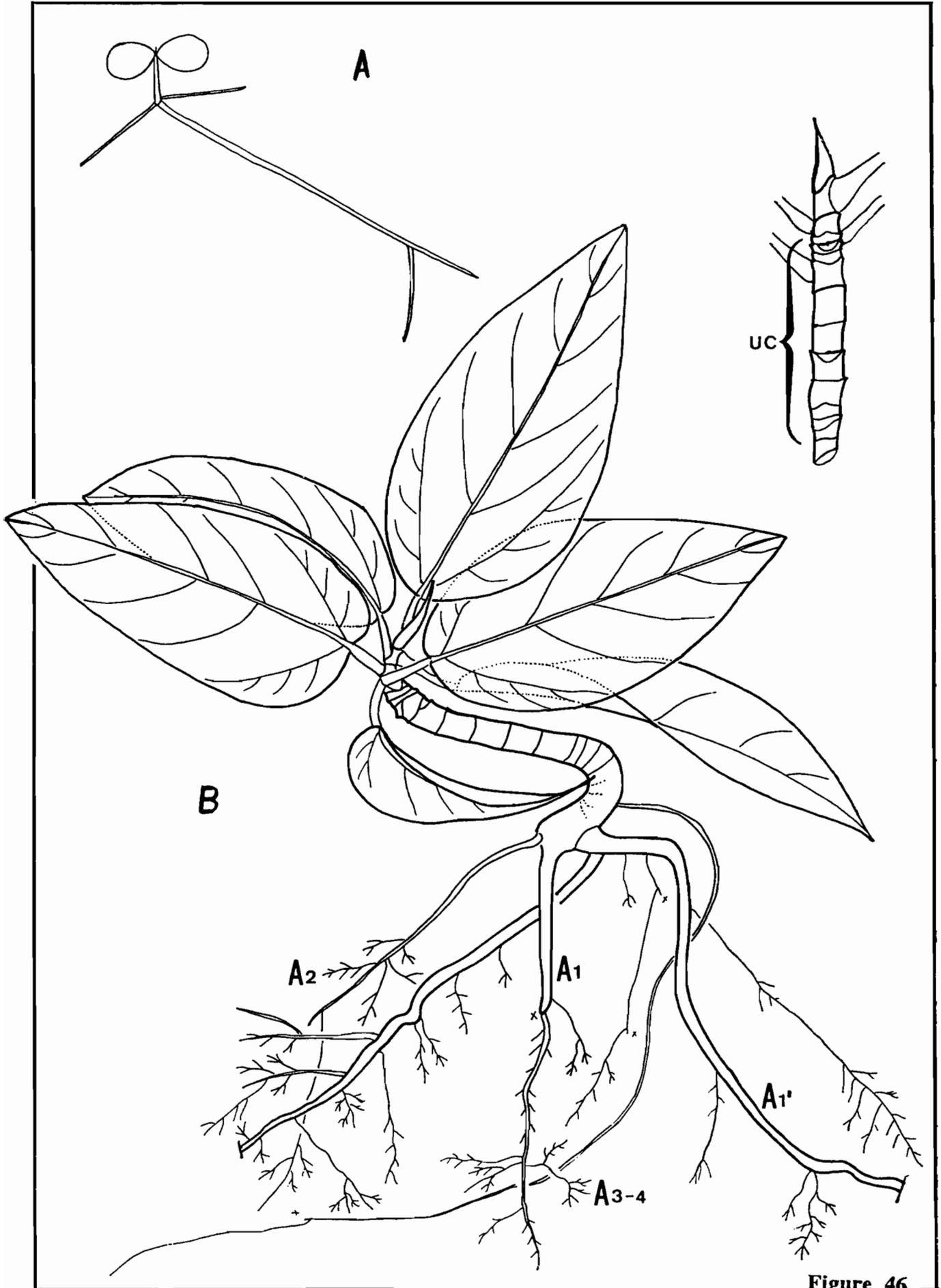


Figure 46

nutritionnels et la fixation de la plantule. Leur ramification, plus profuse sur leur moitié distale, donne naissance à de racines courtes, non ramifiées, semblables aux A3 et A4 cités précédemment.

## La jeune plante

### •Appareil caulinaire

La jeune plante différencie rapidement les organes de son unité architecturale, formée de quatre catégories d'axes (Tab. , Fig. 47 B). Le tronc (A1) est monopodial, orthotrope, à phyllotaxie alterne spiralée (2/5) et à croissance rythmique. Il est constitué d'unités de croissance séparées par des séries d'entre-noeuds courts sans écailles. Sa ramification, différée et rythmique donne naissance à des étages de branches situés dans la partie apicale de chaque unité de croissance (acrotonie).

Les branches (axes A2) sont monopodiales à phyllotaxie spiralée et à croissance rythmique. Elles sont orthotropes avec un angle d'insertion d'environ 45°. Leur croissance en épaisseur est faible par rapport à celle du tronc et décroît vers l'apex. Certaines branches basses ont un caractère pérenne tandis que les plus apicales sont caduques. La ramification, différée et rythmique, est acrotone : chaque unité de croissance porte un étage de trois à quatre rameaux (axes A3) disposés radialement autour de l'axe 2.

Les rameaux A3 sont des axes agéotropes, cylindriques, à faible croissance secondaire. Ils portent les plus petits rameaux du système caulinaire, les A4 non ramifiés. Ces deux ordres d'axes constituent des ensembles ramifiés à croissance limitée. Les A3 peuvent atteindre 50 cm de longueur avant de tomber tandis que les A4, plus courts, assurent l'essentiel de la fonction assimilatrice et la fonction reproductrice. Les inflorescences de cet arbre dioïque sont portées en position latérale principalement par les axes A3 et A4 mais peuvent éventuellement se trouver sur la partie distale des A2.

Certains individus à ce stade, développent un rejet à partir de la zone du collet. La taille et le moment d'apparition sont variables, mais toujours différés. Nous avons rencontré de jeunes plants ayant mis en place seulement quelques A2 et portant un rejet basal non ramifié. Lorsque l'organisme atteint l'unité architecturale, le rejet basal comporte déjà des étages de branches monopodiales à croissance et ramification rythmiques. Ces branches portent des axes A3 disposés par étages ; leur durée de vie est courte et ils portent la plupart des feuilles. Ces rejets constituent des réitérats totaux, qui n'ont pas encore atteint le quatrième ordre de ramification ni la maturité sexuelle. A leur base se

---

**Figure 47 :** *Coussapoa latifolia* au stade de l'unité architecturale. **A :** Position générale de l'hémi-épiphyte sur son arbre hôte. Remarquer l'abondance de drageons (drag) émis par le pivot racinaire (A1). **B :** Détail du système caulinaire (A1 : tronc, A2 : branches, A3-A4 : rameaux, A1' : rejet basal, réitérat total). **C :** Détail d'un rameau fertile (mâle) d'après Caraglio. **D :** Détail d'une racine d'accrochage (acc.) en formation à partir du pivot, à environ 3 m. du sol.

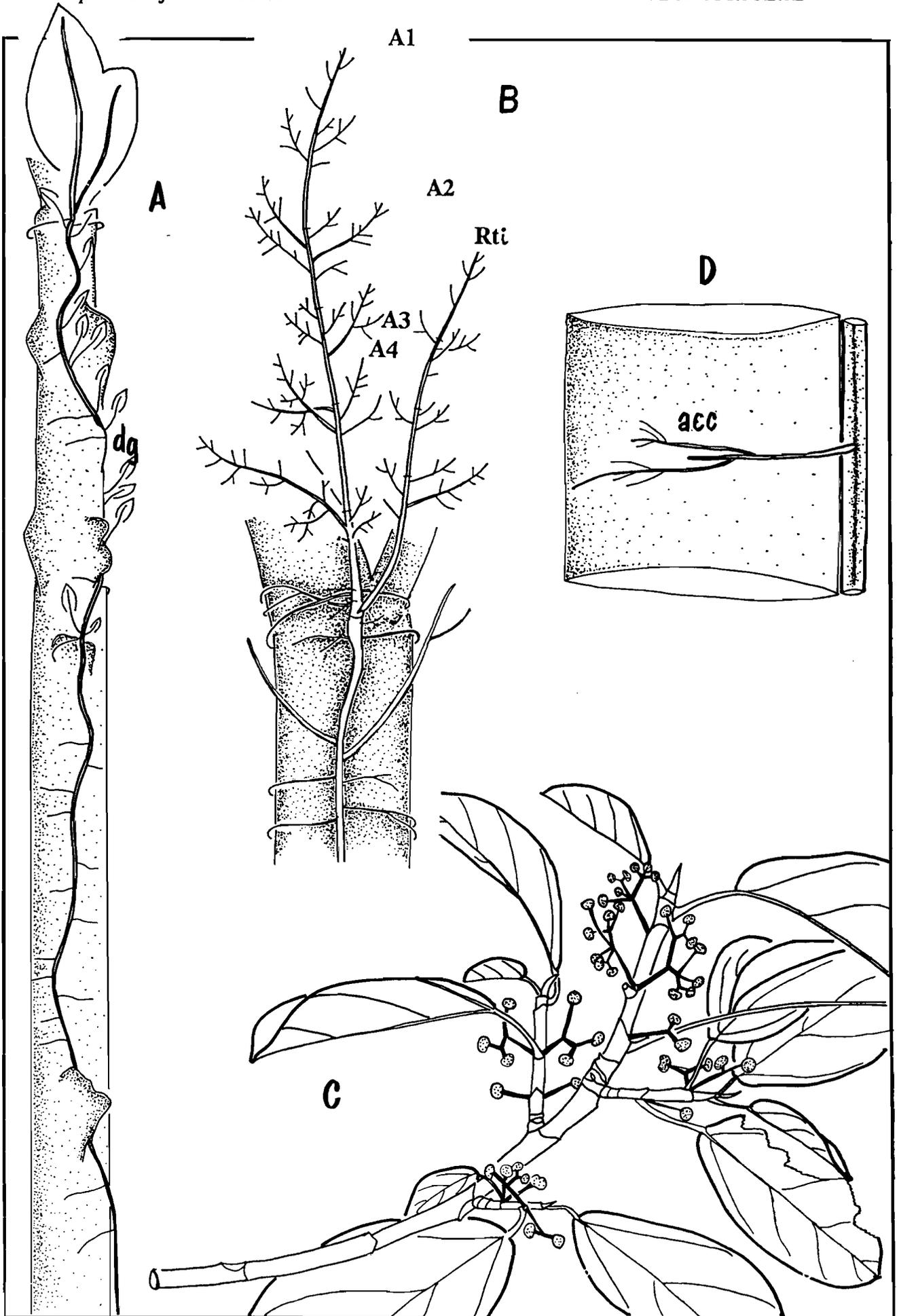


Figure 47

développent quelques fines racines d'accrochage.

#### •Appareil racinaire

A ce stade le système racinaire aérien du jeune *C. latifolia* atteint le sol. Il présente un seul pivot (A1) qui descend le long du tronc du support (Fig. 47 A) tandis que les autres racines d'exploration, présentes au stade précédent, restent confinées à la zone du collet. Le pivot est monopodial et à section cylindrique, sa durée de vie est indéfinie et sa longueur dépend du site de germination, donc de la distance qui le sépare du sol, où il entre sans parcours superficiel. Cette racine est le résultat du développement de la racine adventive formée sur le collet renflé de la plantule, qui a remplacé la racine primaire. Il présente sur toute sa longueur une sorte de crête ou rebord dorsal, à l'opposé du côté où l'axe est en contact avec le support et c'est à partir de lui, que les racines latérales, A2, sont émises (Fig. 47 C).

Les racines latérales à rôle d'ancrage (A2) sont très nombreuses au niveau du collet et tout le long du pivot. Elles sont monopodiales, longues mais très fines, avec une direction de croissance horizontale, qui leur permet d'encercler le tronc ou les branches du support auquel elles restent plaquées. A ce stade seules celles du collet sont les plus développées et ramifiées mais nous ne les avons pas étudiées en détail. Les autres, portent à leur extrémité, de racines courtes de nutrition et ne font pas encore le tour du support.

#### Le drageonnement

Sur le pivot se développent de nombreux drageons. On peut trouver de 13 à 15 drageons sur une longueur de pivot de 4 à 5 mètres (Fig. 47 A). Généralement ils se développent à proximité les uns des autres. A ce stade ils ont une tige (A1) monopodiale, constituée d'une à trois unités de croissance entièrement feuillées et les premières ramifications commencent à se former (Fig. 47 B). Le drageon le plus proche du collet est le premier à développer un rameau latéral A2. Certains émettent des racines pivotantes et d'accrochage à leur base.

### La plante adulte

#### •Appareil caulinaire

La cime de *Coussapoa latifolia* adulte atteint de trois à une dizaine de mètres de hauteur. Dans le premier cas elle occupe souvent la base de la couronne de l'arbre hôte tandis que quand elle exprime sa taille maximale elle surcime son support. Dans tous les cas elle présente une structure "compartimentée" qui s'entremêle avec la couronne du support (Fig. 48), ce qui résulte de la

---

**Figure 48** : *Coussapoa latifolia* adulte. **A** : L'hémi-épiphyte montrant l'occupation graduelle de la cime de son hôte (en pointillé). Les processus réitératifs sont à l'origine de la construction de la cime et des drageons portés par le pivot racinaire. **B** : Le système racinaire de l'hémi-épiphyte adulte à proximité du sol (A1 : pivot principal, A1' : pivots supplémentaires, acc : racines d'accrochage).

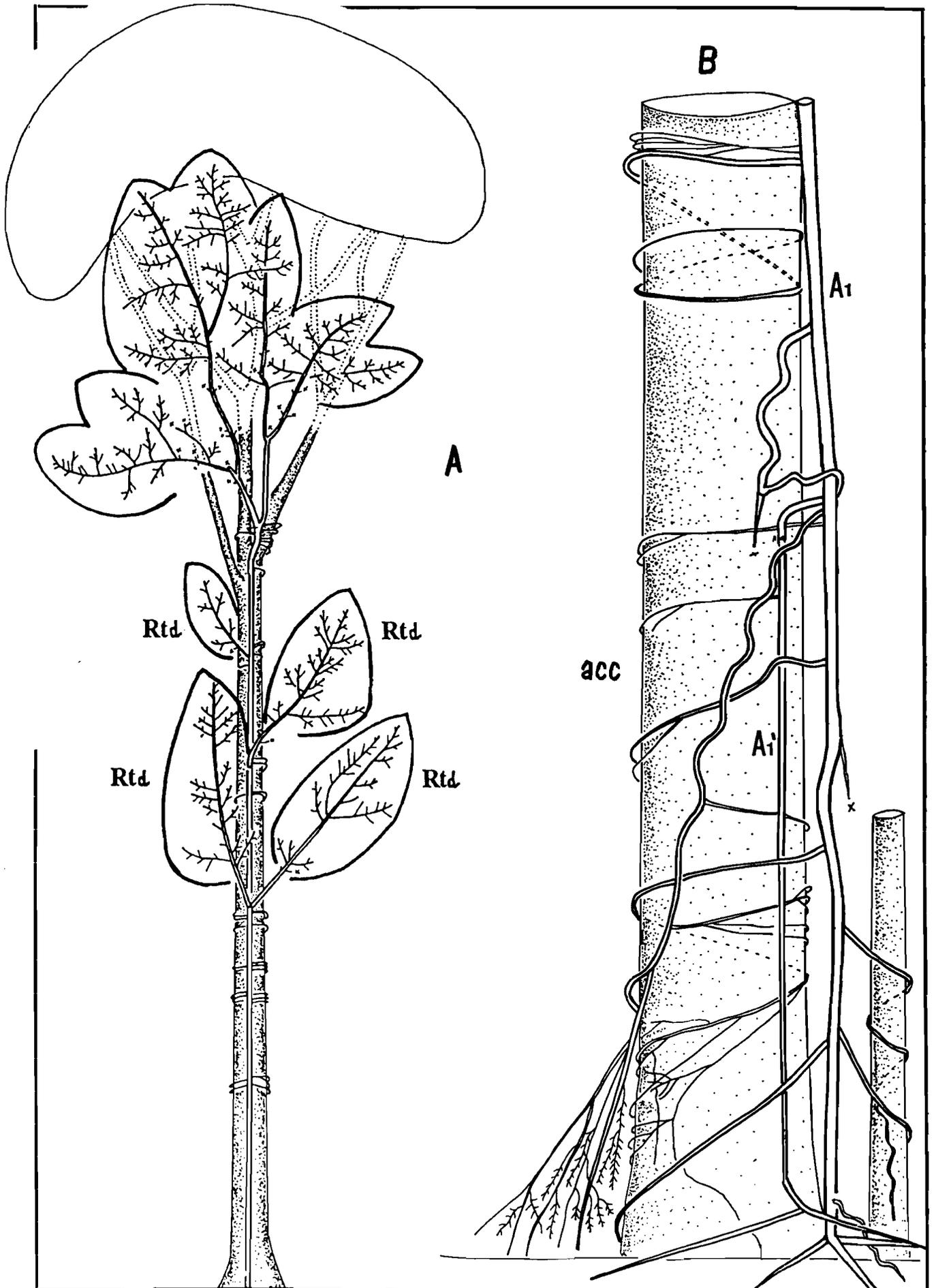


Figure 48

formation de plusieurs réitérats, équivalents au tronc, situés à l'extrémité de l'A1, et chez certains individus, des réitérats basaux (rejets) se formant à proximité du collet.

Chez l'adulte la croissance du tronc et des réitérats basaux s'arrête suite à la mort de leur apex et généralement deux branches maîtresses (réitérats) formées dans leur partie subterminale prennent le relais (Fig. 48 A). Elles sont constituées d'un tronc (A1') monopodial, orthotrope, à croissance et ramification rythmiques. On distingue plusieurs cicatrices de rameaux élagués sur son tiers basal et des étages des branches sur les deux tiers distaux. Ces branches, A2, sont monopodiales, orthotropes, à croissance et ramification rythmiques. Leur orientation de croissance est oblique et les extrémités des axes, sont sensiblement dressées. Elles développent des axes plus petits, A3 et A4 disposés par étages, qui portent la plupart des feuilles ; ceux qui se trouvent à la base de certains A2 basaux sont fertiles. Les inflorescences se développent fréquemment sur des rameaux dont l'apex est mort.

Chacune de ces branches maîtresses, forme un petit houppier (réitérat) dense et bien individualisé. Certaines portent à leur base des racines latérales d'accrochage, au moyen desquelles, elles passent entre les branches maîtresses de la cime de l'hôte. Certaines montrent un affaissement et rayonnent autour de l'endroit où elles sont initiées, d'autres sont concurrents du tronc qui les porte et explorent en hauteur.

Le réitérat formé à proximité du collet provient du développement d'un rejet basal de la jeune plante. Il comporte un tronc (A1') avec plusieurs cicatrices de rameaux élagués. A son extrémité se développent deux branches maîtresses, est constituées de quatre catégories d'axes comparables à celles que nous venons de présenter. Comme les précédentes, elles se plaquent au support par des racines d'accrochage formées à leur base.

Lorsque la cime a formé ses premiers réitérats, le tronc et les réitérats basaux ont un fort élagage et sont relativement courts par rapport aux branches maîtresses. Ces dernières, par contre, sont très longues et portent l'essentiel des axes d'ordre ultime. Ceci jusqu'à un seuil qui varie selon les individus et se trouve probablement modulé par les conditions du milieu, au-delà duquel les fourches successives sont de nouveau de plus en plus rapprochées et courtes. Les structures portées par ces fourches ultimes, situées en haut de la cime, ont 4 ordres de ramification. Ces structures sont comparables à de jeunes plants, avec une organisation plus condensée ; ce sont des réitérats totaux dont nous ne connaissons pas le stade fertile.

#### •Appareil racinaire

Le système racinaire (Fig. 48 B) est composé d'un pivot cylindrique d'environ huit centimètres de diamètre qui descend le long du support, où y est fixé par des étages régulièrement espacés de racines latérales qui entourent le tronc. A environ 4 ou 5 mètres du sol, le pivot émet plusieurs pivots supplémentaires (A1' : réitérats totaux). Ceux qui sont enracinés au sol sont tendus tandis que ceux qui ne le sont pas ont une trajectoire en tire-bouchon. Au niveau du sol le pivot

principal et ses réitérats forment plusieurs racines latérales qui y pénètrent après un court parcours superficiel.

Les racines latérales d'accrochage, comme chez le jeune plant, sont des axes plagiotropes, cylindriques, ne dépassant guère un centimètre de diamètre, mais très résistants à la traction. Elles sont ramifiées à leur extrémité. On y distingue trois types de racines. Celles longues, plagiotropes et peu ramifiées, qui dépassent vite l'axe qui les a générés complétant ainsi l'encerclement du tronc du support ; les racines courtes, agéotropes et très ramifiées d'exploitation qui assurent une nutrition localisée ; des racines longues à géotropisme positif, avec des apex blanchâtre très longs (environ 20 cm) et ramifiées à leur extrémité qui font une exploration vers le sol (pivots). Les anastomoses sont rares, présentes chez les très gros individus et elles concernent seulement les racines d'accrochage.

Ces racines d'accrochage se développent non seulement sur le pivot racinaire mais aussi sur le tronc et sur la partie basale des réitérats, permettant à l'organisme de progresser au sein de la structure du support. Caraglio (sous presse) précise que "...dans des zones plus lumineuses (trouée dans le houppier de l'hôte), l'axe plaqué se ramifie et développe un point d'accrochage racinaire associé à un renflement de l'axe".

#### •Le drageonnement et le marcottage

Le pivot présente des drageons çà et là sur toute sa longueur, parfois jusqu'à proximité du sol. Ce sont des systèmes ramifiés caulinaires qui apparaissent tardivement à partir de bourgeons différenciés dans les tissus de la racine principale. Généralement leur formation entraîne un renflement localisé sur le pivot, comparable au phénomène que nous venons d'indiquer plus haut. Ces drageons sont constitués d'un tronc unique (A'1) monopodial et orthotrope, à ramification rythmique portant des étages de branches ramifiées jusqu'à l'ordre 4, en tout point conforme à l'unité architecturale de l'espèce. Leur taille est variable mais ils peuvent atteindre 5 à 6 mètres de hauteur. Dans certains cas, le diamètre de leur tronc peut être égal à celui de la racine-pivot. Des racines latérales de petit diamètre sont situées à leur base et sur la zone de l'axe racinaire principal où ils sont insérés. Elles entourent le tronc de l'arbre support et assurent localement l'ancrage des drageons. La capacité au drageonnement s'exprime aussi sur des racines latérales souterraines, parfois très éloignées du pied mère (à une dizaine de mètres). Les drageons qui en résultent ont une structure comparable à celle du jeune plant présenté précédemment.

Un autre aspect à signaler est la capacité naturelle de cette espèce à la propagation végétative par la voie du marcottage. La chute ou l'affaissement d'un individu ou d'une partie de la cime, conduit à la formation de marcottes. Nous les avons repérées sans les étudier en détail.

## Dynamique de croissance de *Coussapoa latifolia*

*Coussapoa latifolia* commence sa vie en déployant les cotylédons sur un court axe hypocotyle, alors que sa racine primaire forme des racines latérales et que le collet développe des racines adventives. Pendant sa phase d'installation (Fig. 49 A) dans les dépressions des troncs et dans les fourches des arbres, la jeune tige reste réduite à un axe monopodial orthotrope unique non ramifié. La taille très courte de ses entre-noeuds suggère que la croissance est très lente.

En ce qui concerne le système racinaire, le fait le plus marquant est le remplacement du système primaire par un système racinaire adventif très puissant qui prend naissance sur le collet épaissi et lignifié ; il assure les fonctions vitales de la plantule : la fixation au support par de fines racines latérales, la nutrition par un ensemble de racines courtes et l'exploration au travers d'une ou deux longues racines pivotantes.

Lorsque le développement se poursuit l'appareil caulinaire établit son unité architecturale (Fig. 49 B) autour d'un tronc principal et dominant, portant des étages de branches ramifiées sur presque toute sa longueur. Le jeune plant a également la capacité de développer de manière séquentielle des rejets à partir de la région du collet, moins différenciés que le pied mère, mais ayant néanmoins une croissance en longueur et en épaisseur importantes.

Parallèlement une racine pivotante longe le tronc de l'arbre hôte. Son exploration vers le sol entraîne aussi la formation de nombreuses racines d'accrochage qui lui permettent de se fixer fermement au support. C'est à ce stade que la réitération différée intervient au travers du développement de drageons le long du pivot. Cette modalité réitérative joue un rôle important dans l'occupation du milieu, en permettant d'explorer de nouveaux espaces éloignés du point de germination initial.

En grandissant la cime de *C. latifolia* montre plusieurs changements (Fig. 49 C). D'une part le tronc finit par arrêter sa croissance et il est graduellement remplacé par le développement des branches maîtresses. D'autre part, les rejets basaux, manifestant la même évolution que le pied mère, marquent la basitonie de l'espèce. Certaines branches maîtresses gagnent de la hauteur tandis que d'autres rayonnent autour du point d'installation de l'hémi-épiphyte. Parallèlement, les drageons poursuivent leur croissance, atteignant le stade d'unité architecturale.

Chez les grands hémi-épiphytes (Fig. 49 D), la charpente caulinaire est un vaste système de fourches, dont chaque élément est un monopode qui résulte des différentes vagues réitératives. Au moyen de la réitération et de l'enracinement adventif, cette espèce arrive à "traverser" la couronne du support, d'abord par la production de longues branches maîtresses fixées au support par des racines d'accrochage, puis, lorsque ces réitérats gagnent une trouée lumineuse dans le houppier de la cime de

---

**Figure 49** : Séquence de développement de *Coussapoa latifolia*. **A** : La plantule épiphyte et l'hémi-épiphyte au stade de l'unité architecturale. **B** : La manifestation de la métamorphose de branches basses. **C** : L'expression généralisée de la réitération chez l'adulte dans la construction de la cime. **D** : L'expression maximale d'un grand hémi-épiphyte devenu colonie ; l'occupation de l'espace concerne non seulement la canopée mais aussi le milieu terrestre environnant par l'intermédiaire du drageonnement et du marcottage.

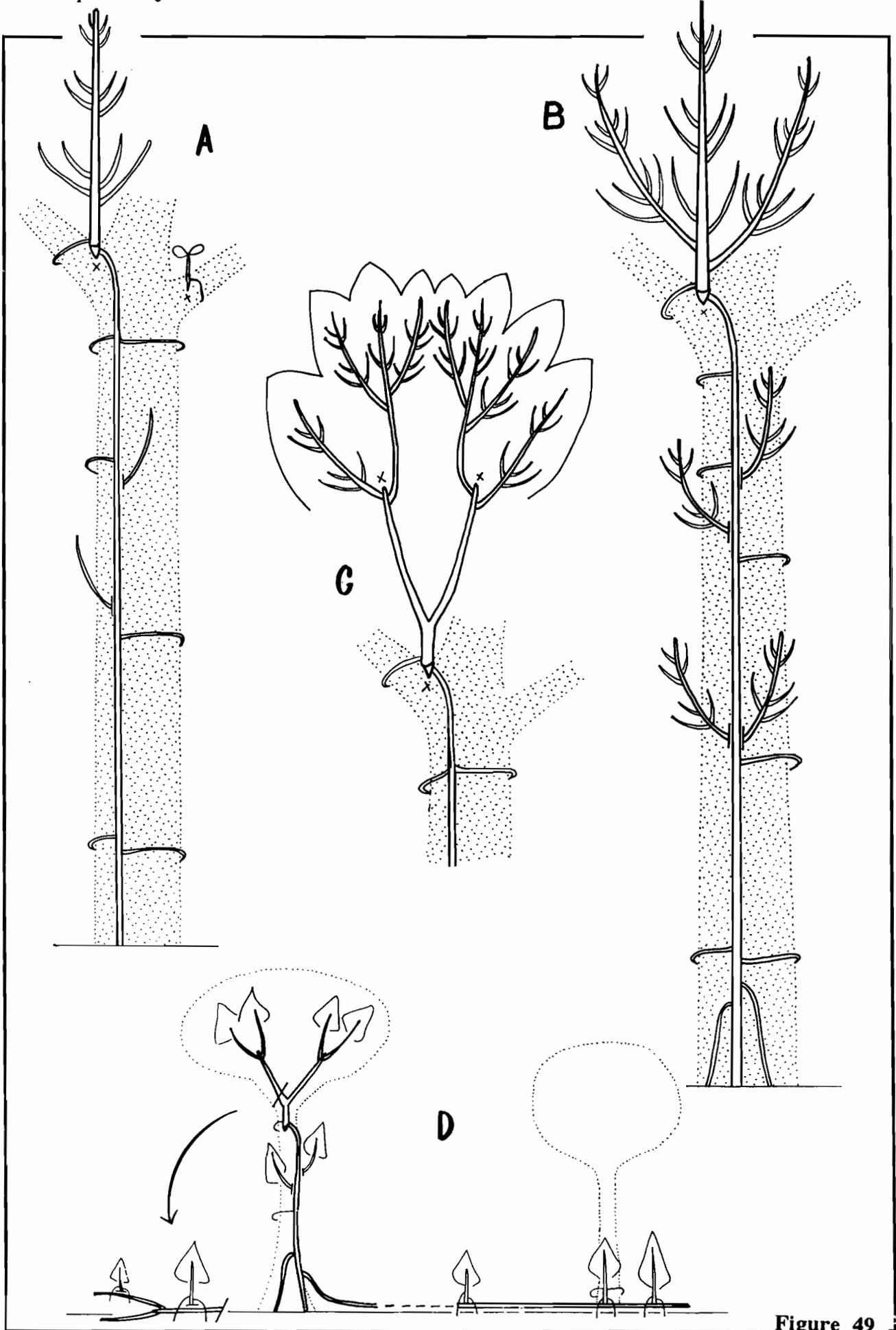


Figure 49

l'hôte, ils deviennent progressivement de plus en plus petits portant vers la périphérie les différents types de rameaux qui assurent les fonctions photosynthétique et reproductrice.

Le développement du système racinaire est également marqué par les processus réitératifs qui conduisent à la formation des pivots supplémentaires. Par ailleurs les racines au sol ont aussi la capacité de drageonner.



Drageon (dg) formé sur le pivot d'un *Coussapoa latifolia* Aublet à St. Elie, Guyane.

## A propos du genre *Clusia* L.

Le genre *Clusia*\* a donné son nom à la famille des Clusiaceae, anciennement appelée Guttifères à cause de la "gomme-gutte" jaune, orange ou blanche, sécrétée par tous les organes de la plante lorsqu'ils sont entaillés et même formée spontanément sur les fleurs. Selon Serier (1986) cet exsudat pourrait être de même nature que celui des Sapotaceae\*\*, mise à part sa composante lui donnant souvent une couleur jaune ou orange et sa viscosité élevée. Un même individu peut avoir différentes couleurs de gutte (par exemple au niveau des racines, elle peut être jaune dans l'écorce et orange dans la moelle ; chez d'autres espèces elle peut être jaune au niveau des axes, des feuilles et du péricarpe et blanche à l'intérieur des loges du fruit). La gutte de certaines espèces comme *Clusia rosea*, *C. grandiflora*, *C. minor*, a été utilisée pour calfater les navires, pour l'encollage de papiers et pour des utilisations très variées dans la médecine populaire (Baillon 1877, D'Arcy 1980, Hoyos 1992).

### •Répartition géographique

*Clusia*, à une large distribution tropicale et subtropicale depuis le Mexique jusqu'au Paraguay (Fig. 50), étant essentiellement néotropicale\*\*\* (Baillon 1877, Maguire 1961, Maguire et Wurdack 1958, 1961, Fournet 1978, Steyermark et Huber 1978, Seetharam 1985, Todzia 1986, Gentry 1986, Wolf 1993). Son abondance dans certains endroits justifie les dénominations de "forêts à *Clusia*" (en Guadeloupe, aussi en Guyane, Crique Voltaire, Hallé com. pers), le nom d'un Parc National ("Cerro Copey" ce dernier étant le nom vernaculaire de *Clusia*, Vénézuéla), fourré de *Clusia* (Inselbergs, Guyane). Selon les auteurs, le genre comporte de 100 (D'Arcy 1980) à 150-200 espèces (Cronquist 1968, Willis 1973, Seetharam 1985).

### •Ecologie et formes de croissance

Les représentants du genre *Clusia* sont généralement des plantes héliophiles, qui occupent une grande diversité de milieux : des forêts primaires aux formations secondaires, du niveau de la mer à la montagne (> 2000 m), de la canopée à la roche nue. Les formes de croissance sont variées et leur plasticité physiologique a été souvent liée à l'adaptation aux conditions xériques (Sarhou 1992, Lüttge et al. 1993).

Dans ce genre on trouve des arbres de moyenne à grande taille (20 à 30m), des arbustes, souvent héli-épiphytes avec des racines aériennes et parfois des formes grimpantes (Maguire et Wurdack 1958, Eyma 1932, D'Arcy 1980).

\* Le nom du genre a été donné par Linné en hommage au botaniste Charles de L'Ecluse, *Clusius* en latin (Hoyos 1992).

\*\* Polysomère de l'isoprène *trans* (Serier 1986).

\*\*\* Eyma (1932) et Willis (1973) citent deux espèces pour la Nouvelle Calédonie et une pour Madagascar.

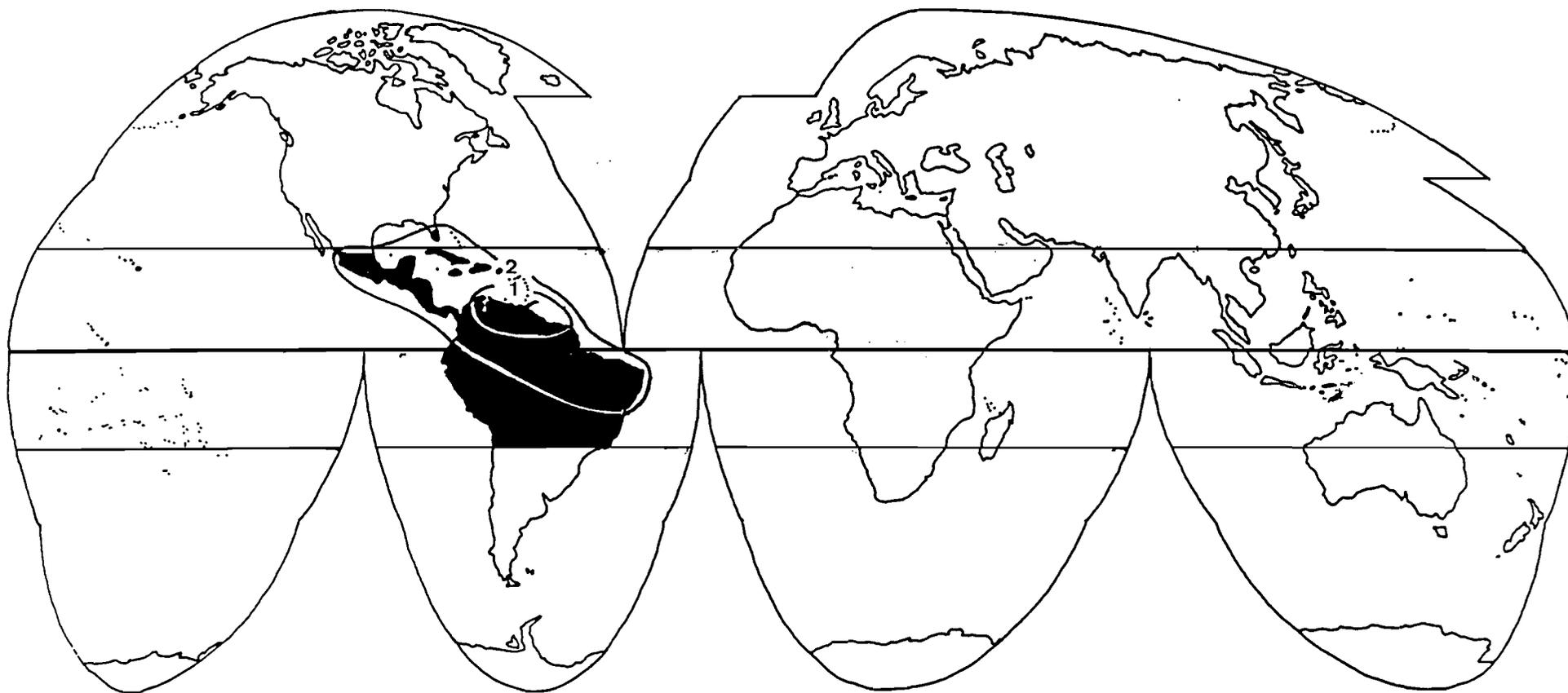


Figure 50 : Aire de répartition du genre *Clusia* et des espèces étudiées. 1 : *Clusia cuneata* Benth. 2 : *Clusia rosea* Jacq.

*Clusia* sous sa forme terrestre est déjà cité dans les récits de voyage de Humboldt et Bonpland (1807) : ".. à environ 3500m de hauteur cesse presque toute végétation en arbres ; mais à cette élévation les arbustes deviennent d'autant plus communs. Certaines plantes caractérisent la végétation des plateaux de Quito comme le *Clusia* à quatre anthères."

Les représentants terrestres sont également abondants dans les savanes en général, sur les "savanes-roche" et dans la forêt basse de transition qui les entoure (de Granville 1978, Sarthou 1992). Ils colonisent aisément les sites ouverts, bien exposés et souvent appauvris ou instables, comme les pistes forestières, les talus routiers, les berges des rivières, les zones défrichées.

Les *Clusia* héli-épiphytes, reconnus depuis longtemps (voir Schimper 1888, Chapitre I), se trouvent dans la canopée des forêts denses humides de plaine, mais aussi dans les forêts de montagne et du piémont entre 400 et 2000 m.s.m. (Escala et al. 1993).

Oldeman (1972) dans son analyse de l'architecture de la forêt guyanaise, cite le genre *Clusia*, sous différentes dénominations "épiphytes arborescentes ou arbustifs", comme exemple d'une localisation particulière (groupe dont le développement débute dans la canopée) dans la stratification forestière.

#### •Caractères sexuels

Le genre *Clusia* est dioïque, avec des fleurs terminales solitaires ou en cymes, remarquables, généralement grandes, colorées (rouge, violet, rose...) et d'un parfum doux sucré. Les fruits charnus ou coriaces, lors de la déhiscence, effectuée souvent sur l'arbre, s'ouvrent en forme d'étoile et laissent voir au centre, une columelle chargée de graines à arille orange ou rouge. Sabatier (1983) en analysant les fruits de *Clusia grandiflora* et les mécanismes de déhiscence en conclut que les forces responsables de ce mouvement ont pour origine la turgescence du parenchyme interne du fruit.

La capacité germinative des différentes espèces de *Clusia* reste assez mal connue. Nous ne connaissons pas d'études concernant cet aspect. Nous avons utilisé les mêmes conditions que pour *Ficus* et *Coussapoa*, cependant nos tests de germination effectués pour *Clusia*, à partir des graines des fruits tombés au sol, ont tous été négatifs.

#### •Caractères végétatifs

Outre les caractères sexuels et l'exsudat caractéristiques, on reconnaît les *Clusia* à l'absence de stipule et par l'aspect de la région apicale des axes : les jeunes feuilles opposées sont étroitement accolées l'une à l'autre et la base élargie des pétioles ménage une cavité qui enferme les ébauches de la paire de feuilles suivantes.

Les feuilles sont opposées-decussées ; adultes elles sont coriaces et luisantes, avec une seule nervure médiane visible et saillante et de nombreuses nervures secondaires parallèles, incluses dans un limbe épais. Autrefois, aux Antilles, on marquait les grandes feuilles de *C. rosea*, avec des numéros et des dessins pour s'en servir de cartes à jouer ; on l'appelait "arbre autographe" (Neal, 1965). En raison de leur aspect résistant, de la luisance du feuillage, associée à la beauté de ses fleurs et fruits, certaines espèces sont utilisées, en Guyane et au Vénézuéla, comme plante d'ornement dans

des jardins privés aussi bien que sur la voie publique. D'ailleurs il existe des variétés horticoles comme *Clusia rosea* "aureo-variegata" et "marginata" dont la couleur de feuilles varie du vert foncé au jaune brillant (Byrd Graf 1978). Le bouturage de certaines espèces a été également conseillé dans la reforestation des ravins et des pentes dont les sols sont pauvres (Hoyos 1992).

•Adaptation à la sécheresse

Depuis les années quatre-vingt, le genre suscite un intérêt considérable dû à la présence du système CAM. Les espèces ayant un métabolisme CAM\* , ouvrent leurs stomates durant la nuit, lorsque les demandes d'évapotranspiration sont moindres, ainsi elles perdent moins d'eau pendant l'assimilation de CO<sub>2</sub> que les autres. Ce type de métabolisme est connu chez certaines plantes, telles les cactées, la plupart des Orchidées et Broméliacées épiphytes (Winter et al. 1983, Benzing 1984...) comme une adaptation aux conditions arides et au stress hydrique. *Clusia* a été le premier exemple, parmi les plantes ligneuses, et le seul parmi les espèces héli-épiphytes, présentant cette adaptation (Ting *et al* 1985). Mais malgré la diversité d'intérêts que présente ce genre, la biologie de l'organisme entier reste actuellement mal connue.



*Clusia rosea* Jacq. se développant sur la roche ("lajas"), La grand Sabana, Vénézuéla.

\* Le métabolisme CAM a été trouvé par Ting *et al.* (1985, 1987) chez *Clusia rosea*, *C. minor*, *C. flava*, *C. uvitana*, *C. cylindrica*, et par Tinoco et Vazquez-Yanes (1983) chez *C. lundelli* .

***Clusia rosea* Jacq. (= *C. major* L.)**

**CLUSIACEAE**

(Herbier : JP 214, JP 215, JP 255, JP 259)

*Clusia rosea* originaire d'Amérique tropicale a attiré l'attention des botanistes depuis longtemps par des aspects très différents. Schimper en 1888 aux Antilles, l'a distingué des épiphytes par le fait qu'elle développait des racines aériennes qui établissent le contact avec le sol. Elle a donc été, la première espèce reconnue comme héli-épiphyte.

Cet auteur décrit *C. rosea* comme un arbre de taille moyenne, qui s'établit de préférence dans la base des feuilles de palmiers ou au sein du réseau de racines d'une grosse Broméliacée (*Brocchinia plumieri*) mais aussi sur différents arbres supports.

Intéressé par la différenciation des racines aériennes de cette espèce, Schimper en apporte les premières observations morphologiques et anatomiques, plus tard reprises et complétées par Troll (1942). Schimper distingue un système racinaire primaire qui correspond aux stades juvéniles et qui assure les fonctions de nutrition et fixation. Puis, très tôt dans la vie de l'organisme, se développent des racines adventives à la base du tronc. Une d'entre elles, de plus fort diamètre, établit le contact avec le sol, qu'il appelle première racine de nutrition (ce qu'on appelle racine pivotante). Ses ramifications donnent naissance aux racines préhensiles (correspondant aux racines d'ancrage ou d'accrochage dans nos descriptions) responsables de la fixation de l'organisme. Il précise que les deux types de racines adventives se forment également sur les branches.

Son remarquable travail aborde également l'anatomie de différents types de racines qui pourrait expliquer leur fonction mécanique ou physiologique (voir Chapitre I).

Escala *et al.* (1993) analysent et comparent la morphologie florale et foliaire de *C. rosea* avec d'autres espèces du même genre dans un but de caractérisation taxonomique mais aussi pour discuter des caractères xéromorphes des feuilles (selon ces auteurs, peu accentués chez cette espèce) et de leur valeur adaptative.

Récemment, différents auteurs se sont intéressés aux modalités de photosynthèse de *Clusia rosea* qui revêtent une importance écologique. Ting *et al.* (1985, 1987), Lüttge *et al.* (1993), Franco *et al.* (1994) étudient le système CAM chez cette espèce, qui comme chez de nombreux épiphytes (Orchidées, Broméliacées, Cactacées) pourrait expliquer en partie l'adaptation de ces plantes au stress hydrique imposé par leur habitat. Des recherches postérieures ont montré que cette espèce pouvait passer très rapidement du système CAM au système C3 (et vice-versa) en réponse aux niveaux de lumière élevés lorsque les conditions hydriques sont favorables (Schmitt *et al.* 1988, Lee *et al.* 1989). Ces auteurs considèrent que ceci peut, entre autres, être avantageux pour les racines des jeunes plants, qui assurent le transport et l'utilisation de l'eau disponible.

Par ailleurs, des analyses foliaires montrent que les plantules épiphytes contiennent moins de N, Ca, Mg et K que les terrestres ou que celles qui se développent au sein de la Broméliacée *Aechmea lingulata* (Ball *et al.* 1991).

La distribution de *C. rosea* s'étend du Mexique jusqu'au Nord de l'Amérique du Sud et au Brésil. Elle a été citée également en Floride, à Hawaii (Neal 1965), et dans les Antilles (D'Arcy 1980).

Au Vénézuéla elle est largement répandue au Nord et au Sud-ouest notamment dans les forêts de montagne jusqu'à 2500 m (Ricardi *et al.* 1987) et celles de piémont. L'île Margarita au Nord-est du pays, présente une remarquable concentration de *Clusia*. 76% de la superficie de l'île constitue le Parc National "Cerro Copey", nom vernaculaire de *Clusia rosea*, à qui le Parc doit son nom en raison de l'abondance de cette espèce. Elle se trouve entre 400 et 600 m et s'échelonne avec *Clusia minor* de 660 à 777 m et *Clusia alata* au sommet des collines entre 660 et 930 m (Escala *et al.* 1993).

Nous l'avons étudiée dans les forêts caducifoliées du piémont de ce Parc et à El Buey, à une vingtaine de kilomètres au Sud de la ville de Upata (Estado de Guayana). Dans les deux sites elle se développe aussi bien en héli-épiphyte qu'en plante terrestre, constituant des arbres remarquables, essentiellement par la largeur de leur cime. Un individu de 10 à 15 mètres de hauteur peut développer une cime de plus de 50 mètres de diamètre. Le tronc, dont le diamètre peut dépasser 60 cm, présente une écorce grise, lisse ou rugueuse selon l'âge de l'individu. A sa base, il porte de nombreuses et grosses racines. L'écorce interne est rose et le bois marron rougeâtre, très dur.

Chez l'adulte la moindre incision laisse couler un "latex" abondant et dense qui en s'oxydant devient jaune. Chez les plantules cet exsudat est blanchâtre. Les feuilles, de taille comprise entre 10 et 20 cm avec un pétiole de 1 à 2 cm, sont très coriaces, arrondies, plus larges dans la moitié supérieure du limbe.

*Clusia rosea* est une espèce dioïque à floraison terminale. Les fleurs blanc-rosé, groupées en inflorescences de 1 à 3 fleurs, ont été signalées au Vénézuéla de septembre à novembre (Hoyos 1992). Les fruits, globuleux, d'environ 5 cm de diamètre, portent 8 stigmates marron au sommet qui se distinguent aisément par rapport à la coloration du fruit vert clair à blanchâtre. Ils s'ouvrent en forme d'étoile et laissent les graines exposées ; leur fine arille est appréciée par les oiseaux.

Selon Hoyos (1992), cette espèce est à croissance lente et peut se propager par bouturage. Son bois dur, est utilisé dans différents pays pour la construction (poteaux, traverses). Au Vénézuéla, *C. rosea* a une valeur ornementale considérable dans les parcs et jardins. Par ailleurs, elle est recommandée dans la reforestation des sites dégradés.

Ses fruits sont utilisés en Colombie pour les douleurs de rhumatisme. Son "latex" a été employé pour de multiples applications médicales : comme purgatif, pour les traumatismes (chocs, entorses, fractures), les douleurs de l'accouchement, les hernies.

Les racines aériennes servent à faire des paniers (Nicolson *et al.* 1991).

Nous avons eu l'occasion d'observer quelques plantules au sol, des individus au stade de l'unité architecturale (hémi-épiphyte et terrestre) sans avoir fleuri et de très gros exemplaires ayant germé sur de vieilles souches. Il nous a donc manqué, les premiers stades de la ramification et le passage des jeunes plants aux grands individus. Cependant nous tenons à présenter cette espèce dont l'architecture et les potentialités d'enracinement adventif étaient jusqu'à présent inconnues.



Le marcottage des branches chez *Clusia rosea* Jacq. peut conduire à la formation des piliers racinaires à rôle de tronc, semblables à ceux d'un banian ; Parc National "Cerro Copey" Isla Margarita, Vénézuéla.

## La plantule

La plantule a été décrite par Ricardi *et al.* (1987) et la description qui suit résume celle de ces auteurs, complétée par nos observations de terrain sur quelques germinations. Selon les expérimentations de ces auteurs la réussite de la germination a été de 60% et l'émergence initiale se produit entre le 5<sup>ème</sup> et le 25<sup>ème</sup> jour.

La germination donne naissance à une plantule de taille variable dont l'hypocotyle constitue la partie la plus longue et l'épicotyle présente à peine quelques millimètres (Fig. 51, A). La partie distale de l'hypocotyle, l'épicotyle, les cotylédons et les feuilles, sont tous assimilateurs. Les cotylédons sont persistants, arrondis, charnus et ont une nervure principale visible à l'oeil nu. Les premières feuilles (Fig. 51 B), ovales et moins charnues que les cotylédons, sont opposées, sans stipules et insérées sur des noeuds marqués par un rebord. D'un noeud au suivant elles forment un angle de 90° de sorte qu'elles ne se superposent pas. Les feuilles présentent une nervure médiane et une nervation secondaire en réseau fin et parallèle plus visible sur leur face inférieure.

Dans le prolongement de l'hypocotyle se développe la racine primaire d'à peine 2 à 3 cm. de longueur, marron foncé, grêle et tordue. Sur toute sa longueur elle porte de nombreuses racines latérales horizontales, riches en poils absorbants. Parfois ces racines se forment au-dessus de la racine primaire, sur les premiers centimètres de l'hypocotyle renflé.

## Le jeune plant

### •L'appareil caulinaire

*Clusia rosea* de 3 à 4 m. de hauteur est constitué de trois types d'axes (Pl : C). Le tronc (A1) est monopodial, orthotrope et à croissance rythmique. Les feuilles, présentes sur son tiers distal, sont disposées selon une phyllotaxie opposée-décussée. Sa ramification, immédiate, acrotone et rythmique, donne naissance aux branches disposées par étages.

Les branches (A2) peu nombreuses, sont des monopodes orthotropes, avec une direction de croissance verticale très nette pour les plus jeunes, moins évidente pour les branches basses, plus âgées, dont l'angle d'insertion avec le tronc est d'environ 90°. Leur ramification, rythmique et immédiate, conduit à la formation de rameaux groupés par étages. La croissance des branches en épaisseur est faible par rapport à celle du tronc, tandis que leur croissance en longueur peut dépasser celle du tronc. L'élagage des branches basses laisse libre presque la moitié du jeune tronc. Cependant, chez les individus terrestres elles semblent pérennes.

Les rameaux (A3) sont des axes courts, à durée de vie limitée, monopodiaux et orthotropes. Les plus développés, peu nombreux, sont situés sur la face ventrale (hypotonie) et la partie médiane

---

**Figure 51** : *Clusia rosea* aux jeunes stades. A : La plantule se développant au sol (hypo : hypocotyle, épi : épicotyle, co : cotylédons, ra : racine primaire, lat : racines latérales). B : La plantule de 180 jours selon Ricardi (*et al.* 1987). C : L'hémi-épiphyte au stade de l'unité architecturale (A1 : tronc, A2 : branches, A3 : rameaux, pi : racine pivotante, acc : racines d'accrochage) et détail de la zone du collet .

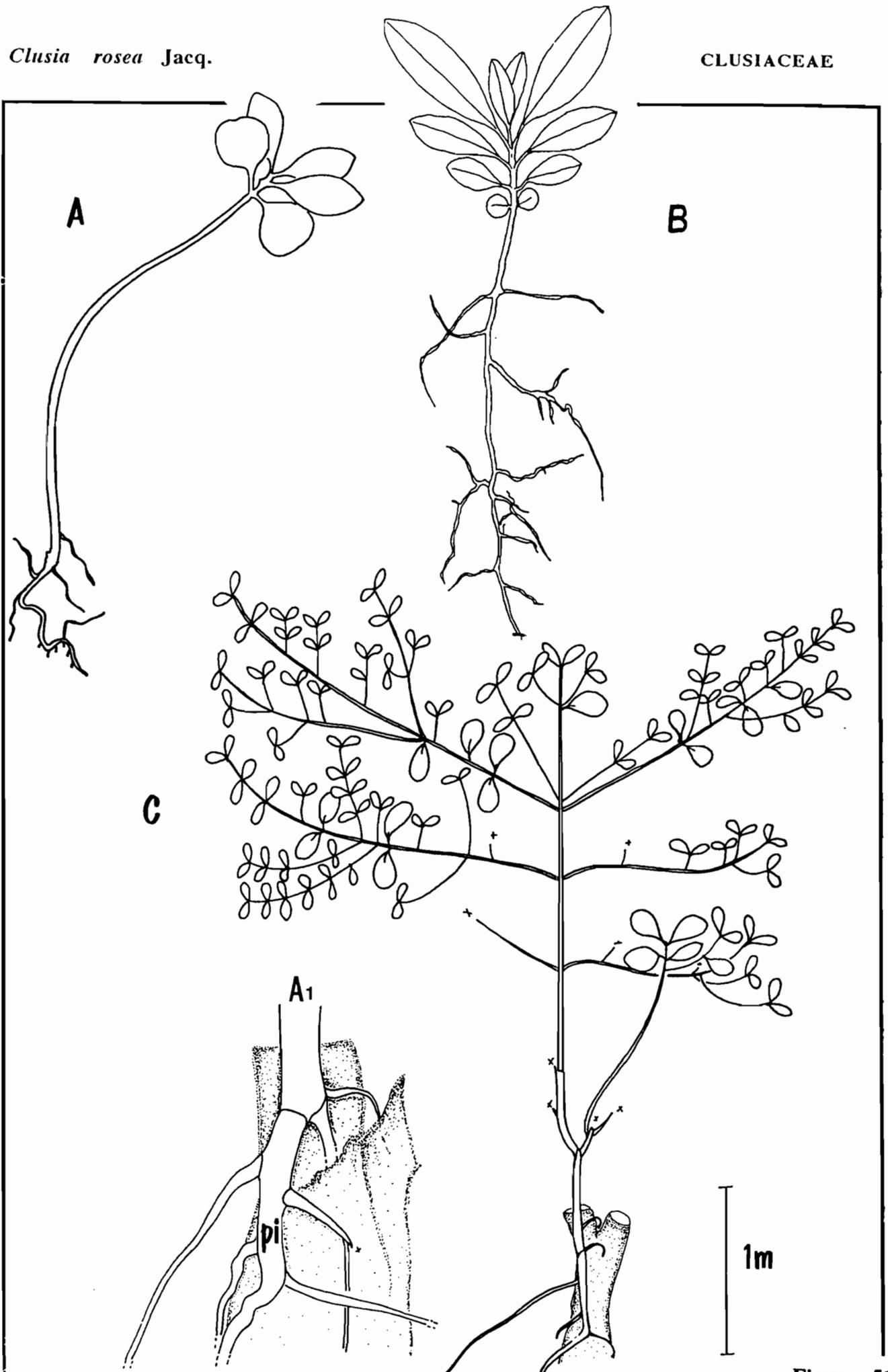


Figure 51

des branches. Les rameaux comportent de 3 à 7 entre-noeuds entièrement feuillés. Aucun axe ne porte de fruits ni de traces d'anciennes fructifications.

A ce stade, certaines branches présentent un diamètre plus fort que les autres. Elles sont plus longues et ont un ordre de ramification supérieur. Leur direction de croissance dépend de leur position sur le tronc : les branches basses sont plutôt horizontales, celles qui situées vers l'extrémité du tronc sont plus redressées. Selon les individus et le contexte local (Fig. 51 C et Fig. 52), ces branches sont situées en bas du tronc et dans sa partie médiane (souvent chez les individus terrestres) ou seulement dans sa partie distale (fréquemment chez les héli-épiphytes).

#### •Aspects racinaires

Dans le prolongement du tronc se développe une racine dont le diamètre diminue brusquement sur quelques centimètres, avant qu'elle ne rentre dans le support ; nous ne connaissons pas son devenir, mais vue sa position elle pourrait correspondre à la racine primaire de vie fugace.

Au niveau du collet (Fig. 51 C) on distingue une racine pivotante et des racines latérales d'accrochage. La première est la racine principale, dont le diamètre, légèrement inférieur à celui du tronc, diminue sensiblement avec la longueur. Elle est monopodiale, avec un géotropisme positif. Cependant, lors du contact avec le sol, elle s'étale horizontalement sur une longueur variable, avant d'y entrer. Ce pivot porte çà et là de longues racines latérales, semblables à la racine principale, monopodiales et à géotropisme positif, qui explorent une surface importante autour du pivot.

Les racines d'accrochage ont un petit diamètre, elles ne sont pas ramifiées à ce stade et leur direction de croissance est horizontale. Ce sont les plus nombreuses : leur point d'insertion sont au niveau du collet mais aussi sur les premiers noeuds du tronc et sur la base de la racine pivotante. Dans tous les cas, elles entourent fermement le support.

Chez les représentants terrestres (Fig. 52), existent certaines caractéristiques racinaires qui méritent d'être signalées, car elles anticipent les phénomènes présents chez les grands individus héli-épiphytes. L'enracinement adventif de type pivotant, s'exprime assez haut sur le tronc et sur la partie proximale des branches les plus développées. Ces racines, comparables aux racines d'exploration citées précédemment, se ramifient lors d'un traumatisme d'apex et au contact du sol.

---

**Figure 52** : La métamorphose architecturale chez *Clusia rosea*. Deux individus en condition terrestre. Celui d'en haut, planté en 1990, avait à l'époque une hauteur d'environ 50 cm. Celui d'en bas, s'est développé dans des conditions plus éclairées que le premier. Noter la transformation graduelle des branches les plus grosses (A1') et la puissance de l'enracinement adventif.

*Clusia rosea* Jacq.

CLUSIACEAE

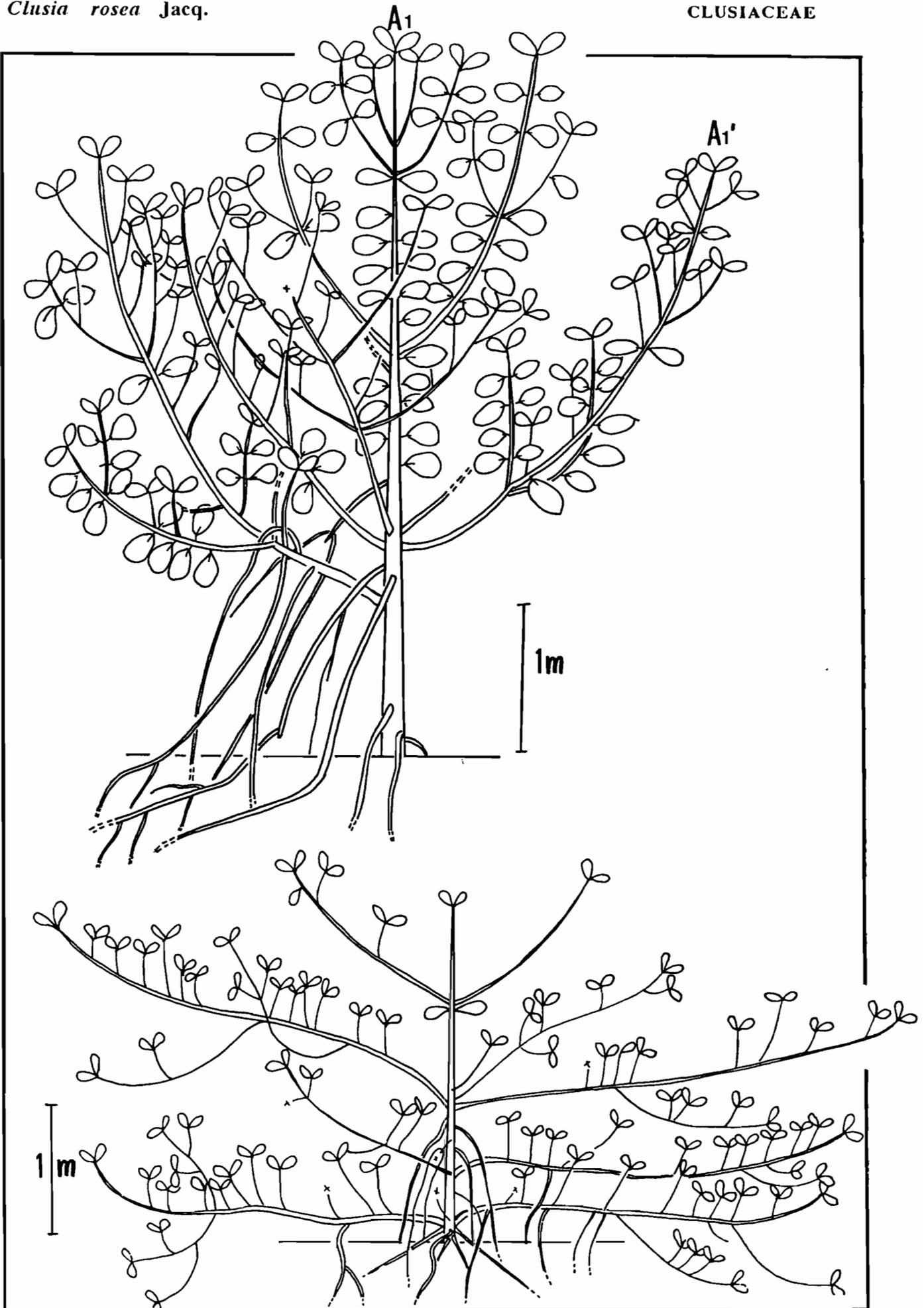


Figure 52

## L'arbre adulte

### •L'appareil caulinaire

Le tronc a atteint à ce stade une dizaine de mètres. C'est un monopode, dont la croissance rythmique confère aux branches une disposition pseudo-verticillée.

Le méristème apical du tronc n'est plus fonctionnel, par suite de la floraison ou à d'un traumatisme. Il est relayé par des méristèmes latéraux qui donnent naissance aux branches maîtresses sub-terminales, lesquelles poursuivent la croissance en hauteur (Fig. 53 A).

Les branches (A1') se comportent de la même façon que le tronc. Ce sont des axes longs, de grandes dimensions, orthotropes, à croissance et ramification rythmique et à floraison terminale. Elles ont une structure sympodiale mais une tendance à la croissance indéfinie qui s'exprime lorsque la sexualité n'intervient pas dans la transformation du méristème apical.

La sexualité comme la fonction photosynthétique sont assurées par les rameaux portés par ces longues branches.

En outre, chaque branche a la capacité de développer de nombreuses fourches de grande taille (A1'') sur sa partie médiane. Leur structure est comparable à celle de la branche qui les porte. Celles-ci réitèrent à leur tour (A1''') comme les précédentes (Fig. 53 C).

Sur la partie proximale des branches (A1'), à la base de ses fourches (A1'' et A1''') et parfois sur le tronc, se sont formés çà et là des rejets composés d'un axe principal orthotrope ramifié en A3, qui reproduit la séquence de développement du jeune plant mais avec une taille plus réduite. Ces rejets se sont formés à partir de bourgeons latents et constituent des réitérats totaux à développement différé.

### •Le marcottage

A ce stade les branches basses sont particulièrement intéressantes, car elles présentent une forte aptitude au marcottage, qui pourrait être à l'origine de leur tendance à une croissance indéfinie, ou accentuer cette tendance.

Le marcottage se matérialise par la formation de grosses racines pivotantes qui assurent l'alimentation directe de l'axe dont elles dérivent. Elles se situent sur la partie proximale et ventrale des branches basses et présentent un diamètre équivalent à celui du tronc. Elles constituent des colonnes racinaires semblables aux piliers racinaires des figuiers banians. Distalement par rapport à la position du pilier, se produit une augmentation du diamètre de l'axe et un redressement progressif de la branche. Ces racines se ramifient à leur base, formant des pivots supplémentaires.

---

**Figure 53 :** *Clusia rosea* adulte ayant germé sur une vieille souche, Estado de Guayana, Vénézuéla. **A :** Vue de la plante entière. Les pivots racinaires sont indiqués en noir. **B :** Détail de l'extrémité d'une branche maîtresse (A1'). **C :** Détail d'un réitérat de troisième ordre (A1''').

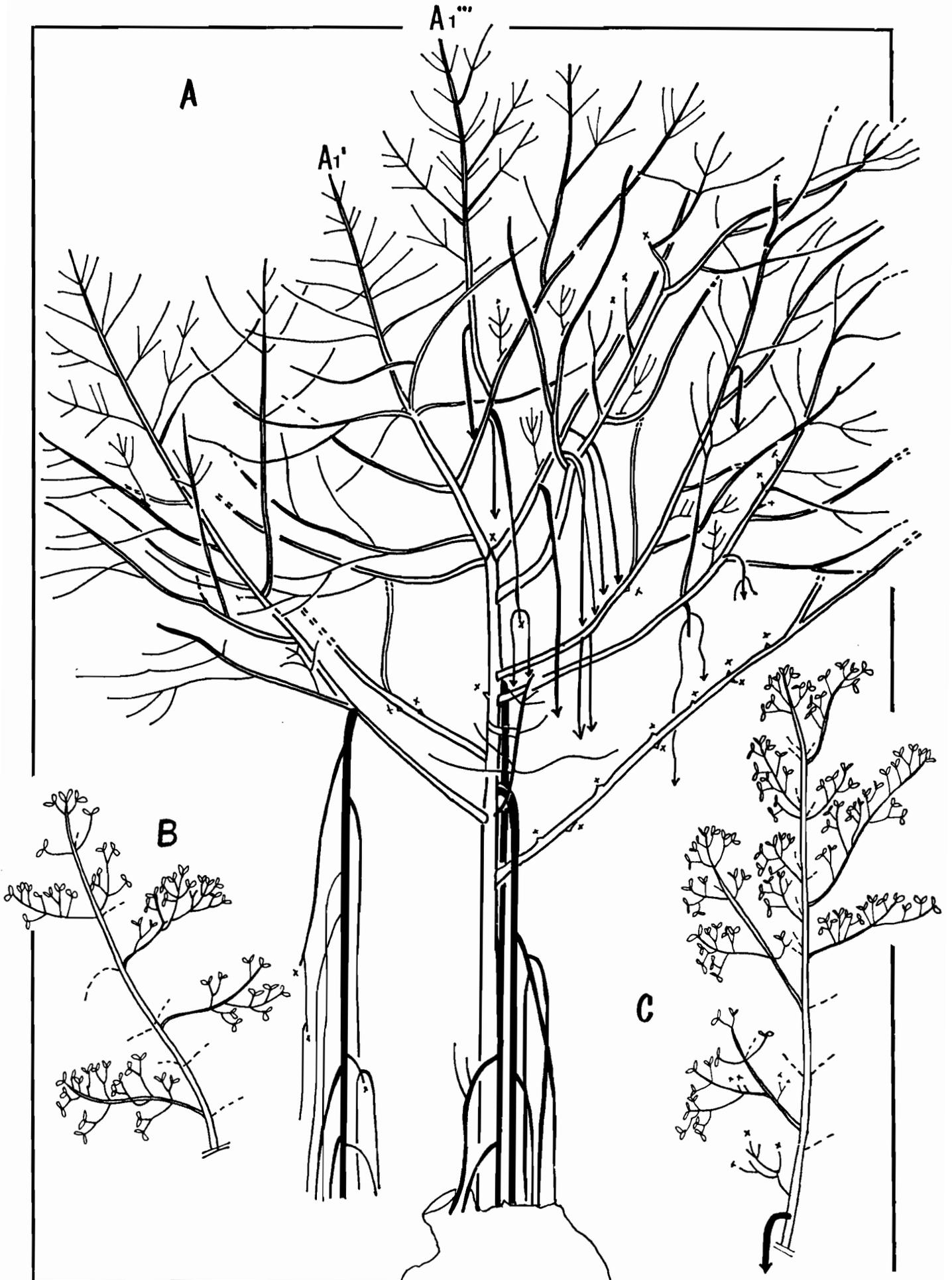


Figure 53

On distingue un deuxième type de racines, spécialisées dans l'accrochage de la plante à son support. Elles sont peu nombreuses, fines avec une direction de croissance horizontale et ramifiées à leur extrémité. Leur localisation est diffuse sur toute la longueur du pivot.

Les racines pivotantes se trouvent aussi sur le tronc initial (Fig. 54), intercalées entre les verticilles de branches. De plus, on les rencontre dans les parties hautes de la cime, à la base de grosses branches et des fourches, à proximité de réitérats différés mais également sur des parties presque dénudées des branches, là où il y a peu de rameaux et de nombreuses cicatrices d'élagage.

#### •Le drageonnement

Les drageons apparaissent à la base de l'organisme, sur la partie aérienne des pivots supplémentaires et sur les racines latérales au sol, mais jamais sur les pivots principaux, contrairement à certaines espèces du genre *Coussapoa*. Au sol, autour des grands individus, on observe de nombreux pieds juvéniles, de 2 à 3 mètres de hauteur, constitués de 3 catégories d'axes, comparables au jeune plant. Parfois, lorsque la racine porteuse est coupée du pied mère, le drageon s'établit indépendamment, développant des racines latérales à sa base ; nous n'avons pas pu les étudier en détail.

---

**Figure 54 :** Le marcottage chez *Clusia rosea*. Détail de l'insertion des gros pivots racinaires (P) au niveau du tronc et d'une branche basse (P', P'' : pivots supplémentaires, acc : racine d'accrochage, D : drageon).

**Figure 55 :** Séquence de développement de *Clusia rosea*. A : La jeune plante au stade de l'unité architecturale. B : La métamorphose des branches et la formation des piliers racinaires. C : Un grand "individu" devenu une véritable colonie grâce aux différents processus réitératifs (marcottage des branches et drageonnement de racines aériennes et terrestres).

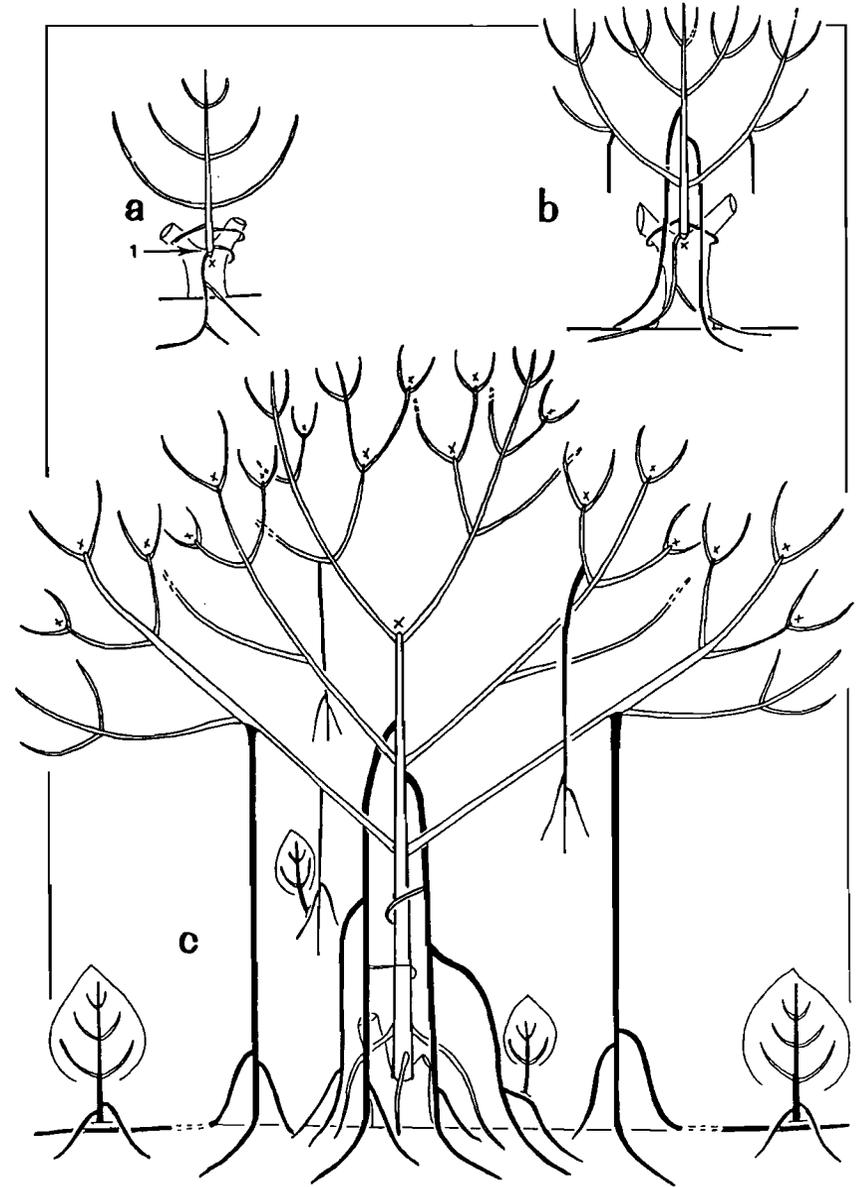
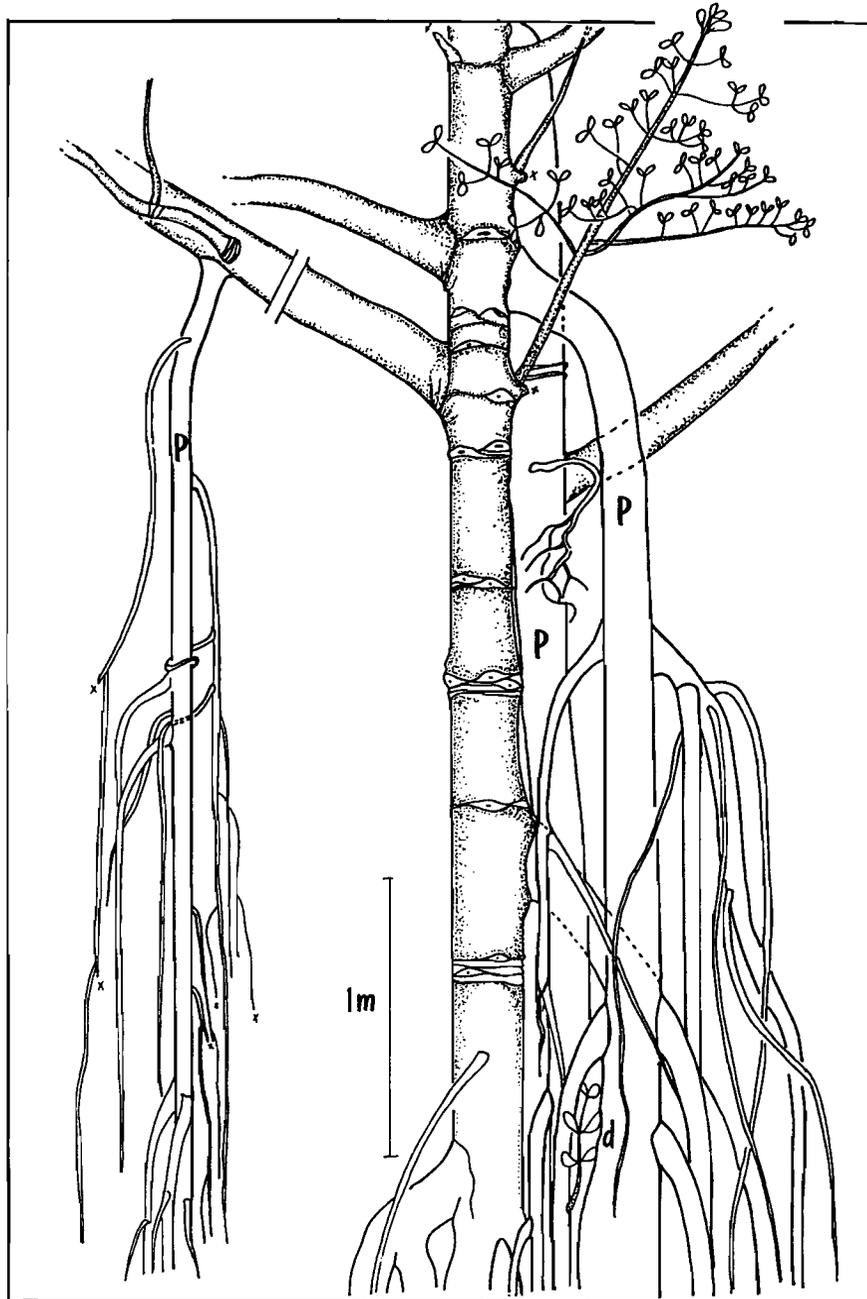


Figure 54 - Figure 55

## Dynamique de croissance de *Clusia rosea*

*Clusia rosea* débute sa vie en développant une plantule dont les traits saillants sont un très long hypocotyle et un système racinaire primaire relativement discret.

Lors de son développement, le jeune plant (Fig. 55 A) construit une structure élémentaire simple, composée seulement de trois catégories d'axes monopodiaux. Sans avoir atteint la maturité sexuelle, l'organisme se développant sous sa forme héli-épiphyte ou terrestre, est fortement marqué par la croissance "indéfinie" des branches. Vigoureuses, dressées ou étalées à l'horizontale, elles se métamorphosent et deviennent concurrentes du tronc (Fig. 55 B).

Parallèlement un système racinaire adventif apparaît sur la zone du collet, sur le tiers basal du tronc, et abondamment sur les longues branches basses.

Les grands individus d'une vingtaine de mètres de hauteur, mettent en place une cime très large et densément ramifiée (Fig. 55 C).

Le tronc a atteint sa croissance maximale, son extrémité meurt et ce sont les branches subterminales (réitérats A1') qui prennent le relais de la construction en hauteur de la cime ; jusqu'à la troisième vague réitérative de ces branches (A1" et A1""), chaque réitérat maintient une taille comparable à celle de la branche porteuse.

Les branches médianes et basses, s'étalent latéralement par l'intermédiaire de vagues réitératives successives. Elles sont les plus longues et les premières concernées par un enracinement particulier (marcottage) qui leur permet de prolonger indéfiniment leur développement. En effet, ces piliers racinaires supportent les grosses branches à la manière d'un tronc. Leur formation se propage progressivement vers les parties supérieures de la cime renforçant l'ensemble de la structure.

La floraison conduit à un fonctionnement sympodial et à la formation des fourches. Lorsqu'elle concerne les rameaux A3, elle met fin à leur croissance et produit la répétition d'unités de plus en plus petites. Par contre le tronc et les branches peuvent atteindre de grandes dimensions, et se ramifier avant de fleurir.

La réitération différée conduit d'une part à la formation de structures compactes de petite taille (unités minimales) au sein de la cime de l'organisme adulte, et d'autre part au drageonnement. Les dragons peuvent survivre même si la racine dont ils proviennent n'est plus en liaison avec le pied mère.

Le drageonnement accentue la propension de cette espèce à la multiplication végétative qui s'exprime aussi par son remarquable marcottage des branches, signalé plus haut. C'est à notre connaissance, la première fois que la forme "banyan" est décrite en dehors du genre *Ficus*.

---

**Figure 55 :** Séquence de développement de *Clusia rosea*. **A :** La jeune plante au stade de l'unité architecturale. **B :** La métamorphose des branches et la formation des piliers racinaires. **C :** Un grand "individu" devenu une véritable colonie grâce aux différents processus réitératifs (marcottage des branches et drageonnement de racines aériennes et terrestres).

***Clusia cuneata* Benth.****CLUSIACEAE**

(Herbiers : JP 36, JP 67, JP 92, JP 93)

Bentham décrit en 1843 *Clusia cuneata*. Depuis, à notre connaissance, les références sur cette espèce sont très rares. Elles concernent les aspects taxonomiques (Maguire et Wurdack 1958), palynologiques (Seetharam 1985) et les informations provenant des échantillons d'herbier (Herbier de Cayenne). On sait que l'espèce est connue des zones de grès de terres hautes du Guyana ; elle a été également trouvée dans des zones riveraines des Guyanes et elle pourrait probablement s'étendre vers l'Ouest jusqu'au Vénézuéla.

Dans notre site d'étude elle est abondamment représentée sous ses formes hémi-épiphyte et terrestre.

*Clusia cuneata* se distingue des autres espèces du genre par ses fleurs à 10 pétales blancs imbriqués qui entourent une couronne d'étamines ou d'étaminoïdes, pour les fleurs femelles, de couleur jaune. Qu'il s'agisse d'une fleur mâle ou femelle, cette partie centrale est recouverte d'un suc collant où les insectes restent souvent attrapés. Le fruit plutôt oblong, groupé en cyme, est vert clair, de 5 cm de longueur et 3 cm de diamètre. La partie distale est couronnée par 12 à 13 petits stigmates surmontés et légèrement concaves de coloration brunâtre. A la base du fruit se distinguent les sépales verdâtres, décussés et persistants. Les carpelles contiennent de nombreuses graines à arille orange.

La gutte chez cette espèce est de couleur variable, de translucide à jaunâtre ou blanche. Dans tous les cas elle devient ocre à l'oxydation.

Les feuilles de taille variable, de 12 à 20 cm, se reconnaissent aisément à leur pétiole très court presque inclu dans le limbe et par une nervation secondaire marginale qui se développe à 2-3 mm. du bord du limbe.

Cette espèce germe généralement à la base des branches maîtresses ou des fourches périphériques de la cime de l'arbre hôte, mais on peut aussi la rencontrer à différentes hauteurs sur le tronc. A partir de la zone du collet, *C. cuneata* construit un système caulinaire qui peut atteindre 5 mètres de hauteur. Une racine principale descend verticalement au sol sans s'appuyer nécessairement sur le support. L'ancrage de la plante a lieu au niveau de son collet grâce à un réseau de fines racines latérales issues de son pivot et de son tronc. Des racines supplémentaires peuvent également se former çà et là tout au long du pivot et entourer le tronc de l'arbre-hôte.

Lorsque *C. cuneata* germe au sol ou qu'un hémi-épiphyte ou une partie de lui tombe de son support, l'organisme montre une aptitude remarquable à la propagation végétative par la voie du marcottage ; un morceau de branche peut donner naissance à une dizaine d'axes orthotropes enracinés.

### La plantule épiphyte

La plantule (Fig. 56 A) dont l'axe épicotyle a atteint une quarantaine de centimètres de hauteur est constituée d'une succession d'entre-noeuds de taille variable, mais souvent très courts, de 1 à 7 mm. D'une manière générale l'axe présente de 3 à 5 entre-noeuds de longueur constante suivis de 1 à 2 entre-noeuds plus courts. Cependant certaines plantules peuvent présenter des zones, à différents endroits de la tige, avec une forte diminution de la taille des entre-noeuds, indiquant une croissance très lente.

Les feuilles, décrites précédemment, se trouvent sur les deux ou trois derniers noeuds avec une phyllotaxie opposé-décussée.

La racine primaire de 2 à 3 cm de longueur est blanchâtre, conique avec une trajectoire tordue et une durée de vie très courte (Fig. 56 A). A son extrémité se développe une série linéaire de racines successives, c'est à dire, lorsque le méristème apical de la racine meurt, un axe latéral se forme dans sa partie subterminale et prend le relais de croissance. Le diamètre et la longueur de chaque "module" sont inférieurs à ceux de la racine primaire, mais avec une durée de vie aussi courte. Parallèlement la racine primaire forme sur sa partie proximale de nombreuses racines latérales, qui ont également une croissance limitée. Elles sont en étroit contact avec le support, assurant la fixation et probablement la nutrition de la plantule.

Les premiers noeuds de la tige portent des racines adventives dont le diamètre et l'élongation sont bien supérieurs à ceux des précédentes. Elles forment un angle de 90° avec la tige et ont une disposition rayonnante autour du point de germination. Elles développent sur leur côté ventral au contact avec le support, des racines latérales courtes et de petit diamètre qui contribuent à l'ancrage de l'organisme.

Une des racines de la base de la tige présente un fort diamètre, un géotropisme positif et une croissance indéfinie ; elle longe le support sur une longueur de 4 à 5 m, effectuant l'exploration vers le sol.

---

**Figure 56 :** *Clusia cuneata* aux jeunes stades. **A :** La plantule lors de la phase d'installation sur un support. Remarquer le remplacement du système racinaire primaire (dont le développement est relativement limité) par un système racinaire adventif très puissant (A1 : jeune tige, ra : racine primaire, adv : racines adventives). **B :** Le jeune plant ayant établi le contact avec le sol par l'intermédiaire d'une racine adventive pivotante (P). Noter que ce stade est accompagné de la formation des premières branches (A2) et des racines d'accrochage (acc) formées sur la tige.

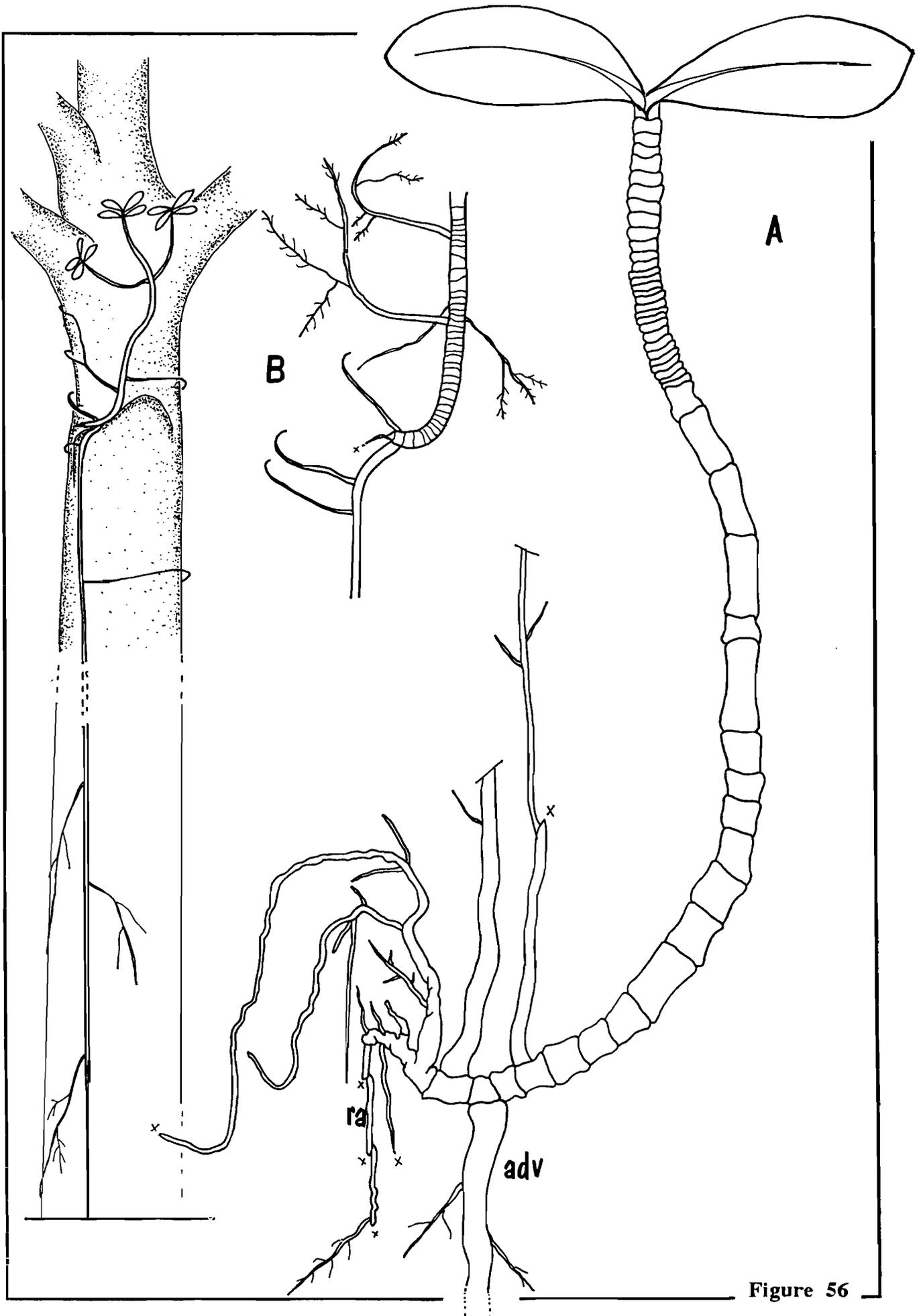


Figure 56

## La jeune plante

### •Appareil caulinaire

*C. cuneata* d'environ 1 m de hauteur est constituée d'une tige (A1) monopodiale et orthotrope à croissance rythmique (Fig. 56 B). Comme la plantule, elle a une phyllotaxie opposée-décussée et porte des feuilles sur les derniers noeuds. Sa ramification est immédiate, acrotone et rythmique.

Les branches (A2) disposées sur le tiers distal de l'A1, sont des monopodes à croissance rythmique. Leur direction de croissance est horizontale-oblique avec leurs extrémités dressées.

Sur la partie basale de la tige et souvent sur les zones à entre-noeuds très courts, on retrouve les racines adventives d'accrochage (Fig. 56 B) mentionnées chez la plantule. Elles sont plagiotropes, entourent le support fermement, et forment de fines racines à leur extrémité, qui rayonnent dans tous les sens et renforcent la fixation et probablement la nutrition de l'organisme. Ce type de racine est aussi présent au niveau du collet et sur la partie proximale du pivot.

### •Appareil racinaire

A ce stade le système racinaire adventif de *C. cuneata* a atteint le sol. Il est constitué de quatre catégories d'axes. L'axe A1 est un pivot formé sur les premiers entre-noeuds de la jeune tige (déjà formé chez la plantule). Il est monopodial et cylindrique, d'environ 2 cm de diamètre à son origine et 17 m plus loin. Son géotropisme est positif et sa durée de vie indéfinie.

Le pivot porte quelques racines latérales (A2) monopodiales, à des espacement irréguliers. Vers le haut du système racinaire elles forment un angle assez ouvert avec le pivot tandis que vers le bas elles sont obliques. Les premières font le tour du tronc de support ; parmi les deuxièmes certaines se collent au support et d'autres restent libres. Elles ont une durée de vie et une élongation limitées. Elles portent des racines plus petites (A3 et A4) sur leur moitié distale, mais nous n'avons pas eu l'occasion de les étudier en détail.

## L'hémi-épiphyte au stade de l'unité architecturale

### •Appareil caulinaire

L'unité architecturale caulinaire de cette espèce est constituée de trois catégories d'axes (Fig. 57 B). Le tronc (axe A1) est monopodial, orthotrope, à croissance rythmique et à phyllotaxie opposée-décussée. Sa ramification est rythmique et immédiate : les branches sont disposées par étages acrotones sur les unités de croissance.

---

**Figure 57** : *Clusia cuneata* au stade de l'unité architecturale. **A** : Position de l'hémi-épiphyte sur l'arbre hôte. **B** : Détail du système caulinaire. Noter l'enracinement adventif développé sur les différentes catégories d'axes (A1 : tronc, A2 : branches, A3 : rameaux, O : fruits) . **C** : *Clusia cuneata* ayant germé au sol.

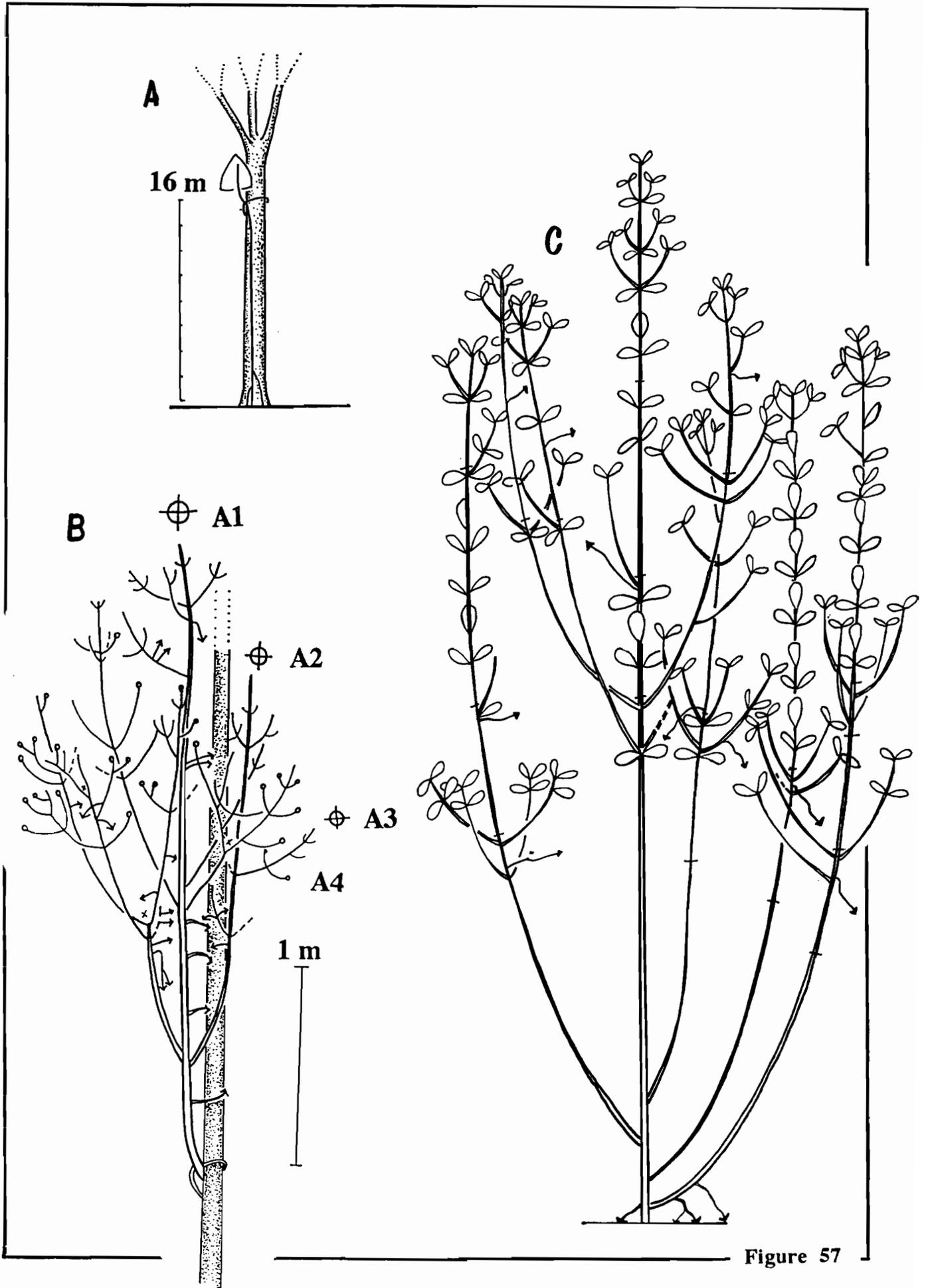


Figure 57

Les branches (A2) sont des monopodes à durée de vie longue mais leur croissance est définie lorsque la floraison terminale s'exprime. Leur phyllotaxie est opposée-décussée et leur croissance est rythmique. Leur direction de croissance est orthotrope mais leur angle d'insertion initial est d'environ 90°. La ramification des branches est rythmique et immédiate : elle donne naissance à des étages de rameaux (axes A3).

Les rameaux A3 sont situés dans la partie sub-apicale des unités de croissance (acrotonie). Ce sont des axes orthotropes de faible diamètre à phyllotaxie opposée-décussée, qui assurent l'essentiel des fonctions assimilatrice et reproductive. Comme nous l'avons mentionné plus haut, la floraison terminale peut s'exprimer également sur les branches et aussi le tronc mais de manière moins fréquente.

Les branches basses présentent des fourches divariquées qui naissent à la suite d'une floraison de l'apex de l'axe porteur. Chaque élément de fourche prolonge ainsi la branche et possède la même structure architecturale.

#### •Appareil racinaire

*C. cuneata* présente une remarquable potentialité d'enracinement adventif au niveau des nœuds et des entre-nœuds du tronc, des branches et des rameaux (Fig. 57 B).

Les racines d'ancrage se développent à différents niveaux du tronc, intercalées entre les verticilles de branches, et à la base des axes 2 et 3 ; la plupart sont grêles, poussent horizontalement et s'enroulent autour de l'arbre support, renforçant ainsi la fixation de l'appareil caulinaire de l'hémi-épiphyte. Certaines, situées principalement à la base du tronc ou des branches basses, ont un diamètre beaucoup plus fort.

Le pivot formé sur les premiers entre-nœuds du tronc double son diamètre (par rapport au stade précédent) et il croit verticalement reliant l'hémi-épiphyte au sol ; il porte également quelques racines latérales d'accrochage sur sa partie proximale.

### La plante adulte

#### •Appareil caulinaire

La cime de *Clusia cuneata* adulte d'environ 5 à 6 m de hauteur, est formée de longues branches maîtresses, pérennes, de fort diamètre, portées par un tronc très court (Fig. 58). Celui-ci est l'axe A1 de l'arbre jeune dont la partie terminale, avortée, est tombée.

Les branches maîtresses sont très caractéristiques chez cette espèce. Elles dérivent des axes A2 situés à la base du tronc et sur sa partie subapicale. Leur particularité est que chaque élément de branches est constitué de modules longs, flexueux et affaissés sous leur propre poids. Elles

---

**Figure 58** : *Clusia cuneata* adulte. Le système caulinaire est constitué de réitérats totaux affaissés qui s'étalent horizontalement entre les branches de la cime de l'arbre porteur (A1 : tronc, A1', A1'', A1''' : successives vagues réitératives, acc : racines d'accrochage, nour : racines nourricières).

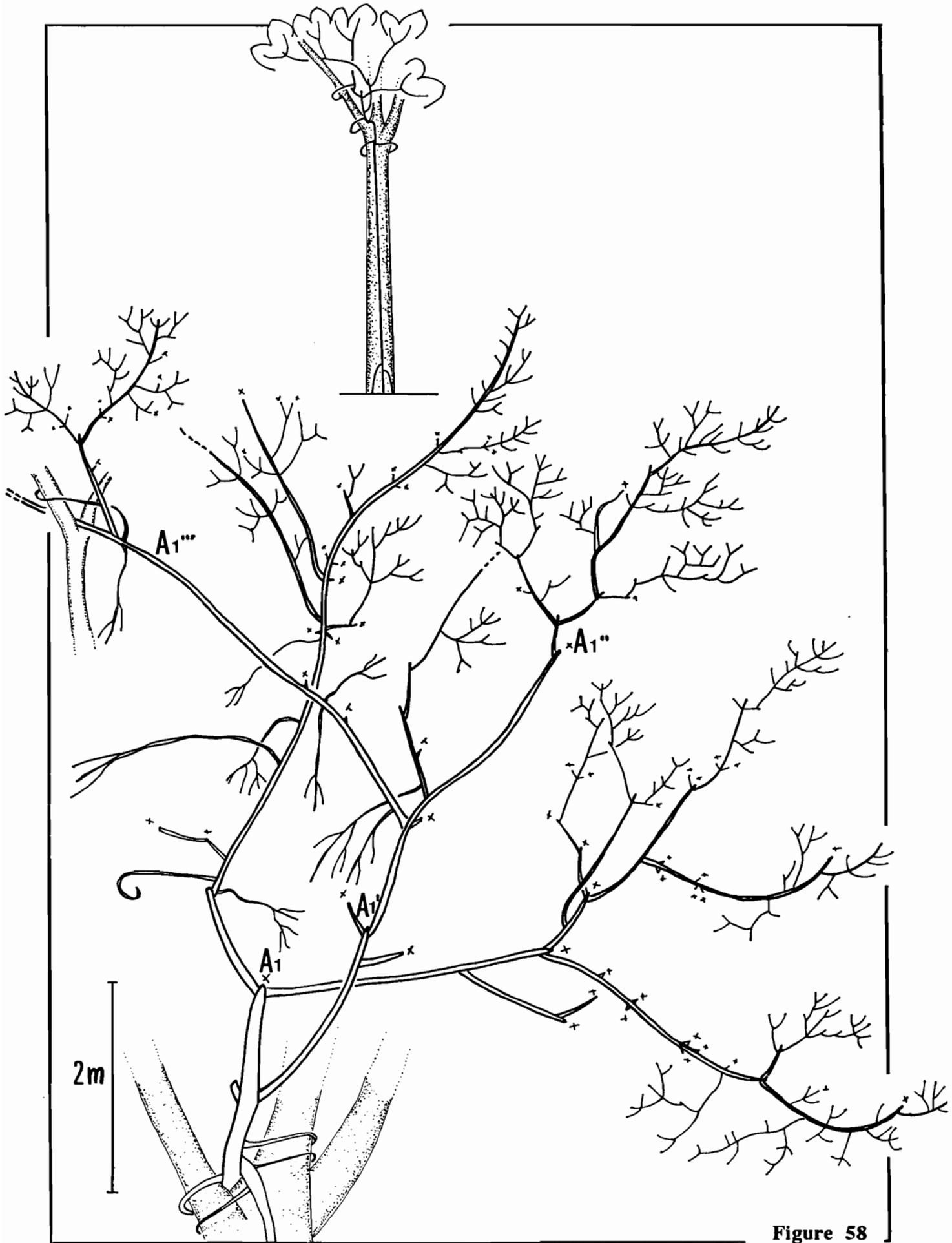


Figure 58

proviennent du développement des fourches mentionnées précédemment dont la structure ramifiée initiale est assez réduite. Les premières fourches formées sont longues, de gros diamètre, peu ramifiées et colonisent des espaces assez éloignés du point de germination, pouvant même conquérir d'autres supports. Les fourches plus périphériques, plus courtes et de diamètre plus faible, portent des étages de rameaux latéraux de petite taille ramifiés jusqu'à l'ordre 3, en tout point semblables à ceux de la jeune plante. Le houppier ainsi constitué s'étale horizontalement à la base de la cime du support autour duquel il rayonne sans surcimer.

#### •Aspects racinaires

L'organisme adulte présente le pivot racinaire et les racines d'accrochage au niveau du collet que nous avons mentionné pour le jeune plant, mais avec une croissance secondaire plus importante.

Les racines adventives d'accrochage développées sur le système caulinaire, ont probablement une production continue et une sélection secondaire de celles qui peuvent effectivement s'enraciner ou s'accrocher. Chez l'adulte elles se forment à la base des fourches, sur des parties non ramifiées et à proximité des axes du support. Leur formation semblerait liée au tactisme.

### La jeune plante terrestre

#### •Appareil caulinaire

Lorsque *C. cuneata* germe au sol, elle donne naissance à des organismes de taille moyenne qui dépassent rarement 3 m de hauteur. La structure élémentaire de l'appareil caulinaire (Fig. 57 C) est comparable à celle des individus hémi-épiphytes, mais les processus réitératifs apparaissent plus tôt dans la vie de l'organisme terrestre.

Au stade de l'unité architecturale, mais sans avoir atteint la maturité sexuelle, le jeune *Clusia* a établi des axes basaux équivalents au tronc, situés à proximité du collet, qui proviennent de la transformation de certaines branches basses (A2) de l'unité architecturale (basitonie). A ce stade ce sont des structures ramifiées seulement jusqu'à l'ordre 2, orthotropes, monopodiales, à croissance et ramification rythmique.

Le port est plus étalé que chez les hémi-épiphytes (entre-noeuds et unités de croissance plus longues) et les feuilles persistent sur le tronc et les réitérats non seulement sur les dernières unités de croissance mais aussi sur toute leur partie ramifiée. Probablement la plante au sol pousse plus vite.

#### •Aspects racinaires

L'enracinement adventif est également présent sur les différents types d'axes, souvent associé aux verticilles de branches. Les racines adventives sont agéotropes, fines et courtes et elles présentent des morts d'apex successives. Dans leur partie subterminale se développe une nouvelle racine qui prolonge la précédente. Elles semblent être des racines de nutrition.

Par ailleurs, à la base des réitérats basaux se développent des racines adventives de plus fort diamètre, plus ramifiées et à géotropisme positif qui atteignent le sol.

### **Le marcottage**

Cette espèce a une forte capacité de régénérer sa structure par marcottage. Lorsqu'une partie détachée d'un héli-épiphyte tombe au sol, la majorité de ses axes poussent, s'enracinent et acquièrent des comportements variés.

L'exemple que nous présentons correspond à un segment de tronc (A1) d'un héli-épiphyte, d'environ 4 m de longueur et 11 cm de diamètre à sa base (Fig. 59), tombé de son support dans un bas-fond ombragé. Il a fallu un jour et demi à deux personnes pour dégager ce segment de ses propres marcottes. Il porte 5 verticilles de branches (A2) dont le diamètre varie entre 1 et 5 cm. Plusieurs branches sont cassées, probablement suite à la chute. Les axes marcottés sont des rameaux de la plante d'origine. Leur longueur varie en général entre 1 et 3 m, mais certains dépassent 8 m de longueur.

Ce fragment d'héli-épiphyte au sol, développe de manière immédiate, des axes dont les comportements sont très variables :

- axes lianescents (Fig. 59 B) : ce sont les plus longs ; ils ont les caractéristiques d'un A1 non autoportant, de faible diamètre, affaissé mais avec une tendance au redressement lors du contact avec un support ;
- axes agéotropes (Fig. 60 F) : ce sont ceux qui poussent sans une orientation précise ou définie,
- axes orthotropes (Fig. 60 E) : ce sont des axes qui ont les caractéristiques d'un A1 à direction de croissance verticale et avec un fort diamètre.

Tous ces axes s'enracinent au sol et développent différents types de racines aériennes : d'accrochage, nourricières et pivotantes. Le diamètre d'un axe enraciné augmente après la formation des racines d'accrochage ou pivotantes. Le développement des racines aériennes n'est pas forcément lié à la formation des axes les plus gros. Par ailleurs elles sont souvent associées aux axes végétatifs et non pas florifères.

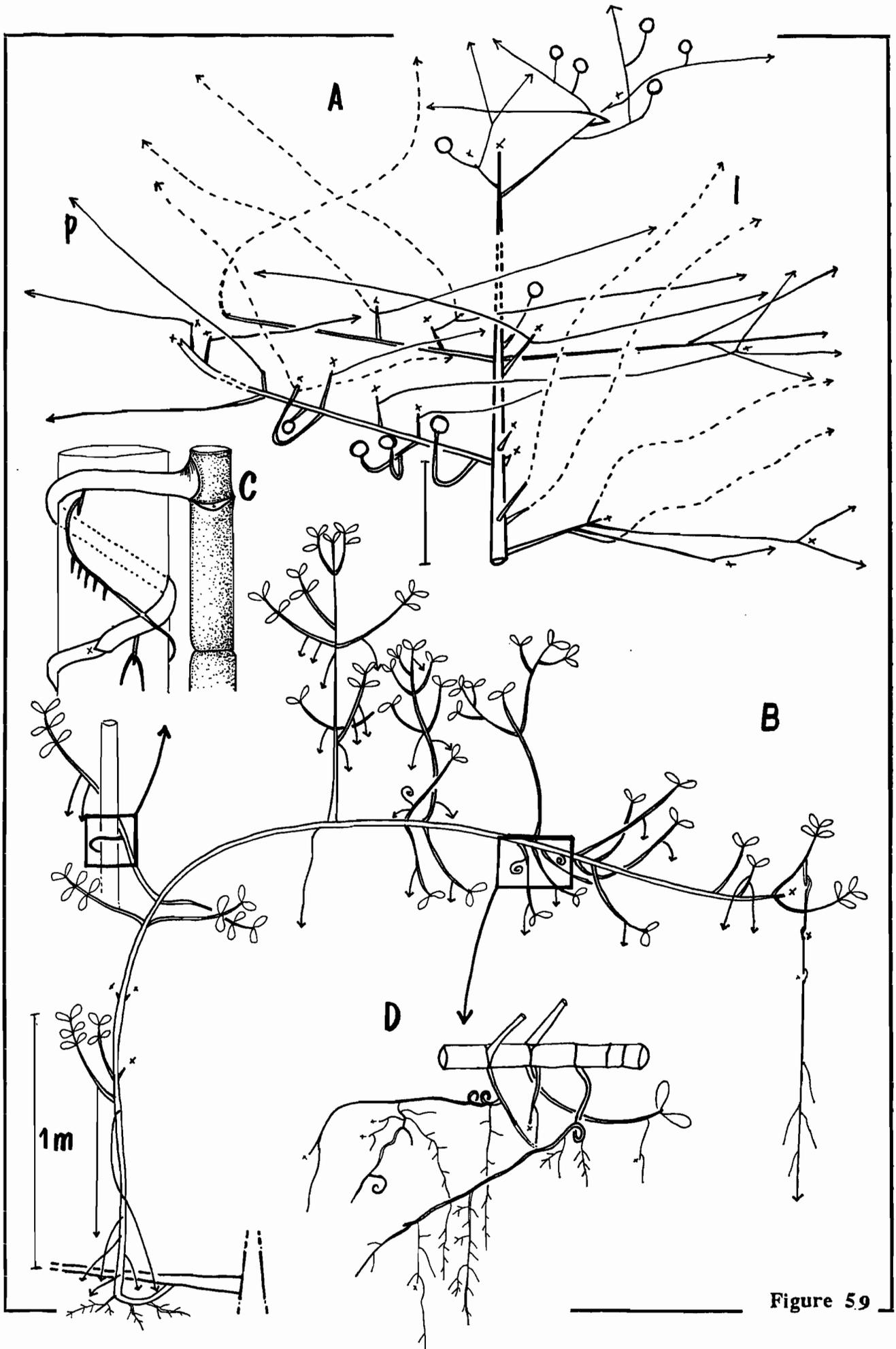


Figure 59

Axe lianescent (Fig. 59 B, C et D), longueur : environ 5 m ; diamètre à la base : 1,5 cm et 1,8 cm à 1,5 m après formation d'un réitérat.

Cet axe est monopodial avec une direction de croissance verticale sur le premier mètre, puis il s'affaisse et maintient sa direction horizontale sur quelques mètres. Il porte sur toute sa longueur, des étages de branches qui ne sont pas ramifiées.

Certaines de ces branches, situées sur la zone de courbure et sur la partie horizontale de l'axe, se modifient au cours de leur développement. Elles ont un diamètre et une élongation supérieurs aux autres branches, leur direction de croissance est orthotrope et elles portent deux ordres de ramification. Leur structure est comparable à celle du jeune plant (réitérats totaux).

L'enracinement adventif est omniprésent sur cet axe lianescent, de sa base jusqu'à son extrémité, et sur ses réitérats. Il comporte de racines d'accrochage, nourricières et pivotantes.

La partie basale de l'axe lianescent qui est en contact avec le sol émet à proximité des noeuds, de nombreuses racines adventives d'exploitation, souvent dans la litière, ramifiées jusqu'à l'ordre 3. On distingue les racines principales monopodiales qui s'étalent horizontalement sur le sol sur plus d'un mètre et dont le diamètre varie sensiblement avec la longueur. Elles ont une ramification immédiate, développant latéralement sur toute leur longueur des racines plus courtes, agéotropes qui portent à leur tour des racines encore plus petites non ramifiées. Plus l'insertion est haute sur la tige, plus la racine principale est longue et moins elle est ramifiée dans sa partie proximale.

Au niveau des verticilles de branches et juste au-dessus des noeuds se développent des racines d'accrochage et nourricières. Les premières entourent tout axe qu'elles rencontrent. Elles sont agéotropes, formant toujours un angle d'environ 90° avec l'axe qui les porte, sympodiales et peu ou pas ramifiées. Elles ont une croissance secondaire importante et leur diamètre peut atteindre celui de l'axe qui les a émis. Les racines nourricières sont fines, agéotropes et très ramifiées. Elles comportent une racine principale sympodiale de longueur variable qui se ramifie abondamment dans sa partie distale. Certaines racines d'accrochage peuvent former des racines nourricières à leur extrémité.

Sur les rameaux apicaux de l'axe lianescent se développent des racines pivotantes à géotropisme positif, peu ramifiées qui n'ont pas encore atteint le sol.

En résumé, le marcottage d'un axe lianescent concerne l'enracinement adventif à sa base, sur ses réitérats et jusqu'aux axes les plus périphériques (A3). Il s'exprime par la formation de racines d'accrochage, nourricières et pivotantes.

---

**Figure 59** : Le marcottage chez *Clusia cuneata*. **A** : Emplacement de l'extrémité de la cime d'un héli-épiphyte tombé au sol (O : axes orthotropes, P : axes plagiotropes, L : axes lianescents). **B** : Exemple d'un axe lianescent. **C** et **D** : Détail de racines d'accrochage. Noter qu'en **D** les racines ont une structure qui permet d'assurer à la fois la fonction d'ancrage et le rôle nourricier.

Axe orthotrope (Fig. 60 E), hauteur : environ 6-7 m ; diamètre à sa base : 1,3 cm et 2,10 cm à hauteur de poitrine.

Cet axe que nous appellerons A1 est monopodial, orthotrope à croissance et ramification rythmiques. La majorité de ses branches se sont transformées au cours de leur développement, formant des sortes de modules très longs, comparables aux branches maîtresses de l'hémi-épiphyte adulte. Celles qui se développent sur la moitié proximale de l'A1, ont une forte élongation et portent un seul ordre de ramification. Celles qui se trouvent dans la partie subterminale de l'A1, constituent des réitérats totaux ramifiés jusqu'à l'ordre 3, et portent à leur tour des fourches (réitérats : A1").

L'enracinement adventif est ici renforcé, et ceci au travers de trois dispositifs :

- les nombreux points d'ancrage sur toute la longueur de l'A1 et à la base des réitérats A1' et A1" ;
- les nombreux pivots formés sur la moitié proximale de l'A1, et des réitérats basaux (A1') ;
- les nombreuses racines nourricières développées dans l'ensemble de la structure d'une manière diffuse.

L'enracinement adventif constitue de véritables points d'attache et de maintien à partir duquel l'axe poursuit sa croissance souvent avec plus de vigueur (augmentation du diamètre, de la ramification...).

Traits marquants du marcottage :

Chez *Clusia cuneata*, le marcottage d'un axe implique d'une part la formation de différents types de racines et d'autre part l'enracinement adventif de l'axe, non seulement lors du contact avec le sol mais aussi lors de sa croissance aérienne. Ceci conduit à la formation des structures étonnantes.

L'aptitude à former des racines adventives s'exprime au sein des trois types d'axes de l'unité architecturale (tronc, branches et rameaux) et conduit à différentes modifications dans leur croissance qui rendent les axes très plastiques (comportement lianescent, agéotrope, orthotrope). Ainsi cette espèce montre qu'une structure initiale relativement réduite, peut former des axes très particuliers, longs et non autoportants. Cette propriété rappelle le phénomène de métamorphose des lianes lorsqu'elles passent du stade jeune au stade adulte et pourrait se retrouver dans d'autres espèces de *Clusia* citées comme grimpantes (voir généralités du genre).

---

**Figure 60 :** Le marcottage chez *Clusia cuneata* (suite). **E :** Exemple d'un axe orthotrope. Noter l'abondance des racines d'accrochage et pivotantes. **F :** Exemple d'un axe agéotrope.

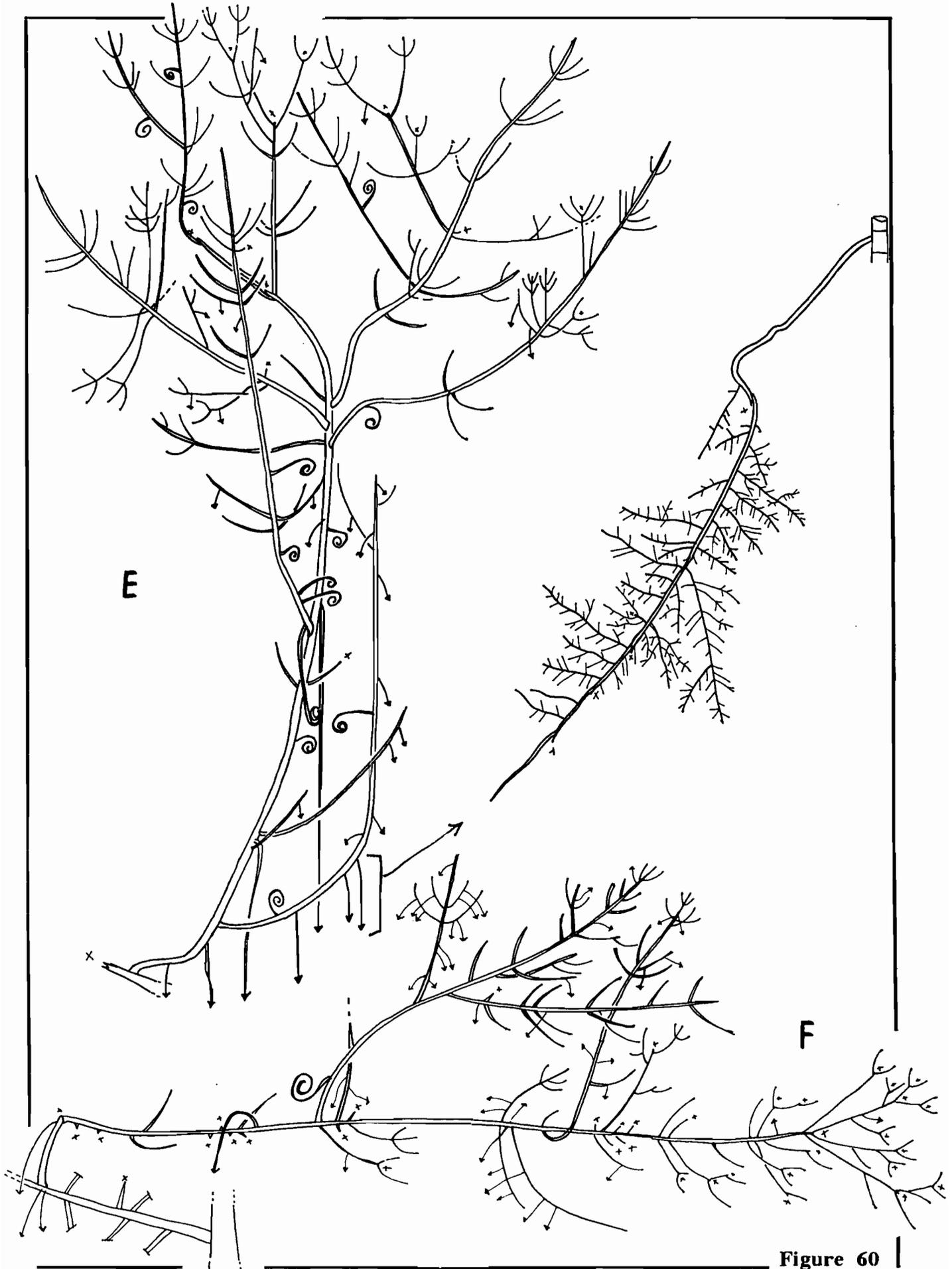


Figure 60 |

### Dynamique de croissance de *Clusia cuneata* Benth.

*C. cuneata* commence sa vie épiphyte (Fig. 61 A) en développant un petit axe caulinaire, monopodial et orthotrope, souvent à croissance lente (succession d'entre-noeuds très courts), gardant peu de feuilles à son extrémité et qui ne se ramifie pas avant que l'individu ait établi le contact avec le sol. Son système racinaire, par contre, présente une évolution très rapide. D'abord la racine primaire est remplacée par un système racinaire adventif. Elle constitue cependant avec ses racines latérales, le premier système de fixation et de nutrition de la plantule. Parallèlement, le système racinaire adventif, prend naissance sur les premiers entre-noeuds de la tige, avec une ramification intense et une croissance en longueur importante, renforce les fonctions mentionnées précédemment et assure en plus l'exploration vers le sol.

Lorsque l'organisme grandit, les événements caulinaires restent encore discrets par rapport au système racinaire. En effet, la jeune tige forme ses premières branches, alors que l'appareil racinaire a déjà établi quatre catégories d'axes avec lesquels il atteint le sol et assure les fonctions vitales de la plante.

A partir de ce stade, *C. cuneata* va exprimer son architecture élémentaire et deviendra alors susceptible de fleurir (Fig. 61 B). La croissance des axes basaux concernés par la floraison, se poursuit grâce au développement de bourgeons sous-jacents à l'apex qui génèrent des fourches divariquées, lesquelles reproduisent la structure de l'axe qui les porte. Les racines d'accrochage, d'abord confinées au tronc, s'étendent maintenant à la base de ces fourches renforçant la fixation de l'organisme.

En grandissant, la plante développe une cime avec des structures difficilement interprétables (Fig. 61 C), capables de s'intercaler dans la couronne du support. Le tronc fleurit terminalement et atteint alors sa hauteur définitive. Cependant, sa croissance en hauteur peut se poursuivre, comme pour les branches, grâce à la formation dans sa partie subterminale, de modules lianescents. Par affaissement des branches et formation de points d'ancrage, la cime de *C. cuneata* adulte s'aplatit et s'élargit latéralement, explorant les espaces vides et rayonnant autour du support.

Si une partie de la cime tombe au sol (Fig. 61 D), elle se propage grâce à une aptitude réitérative très puissante qui s'exprime au travers du marcottage. Ce fragment de plante, placé dans des conditions difficiles de sous éclairage, fait preuve d'une vigueur et d'un opportunisme exceptionnels. Le comportement très varié des axes marcottés, permet la colonisation du milieu terrestre et la ré-exploration des espaces aériens.

---

**Figure 61** : Les différents stades de développement de *Clusia cuneata*. **A** : La plantule et le jeune héli-épiphyte au stade de l'unité architecturale. **B** : Evolution de la structure lorsque la plante se sexualise. **C** : L'adulte ayant construit sa cime par vagues réitératives successives. **D** : Evolution des axes lors du marcottage d'un fragment d'héli-épiphyte tombé au sol.

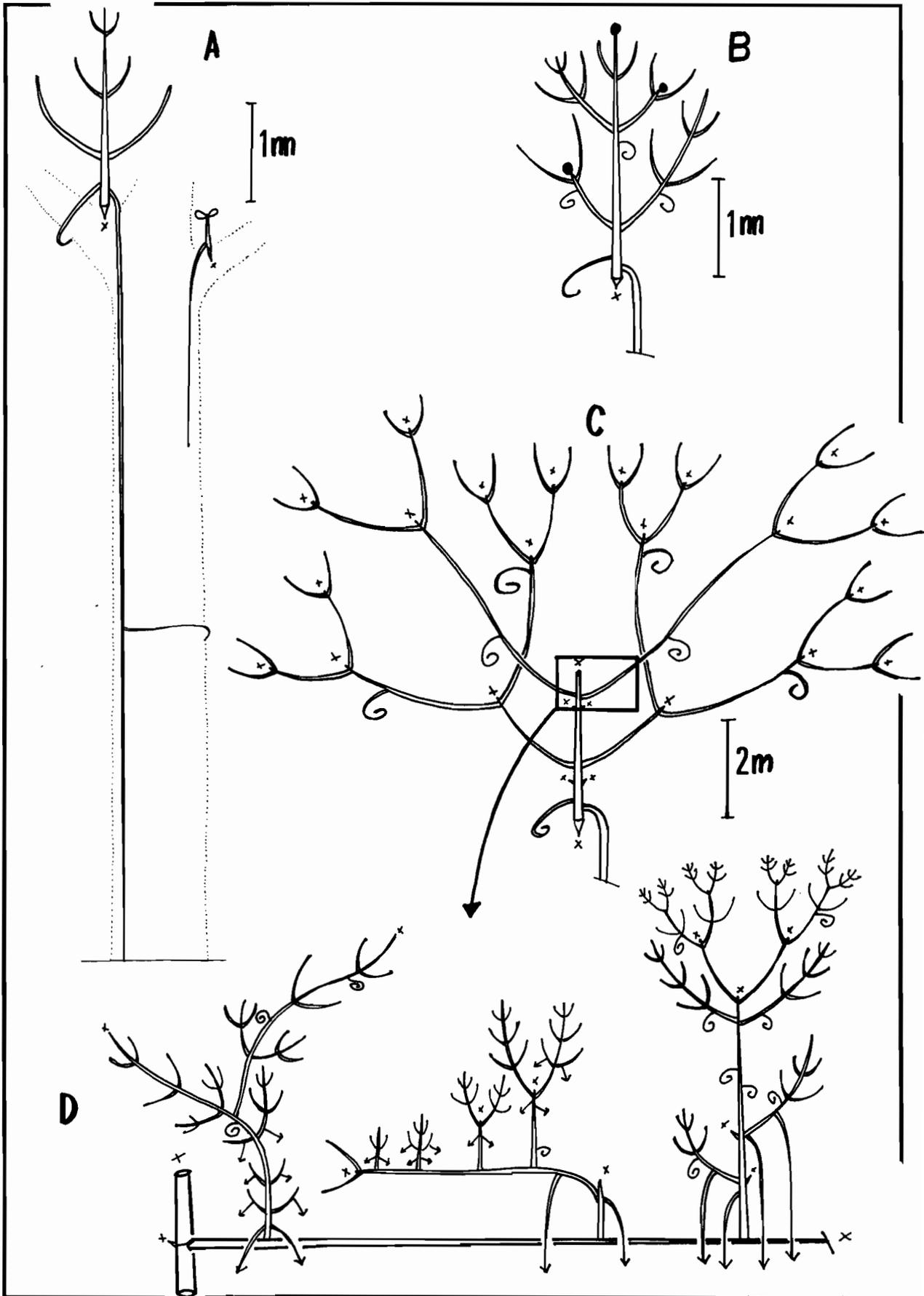


Figure 61



**Blakea JP 253.****MELASTOMACEAE**

(Herbiers : JP 253, JP 254, JP 258)

La famille des Melastomaceae a fait l'objet de différentes études architecturales et morphologiques (Dauchez 1977, Hallé *et al.* 1978, Cremers 1983) ; elle abrite cinq genres ayant des représentants épiphytes ou héli-épiphytes (cf annexe 1). Les plus importants en nombre d'espèces héli-épiphytes sont *Blakea* (qui aurait 60 espèces héli-épiphytes sur 100 environ) et *Topobea* (dont 20 espèces sur 50 auraient également ce mode de vie, Madison 1977).

L'exemple que nous présentons n'a pas pu être déterminé\* au niveau de l'espèce, faute d'échantillons fertiles. Toutefois, nous tenons à l'introduire dans ce travail pour plusieurs raisons. D'une part il contribue à élargir la zone géographique d'étude. D'autre part, ce *Blakea* commence sa vie au sol ou très bas sur le tronc des arbres, ainsi il pourrait faire partie des espèces héli-épiphytes "occasionnelles", c'est à-dire qui poussent la plupart du temps au sol et de temps en temps sur une plante support, lorsque les conditions du milieu (par ex. la lumière) s'y prêtent. Par conséquent, cette espèce pourrait apporter un exemple de formes intermédiaires entre les terrestres purs et les épiphytes.

Les espèces du genre *Blakea* sont fréquentes dans les forêts humides de la côte Pacifique des Andes colombiens et vénézuéliens, mais aussi des forêts de terres basses et des savanes naturelles (Wurdack 1973, Gentry 1993). Les descriptions qui suivent proviennent des individus rencontrés dans le Parc National Sierra Nevada (Cordillère des Andes, Vénézuéla) dans une forêt humide à environ 2000 mètres d'altitude.

**La plantule**

Les informations sur la plantule proviennent d'une plantule se développant dans le sous-bois, à proximité d'un héli-épiphyte adulte.

L'axe A1 issu de la germination a une trentaine de centimètres de hauteur et 12 entre-noeuds (Fig. 62). Il est ligneux, avec le collet renflé, orthotrope, monopodial et à phyllotaxie opposée décussée. Les derniers noeuds portent des feuilles inégales (anisophyllie). La base de cet axe présente plusieurs axes comparables à l'A1. Certains ont entre 7 et 9 entre-noeuds, d'autres en ont seulement 1 ou 2. Les premiers sont vigoureux et peuvent être plus grands que l'axe A1.

---

\*Les échantillons ont été examinés par le Dr. Suzanne Renner, qui remplace actuellement au Smithsonian Institution le Dr. Wurdack, décédé au mois de mai de cette année.

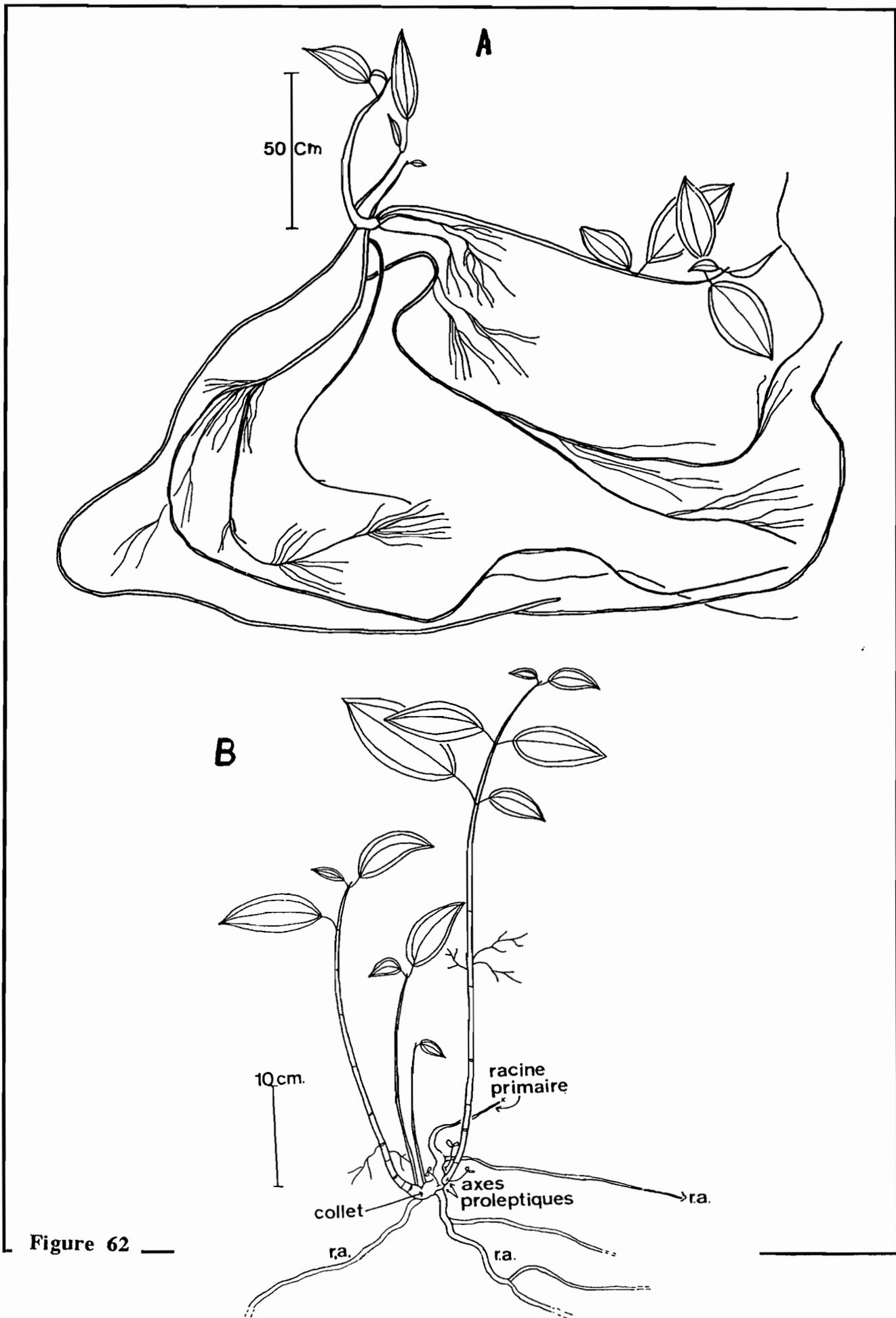


Figure 62

Dans le prolongement de la tige initiale (A1) se développe la racine primaire à durée de vie très courte (Fig. 62). Elle s'allonge horizontalement avec une trajectoire sinueuse sur une dizaine de centimètres, puis arrête sa croissance. A sa base elle a un diamètre de 3 à 4 mm qui diminue brusquement avec la longueur. Sa ramification est diffuse et dense, les racines latérales courtes sont disposées sur toute sa longueur et sa circonférence, tandis que les racines latérales longues, d'une vingtaine de centimètres, se développent vers l'extrémité de la racine primaire, à la manière des relais.

Mais l'essentiel du système racinaire se développe sur la partie élargie du collet. Il s'agit d'un système adventif remarquable par rapport au développement du précédent et par rapport à la partie caulinaires ; il peut couvrir à ce stade plus d'un mètre carré de surface. Il est constitué de deux ou trois racines longues, monopodiales et ligneuses, dont le diamètre est supérieur à celui de la racine primaire et même à celui des axes caulinaires. Elles portent à des intervalles irréguliers, des racines fines et courtes extrêmement ramifiées. Nous ne les avons pas analysées en détail, mais elles semblent correspondre à des racines nourricières renouvelables, qui se forment également, à la base des axes caulinaires.

## La jeune plante

### •Système caulinaires

Le jeune *Blakea* (Fig. 63) germe très bas sur le tronc de l'arbre support, de 50 cm à 5 m au dessus du sol. D'ailleurs, aucun des exemples rencontrés ne s'installe aussi haut que les autres hémiphytes que nous avons étudiés.

Il est constitué de plusieurs axes principaux et équivalents (A1 et A1'), l'axe A1 étant plus long que le A1'. Ils sont monopodiaux, d'environ 6 m chez l'individu observé, orthotropes, très souples, s'affaissant sous leur propre poids. Les feuilles, à phyllotaxie opposée décussée, sont en place dans la partie distale des axes, alors que celles du bas sont tombées. A chaque noeud se développe une paire de feuilles inégales dont l'une a environ 15 cm et l'autre présente à peine 2 à 5 cm de longueur. La ramification, rythmique, donne naissance aux branches situées sur la partie distale de l'A1.

Les branches (A2) à développement immédiat sont orthotropes ; les plus basses s'affaissent et peuvent former avec l'axe A1 un angle d'environ 60-70°. Elles portent à leur tour des rameaux (A3) à croissance limitée, non ramifiés.

La partie sub-terminale de l'A1 porte deux branches ramifiées, concurrentes du tronc.

---

**Figure 62** : La plantule de *Blakea* terrestre. **A** : La vue d'ensemble montre l'importance du système racinaire adventif (ra) aux jeunes stades ; il peut couvrir plus de 1m<sup>2</sup> de surface. **B** : Détail de la plantule. Noter l'émission des jeunes tiges (A1, A1') à partir du collet renflé.

A la base des A1 et A1' sont situés de nombreux rejets ramifiés en A2. Leur croissance secondaire est faible et leur port retombant (Fig. 63)

#### •Aspects racinaires

La jeune plante forme à partir du collet renflé, un axe racinaire pivotant principal d'origine adventive. Ce pivot est solidaire du support et atteint le sol. Des pivots supplémentaires peuvent se former ultérieurement, toujours dans la même zone, à proximité du collet et à la base de la tige principale. Nous n'avons pas vu de racines d'accrochage formées sur les pivots.

L'ancrage du jeune plant concerne essentiellement le système caulinaire (les axes A1 et A1'). Il s'effectue par les racines d'accrochage insérées sur la partie non ramifiée de la tige, au niveau des noeuds, et de manière plus discrète au niveau du collet. Ce sont des racines grêles mais lignifiées et peu ramifiées à leur extrémité. Elles entourent le tronc du support et se forment dans les endroits où la tige du *Blakea* est en contact avec ce dernier.

Les axes basaux à développement retardé présentent, également au niveau des noeuds, de nombreuses racines adventives fines et très ramifiées. Lorsque la germination est très basse ces axes atteignent le sol et s'enracinent.

### La plante adulte

#### •Système caulinaire

*Blakea* sp. adulte présente un port non autoportant de longueur variable entre 6 et 10 m. Les axes caulinaires principaux résultent de l'empilement des nombreux réitérats qui s'étalent sur le tronc du support.

L'A1 et l'A1' du jeune plant ont atteint leur longueur maximale, probablement suite à la floraison apicale. Un ou deux relais à développement immédiat, se trouvent à l'aisselle des dernières feuilles formées à l'extrémité de ces axes. Ils constituent des réitérats (A1") de longueur variable, très souples et flexueux, pouvant entourer le tronc du support. Chaque relais forme dans sa partie distale des branches et des rameaux semblables à ceux du jeune plant.

On voit également sur la partie médiane et distale de ces réitérats, d'autres relais très longs, apparemment plus longs que les axes initiaux et qui dérivent les uns des autres par une ramification monopodiale. Leur structure est comparable à celle mentionnée précédemment.

Chaque réitérat forme à sa base, des racines adventives d'accrochage qui font plusieurs fois le tour du tronc du support et qui se ramifient à leur extrémité, maintenant l'hémi-épiphyte plaqué à son support.

Nous n'avons pas d'information supplémentaire sur le système racinaire, ni sur la floraison.

---

**Figure 63** : Jeunes *Blakea* en condition hémi-épiphyte ; noter que leur installation s'effectue assez bas sur le tronc du support. **A** : La jeune plante. **B** : La plante adulte se développant sur une fougère arborescente.

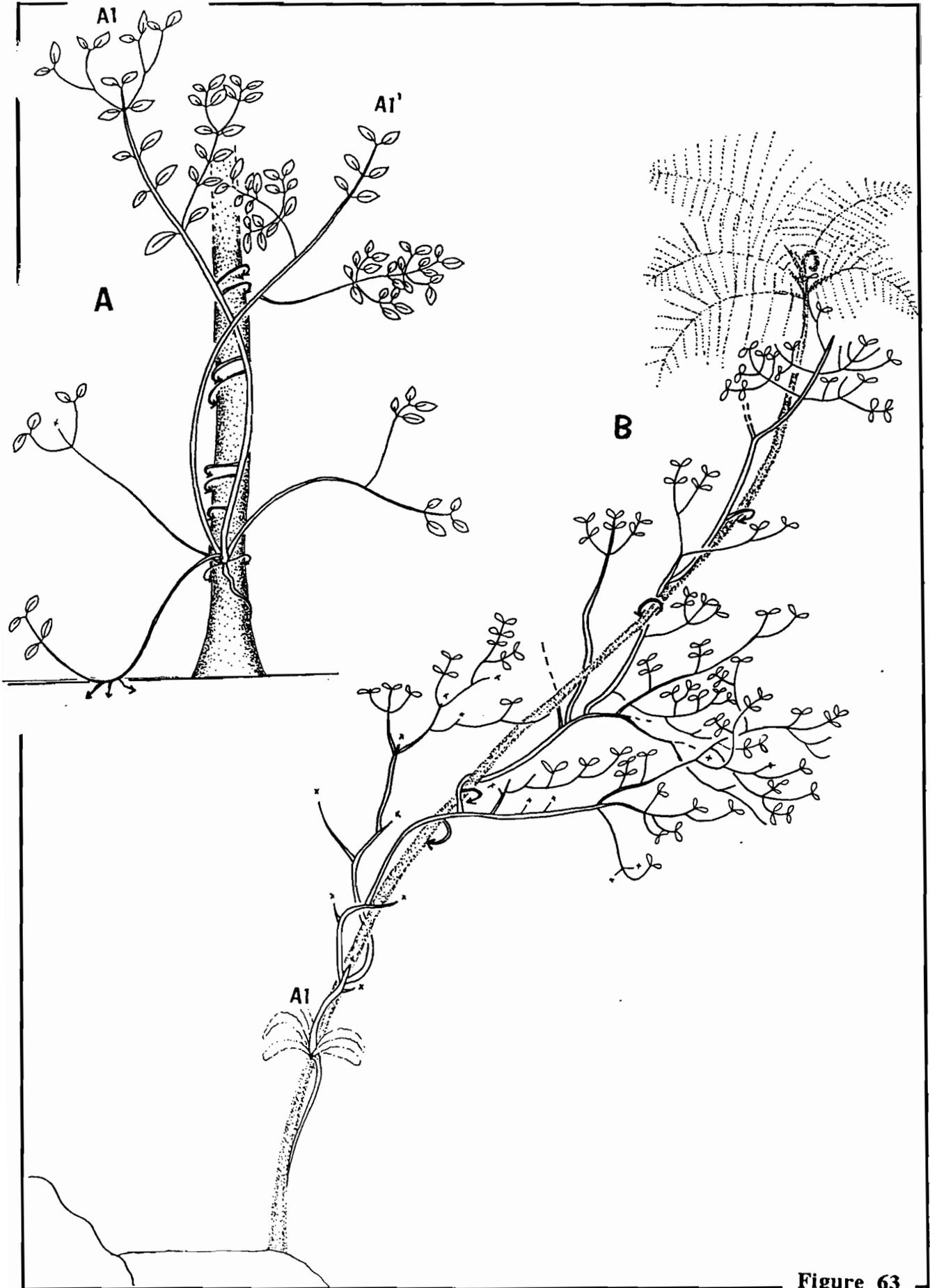


Figure 63

---

### Résumé du développement de *Blakea* JP 253

Hémi-épiphyte plutôt ombrophile, cette espèce semble pouvoir s'installer et s'établir en tant qu'adulte dans le sous-bois, au sol ou très bas sur le tronc d'un support.

Dès ses tout jeunes stades (Fig. 64 A) *Blakea* sp. montre une forte aptitude à la réitération séquentielle et différée. Elle s'exprime au niveau caulinaire, par le développement de plusieurs tiges non ramifiées, qui prennent naissance à la base de la plantule sur la zone renflée du collet. Elle développe aussi un système racinaire primaire densément ramifié et compact ; mais la racine principale autour de laquelle s'organise ce système arrête vite sa croissance. Parallèlement l'organisme a formé un système adventif localisé sur le collet renflé et sur les premiers noeuds de la tige, remarquable par son étendue, qui remplace le précédent.

Lorsque la croissance se poursuit, la plante développe une unité architecturale monopodiale à trois catégories d'axes orthotropes et probablement à floraison terminale, qui tendent à s'affaisser sous leur propre poids (Fig. 64 B).

Elle réitère alors de façon basale et terminale. A la base, apparaissent des rejets à partir de bourgeons latents dont la formation s'échelonne tout au long de la vie de la plante. La réitération terminale est séquentielle ; elle s'exprime par le développement de relais qui apparaissent dans la partie sub-terminale du tronc (A1'). Sur ces derniers se forment de nouveaux réitérats (A1'', A1''', etc.), plus longs que les axes qui les portent (Fig. 64 C). Ils sont très souples, et peuvent au moyen de racines adventives, s'ancrer au support et longer le tronc et ses branches maîtresses. Le développement de cet hémi-épiphyte se déroule donc à l'intérieur de la cime de l'arbre support.

Les réitérats basaux qui ont l'occasion de toucher le sol peuvent s'enraciner et se redresser terminalement. Je n'ai pas pu suivre leur devenir ultérieur. Il est possible qu'ils donnent naissance à de nouveaux individus isolés.

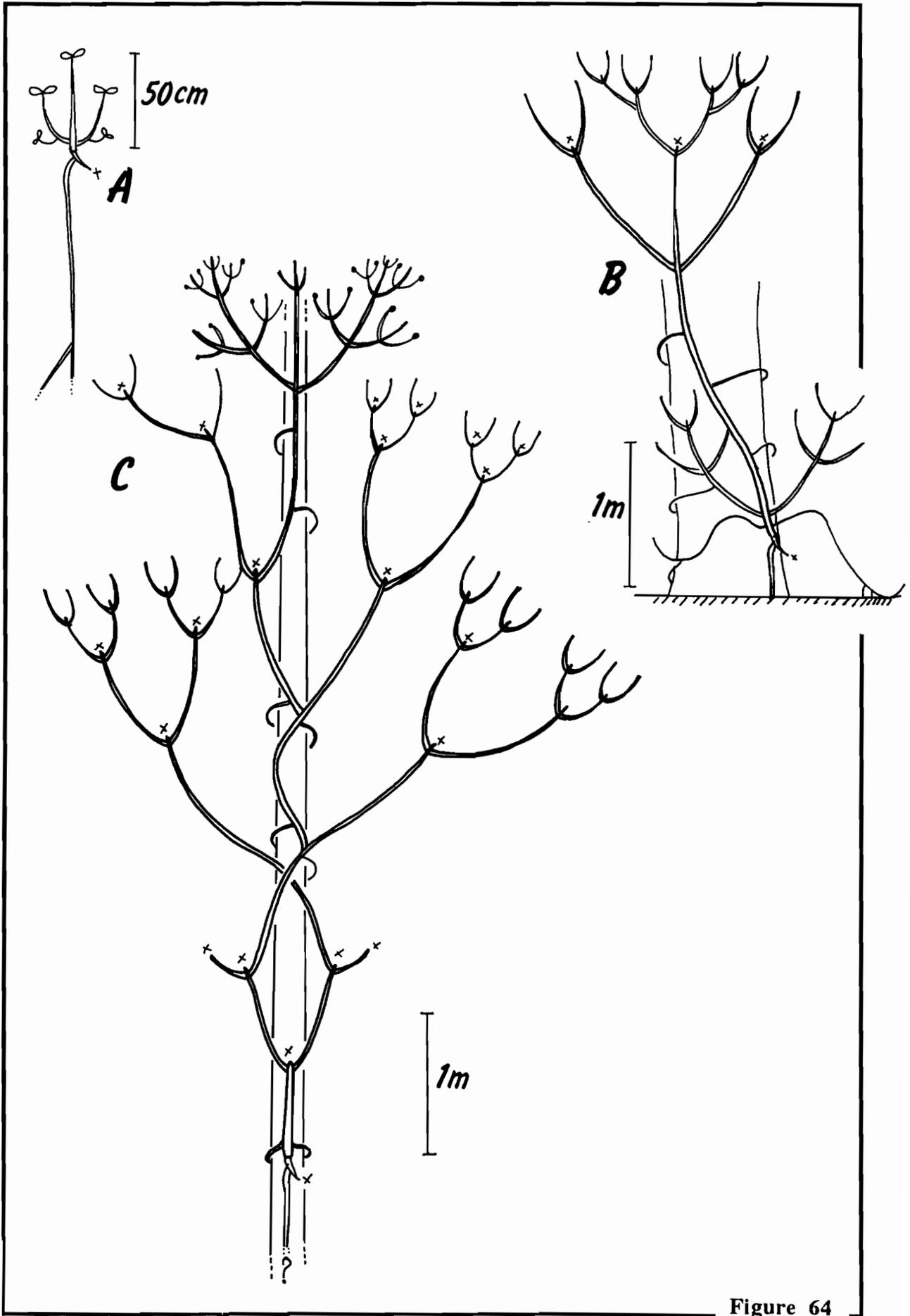


Figure 64



# Chapitre V

## Synthèse des résultats et discussion

### 1 - Richesse et répartition des héli-épiphytes

L'étude de la répartition et de la richesse des héli-épiphytes, permet d'identifier quelques tendances qui peuvent ouvrir des pistes pour des études futures.

L'analyse d'un hectare de forêt primaire de plaine en Guyane (station de St. Elie) totalise 14 espèces d'héli-épiphytes (dont une non identifiée) et 98 individus. La prédominance (en nombre d'espèces et d'individus) des *Clusia* et *Coussapoa* par rapport aux *Ficus* a été mise en évidence. Ceci a été également montré par Kelly (1985) pour les forêts humides de la Jamaïque, où l'importance en biomasse et en nombre d'individus des héli-épiphytes du genre *Clusia*, par rapport à d'autres genres comme *Blakea*, *Ficus* ou *Oreopanax* est remarquable.

Si l'on compare ces résultats avec les recensements (non publiés) que nous avons effectués dans le même site d'étude, mais dans d'autres situations (recrû forestier "Arbocel", lisière et bords de pistes) on constate la même tendance (Tableau VII en annexe 3), *Clusia* est toujours le genre le plus abondamment représenté.

D'après la Check-list of the plants of the Guianas (Boggan *et al.* 1997) en Guyane française, *Ficus* serait le genre le plus diversifié (28 espèces par rapport aux 6 espèces de *Coussapoa* et 14 chez *Clusia*).

A St Elie *Ficus* est représenté par 54% de ces espèces. Par contre on y rencontre 71% des espèces de *Clusia* et la totalité des espèces de *Coussapoa* citées pour la Guyane.

Le pourcentage d'arbres colonisés (17%) dans la parcelle étudiée à St Elie est plus élevé que les valeurs provenant d'autres forêts tropicales telles qu'au Vénézuéla (Putz et Holbrook 1986, Putz 1983), Panama (Todzia 1986), Côte d'Ivoire (Michaloud et Michaloud-Pelletier 1987), Zimbabwe (Guy 1977).

Les héli-épiphytes se développent sur une grande diversité d'arbres supports et colonisent davantage les arbres de gros diamètre ( $\geq 50$  cm). Cette préférence semble être assez répandue chez les héli-épiphytes ; ainsi le montrent les résultats concernant les figuiers héli-épiphytes en Côte d'Ivoire (op cit.) où la moyenne de diamètre des arbres occupés est de 72 cm, à Bornéo les hôtes ont

un diamètre supérieur à 60 cm (Leighton & Leighton 1983), au Costa Rica les arbres colonisés ont un dbh supérieur à 45 cm (Clark & Clark 1990) et au Mexique il est supérieur à 30 (Williams-Linera 1992).

L'observation des arbres de bords de piste nous a permis de constater par ailleurs, que l'Angelique (*Dycorynia guianensis*) de même que les Gonfolos (*Qualea rosea*, *Ruizterania albiflora*) sont peu occupés à l'exception de très vieilles cimes. A l'autre extrême, *Caryocar glabrum* est l'hôte privilégié d'un grand nombre d'espèces et d'individus hémi-épiphytes. *Caryocar glabrum*, avec des diamètres fréquemment supérieurs à 124 cm, est de loin l'espèce présentant les plus gros arbres.

Dans la forêt de St. Elie les hémi-épiphytes se trouvent davantage en situation de mi-pente. Daniels & Lawton (1991) en étudiant les préférences d'habitat d'un figuier étrangleur (*Ficus crassiuscula*) au Costa Rica, constatent également qu'ils sont plus abondants dans les forêts de pente. Dans notre site d'étude ils germent relativement haut, à une distance du sol d'environ 22 m en moyenne, dans une canopée dont la hauteur moyenne est de 30 m. Ceci pourrait dénoter le caractère héliophile des groupes étudiés, par rapport à *Coussapoa trinervia* ou *Blakea* rencontrées au Vénézuéla, dont les sites de germination sont très bas. Ces dernières sont des habitants du sous-bois et non pas de la canopée.

Par ailleurs on constate que les hémi-épiphytes occupent de milieux fortement contrastés. Les 3 genres recensés sont plus nombreux et plus diversifiés sur les bords de piste ou les zones de lisière que dans la forêt primaire. Ceci va dans le sens des observations de Berg (com. pers.) et Putz & Holbrook (1989) lorsqu'ils analysent les figuiers hémi-épiphytes des "Llanos" du Vénézuéla et montrent l'importance du groupe dans ces milieux ouverts.

De plus, leur répartition concerne, outre la voûte forestière, les zones dépourvues d'arbres. Par exemple à Arbocel, où ils atteignent l'abondance maximale, ils se développent avec un grand succès au sol, faute de supports. La colonisation par les hémi-épiphytes dans cet endroit a pu se faire par des apports externes, à partir de graines retenues dans les fissures des écorces d'arbres coupés et laissés sur place et/ou par la voie de la propagation végétative (rejets de souches, drageons, marcottage).

## 2 - Hémi-épiphytes et plantes pionnières

Ces constatations conduisent à l'idée que les hémi-épiphytes pourraient être des plantes pionnières, même si elles n'ont pas nécessairement tous les aspects du "syndrome pionnier".

Lorsque on analyse le travail de Sanoja (1985) en vue de caractériser les arbres pionniers tropicaux, où il en incluait déjà certaines espèces de *Ficus* terrestres, on constate qu'il existe de nombreux caractères communs aux arbres pionniers et aux hémi-épiphytes.

Nous avons extrait de l'étude de Sanoja (op. cit.) certains caractères des pionniers, pour illustrer les ressemblances avec les héliophytes :

- 1 - les arbres pionniers sont des plantes héliophiles appartenant à un nombre de taxa réduit,
- 2 - la plupart des plantes pionnières occupent un grand nombre de niches écologiques (chablis forestières, bosquets en savane, zones antropisées, etc.)
- 3 - en forêt primaire leur présence indique l'emplacement d'un ancien chablis,
- 4 - elles produisent en grand nombre de petites diaspores (5 à 6 mm maximum) avec une durée de vie de plusieurs mois au moins, pouvant germer rapidement mais étant aptes aussi à entrer en dormance,
- 5 - elles sont souvent dispersées sur des surfaces relativement importantes par rapport aux espèces typiquement forestières (Ewel 1980 in Sanoja ),
- 6 - la dissémination est d'une manière générale effectuée par les oiseaux et les chauves-souris, exploitant une faible variété de fruits (de Foresta *et al.* 1984), alors que la forêt primaire en offre une grande diversité (Sabatier 1983),
- 7 - ce sont des plantes à croissance rapide, mais elles ne deviennent importantes, comparativement aux forestiers, que quelques mois après la germination. Les arbres forestiers disposent de réserves à partir desquelles ils édifient rapidement des organes de taille relativement importante. Mais une fois que le jeune pionnier possède une surface assimilatrice suffisante, les vitesses de croissance sont bien supérieures à celles des essences forestières,
- 8 - quelques espèces pionnières se caractérisent par leurs jeunes axes creux, comme *Cecropia* (et *Coussapoa* chez les héliophytes)
- 9 - l'architecture des pionniers des tropiques humides est particulièrement stéréotypée ; ils réalisent un modèle de croissance sans s'en écarter (voir § UA caulinaire),
- 10 - la couronne des pionniers est peu ramifiée, présentant un aspect dégarni, notamment lorsqu'il s'agit d'espèces à grandes feuilles, comparativement aux arbres de la forêt,
- 11 - ces plantes réitérent lors d'un traumatisme de manière vigoureuse, elles ont la capacité à rejeter de souche (Aumeeruddy 1984) apparemment à tout âge,
- 12 - les anastomoses sont fréquentes au sein d'un peuplement pionnier, entre individus d'une même espèce et entre espèces et genres différents (Kahn 1978, Hallé com. pers.),
- 13 - l'aptitude à émettre des racines adventives n'est pas une spécificité des pionniers, cependant certains développent des racines échasses comme *Macaranga hurifolia*, pionnier africain (Kahn 1978) et *Cecropia sciadophylla* américain (Kahn 1983) ; Hoyos (1979) signale un système racinaire superficiel pour un certain nombre d'arbres pionniers vénézuéliens. Sanoja (1985) insiste sur l'importance d'un système racinaire adventif chez ces plantes qui vient compléter une exploitation souterraine peu importante.

Même si certaines espèces pionnières persistent dans la canopée et deviennent des grands arbres de la forêt, comme le signale Mabberley (1992) : *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) en Afrique, *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae) au Brésil, *Albizia spp.* (Caesalpiniaceae) en Nouvelle Guinée, *Shorea curtisii* (Dipterocarpaceae) dans l'ouest Malaisien et *Goupia glabra* (Celastraceae) en forêt guyanaise (Hallé, com. pers.), une des différences majeures entre les plantes pionnières et les héli-épiphytes est probablement la durée de vie relativement courte des premiers par rapport à celle des seconds. Ceci pourrait expliquer en partie que leur rôle dans la forêt ne soit pas le même. Selon Sanoja (op. cit.) les pionniers constituent des communautés "suicidaires" par la création d'un microclimat favorable aux espèces plus tardives de la succession. Un héli-épiphyte par contre, a développé certaines modalités de croissance (voir § l'unité architecturale, la réitération, passage de la vie épiphyte à la terrestre) qui lui permettent de vivre conjointement avec son arbre support. C'est donc principalement par les exigences d'implantation et les modalités de dispersion que les héli-épiphytes pourraient être rangés dans la catégorie des plantes pionnières.

En dehors d'une formation forestière, dans des lieux instables comme les ravins et éboulements, le long des cours d'eau importants, etc., lorsqu'un pionnier ou un héli-épiphyte s'installe, ils rendent le site plus attractif en termes de richesse racinaire et de rétention de sol, de restes d'écorce, de la litière.... Ces groupes de plantes sont rapidement accompagnés par l'installation d'un cortège d'espèces qui contribuent à la formation d'un micro-environnement favorable à la visite des animaux et à une progressive colonisation végétale. De plus, dans ces conditions les héli-épiphytes marcotent et drageonnent abondamment (voir § réitération caulinaire différée). Comme le signalait Sanoja (1985), les conditions écologiques, climatiques et édaphiques notamment, ainsi que l'intensité des activités humaines sont déterminantes pour que la régénération soit efficace. Elle est toutefois favorisée au voisinage d'une forêt mûre.



**Figure 65** : Quelques aspects des héli-épiphytes rappelant les plantes pionnières. **A** : La plupart des héli-épiphytes sont des plantes pionnières de la canopée. Ici, la plantule d'un *Clusia* (Cl) se développant sur *Qualea rosea* Aublet -Vochysiaceae- **B** : Colonisation des endroits dénudés par *Clusia rosea* Jacq.. Noter l'importance du système racinaire adventif. **C** : L'extension et l' anastomose du système racinaire adventif chez un figuier héli-épiphyte se développant au sol dans un recrû forestier. **D** : *Ficus nymphaeifolia* P. Miller se développant en bordure d'une piste forestière.

### 3. - Comparaison des espèces étudiées : les caractères communs et les cas particuliers

#### 3.1. L'unité architecturale (UA) caulinaires

• Toutes les espèces présentées dans ce travail ont une UA entièrement monopodiale, avec peu de catégories d'axes. Dans le genre *Ficus* et chez *Coussapoa latifolia*, *C. angustifolia* et *C. trinervia* les espèces ont quatre ordres de ramification et seulement trois chez *Clusia*, *Coussapoa asperifolia* et *Blakea*. Ces héli-épiphytes ont moins de catégories d'axes que les Conifères, qui peuvent avoir jusqu'à 7 ordres ou d'autres espèces tropicales qui en ont 5, comme *Dryobalanops aromatica*, Dipterocarpaceae de Java et Malaisie (Edelin 1984), *Symphonia globulifera*, Clusiaceae d'Amérique et d'Afrique tropicale (Loup 1994), ainsi que quelques espèces tempérées comme le Platane (*Platanus hybrida*, Caraglio et Edelin 1990) ou le hêtre (*Fagus sylvatica*, Nicolini 1998).

• Les axes constituant l'UA ont une faible différenciation morphologique. La distinction d'une catégorie d'axe par rapport à une autre repose principalement sur des différences quantitatives, telles que la taille, la croissance secondaire, l'orientation plus ou moins verticale de croissance, le nombre d'axes portés par unité de croissance.

• Par contre ces axes ont des différenciations biologiques et fonctionnelles fortes, qui se traduisent notamment, dans leurs aptitudes à l'enracinement. Ces capacités s'expriment de manière plus ou moins abondante selon les espèces : chez *Coussapoa* et *Clusia* le tronc développe des racines pivotantes, des racines d'accrochage et des racines de nutrition. Chez *Clusia* ces potentialités peuvent aussi s'exprimer sur les branches. Par contre les rameaux ne forment pas de racines ou seulement des racines nourricières, caduques à court terme. Ces attributs donnent aux axes ainsi enracinés, des potentialités différentes en terme de durée de vie, de soutien mécanique et physiologique.

• L'orthotropie des axes caulinaires est généralisée au sein des héli-épiphytes étudiés, mais avec des degrés d'expression différents selon les espèces. Cela va de l'axe vertical et plutôt rigide, comme chez *Coussapoa latifolia*, jusqu'à l'axe lianescent, présent chez *Blakea* dont le tronc et les branches tendent à s'affaisser sous leur propre poids dès les jeunes stades.

Le caractère flexueux des axes est accompagné d'entre-noeuds longs permettant l'exploration, tandis que le caractère dressé est combiné avec la présence d'entre-noeuds courts liés à la fonction d'exploitation.

L'hypotonie des branches, répandue chez *Coussapoa asperifolia*, *Coussapoa angustifolia*, *Ficus leiophylla*, *Ficus nymphaeifolia*, pourrait être considérée comme un stade intermédiaire entre l'orthotropie complète et une direction de croissance horizontale. Elle favorise l'expansion latérale des axes et permet à la plante d'explorer le milieu environnant. Pour un héli-épiphyte au stade de l'UA, dont les dimensions sont relativement petites par rapport à la taille de la cime qui le loge, une colonisation latérale pourrait être plus favorable qu'une colonisation verticale pour atteindre les espaces éclairés de la couronne de son hôte.

•Selon les espèces, les héli-épiphytes peuvent construire une première UA de grande ou de petite taille.

Chez *Ficus nymphaeifolia*, *Coussapoa asperifolia* et *Clusia rosea* la taille de l'UA représente une partie considérable de l'héli-épiphyte. Ces espèces ont peu de branches et elles portent peu de rameaux. La différenciation des axes se produit "lentement", c'est à dire que la mise en place de différents catégories d'organes s'effectue progressivement au cours du temps et atteint sa pleine expression tardivement dans la vie de l'organisme ; par exemple *F. nymphaeifolia* jeune ayant germé à une dizaine de mètres du sol et étant enraciné, comporte seulement une tige relativement longue (d'environ 2m de hauteur) avec quelques branches sur sa dernière unité de croissance.

L'UA a de petites dimensions chez *Ficus guianensis*, *F. leiophylla*, *Coussapoa angustifolia*, *C. latifolia*, *Clusia cuneata*. Ces espèces ont une ramification plus dense que les précédentes et la différenciation des axes est relativement rapide ; chez *F. leiophylla*, lors de sa phase épiphyte, la tige d'une dizaine d'uc, mesurant à peine 50cm de hauteur, met en place 3 de ses 4 catégories d'axes.

De grande ou de petite taille, l'importance du volume global de l'UA dans la cime de l'héli-épiphyte et la place qu'elle occupe dans la couronne de l'hôte, sont toujours faibles. Par ailleurs cette UA a une structure toujours stéréotypée par rapport à l'expression de la réitération que nous synthétisons ci-dessous.

### 3. 2.- La réitération caulinaire

Tous les héli-épiphytes étudiés présentent une abondante réitération. Tous les modes de réitération connus, traumatique ou spontanée, séquentielle et différée, totale et partielle, sont représentés. De plus, leur capacité à répéter une structure caulinaire déjà mise en place, intervient avant la complète expression de l'UA.

### 3.2.1 - La réitération totale séquentielle

Elle s'exprime au travers de la métamorphose et est la responsable de la construction de la cime des héli-épiphytes. Certains caractères de l'UA préparent la métamorphose de l'organisme, comme par exemple la capacité d'enracinement des axes rencontrée chez *Clusia cuneata* et la perte progressive de l'hypotonie, fréquente chez *Coussapoa* et *Ficus*.

La métamorphose peut être caractérisée par :

- une direction verticale plus marquée de l'extrémité distale des branches basses par rapport à leur base,
- une direction verticale plus marquée des branches hautes par rapport aux branches basses,
- la longueur des entre-noeuds ; longs à l'extrémité distale d'un A2 qui se transforme en A1 et courts pour un A2 qui reste branche,
- la disparition de l'hypotonie,
- l'acquisition d'un ordre de ramification supplémentaire pour arriver à l'expression d'une UA complète.

Selon les espèces, un ou plusieurs de ces caractères s'expriment lors de la métamorphose et celle-ci conduit :

- à la formation de branches maîtresses le long du tronc chez toutes les espèces étudiées. Cette réitération peut pérenniser les branches comme chez *Ficus nymphaeifolia* ; par contre chez *Ficus leiophylla*, les branches métamorphosées du jeune plant s'élaguent et ne construisent pas la cime définitive. Elle permet l'individualisation d'un tronc dans le dernier cas ou la construction d'une cime presque sans tronc caulinaire dans le premier cas.
- à la formation de fourches à l'extrémité du tronc comme chez *Clusia cuneata* et *Blakea*.
- Elle intervient aussi lors du marcottage de branches ; son expression est remarquable chez *Clusia cuneata* où les branches concernées peuvent grâce à leur enracinement, devenir autonomes par rapport au pied mère, ou comme chez *C. rosea*, acquérir un développement indéfini.

La réitération partielle est moins représentée et moins exubérante que la réitération totale. Elle s'exprime par la formation des fourches à l'extrémité distale des branches, souvent les plus basses et les moins dressées comme chez *Ficus nymphaeifolia*, où elle contribue à élargir et à densifier la cime latéralement.

### 3.2.2. - La réitération totale différée

Elle ne construit pas la cime de l'héli-épiphyte mais elle est essentielle dans la propagation de l'organisme et sa survie. Cette modalité réitérative correspond à deux extrêmes, d'un côté le drageonnement qui reproduit la plante en entier et de l'autre les petits rejets à l'intérieur de la

couronne qui correspondent à la plus petite expression de l'UA mais, d'après les espèces étudiées, sans système racinaire associé.

### Les drageons

Ils se développent le long de la racine pivotante chez *Coussapoa latifolia*, sur les racines d'accrochage chez *Coussapoa asperifolia*, sur des racines aériennes des branches basses (en croissance ?) chez *Clusia rosea* ou au sol, sur des racines traçantes, comme le montrent *Coussapoa angustifolia*, *C. latifolia*, *Clusia rosea*.

Leur expression la plus timide se trouve chez *Ficus nymphaeifolia* (Fig. 24) à proximité du collet (environ 1 à 2m au-dessous), chez les vieux individus ayant perdu une partie de leur cime. Chez *Coussapoa angustifolia* le drageonnement s'exprime également lors d'un traumatisme ; il peut aussi se manifester tardivement dans la vie de la plante comme chez *Coussapoa asperifolia*.

Leur manifestation est maximale et donne des drageons qui s'intègrent dans la construction de l'hémi-épiphyte chez *Coussapoa latifolia*. Ces drageons apparaissent très tôt dans la vie de l'organisme, sont très développés et peuvent atteindre la moitié de la taille de la couronne du pied mère.

### Les rejets

Il y en a de deux types, ceux qui se forment à la base de la jeune tige et ceux qui se développent à l'intérieur même de la couronne.

Les premiers ont différents degrés de développement, conduisant à des structures persistantes chez *Ficus guianensis*, ou de durée de vie courte chez *Coussapoa angustifolia*, *Blakea*. Les rejets peuvent apparaître sur des axes porteurs encore jeunes, ou très âgés : ils peuvent donc être plus ou moins différenciés.

Lorsque les rejets constituent des structures pérennes, ils peuvent avoir un rôle dans la construction de la cime et dans sa forme buissonnante à terme comme le montre *Ficus guianensis*.

Les deuxièmes correspondent à la plus petite expression de la réitération différée ; ils sont négligeables et très localisés par rapport aux structures formées par réitération séquentielle.

Ces rejets se forment sur la partie proximale des branches maîtresses chez les plus grands hémi-épiphytes que nous avons observés, *Ficus nymphaeifolia* et *Clusia rosea*. Chez ces deux espèces, les endroits où se développent les rejets, coïncident avec des zones ayant de nombreux rameaux morts qui rappellent des symptômes de sénescence.

### 3.3. - L'établissement du système racinaire : passage de la phase épiphyte à la phase terrestre

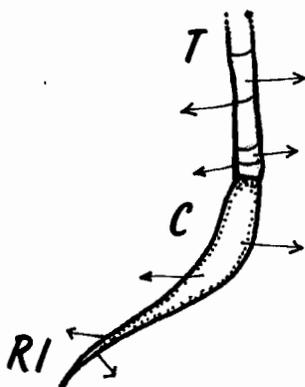
•Le système racinaire primaire est éphémère chez les quatre genres étudiés, avec un développement variable selon les espèces. Chez *Coussapoa latifolia*, *Blakea*, *Clusia cuneata* et chez une vingtaine de plantules de différentes espèces de *Clusia* récoltées dans la cime des arbres, le développement primaire est fugace ; chez *Ficus nymphaeifolia*, *F. leiophylla* et *Coussapoa trinervia* il est plus important. Lorsque les héli-épiphytes se développent au sol, le système racinaire primaire est également éphémère.

Chez *Ficus guianensis*, *Coussapoa angustifolia*, *C. asperifolia* et *Clusia rosea* nous ne pouvons pas affirmer qu'il en soit de même, cependant lorsque la racine primaire entre dans les fissures de l'écorce du support, d'autres racines que nous verrons plus bas, en assurent les fonctions.

Le système racinaire primaire comporte essentiellement des racines courtes et très ramifiées, jusqu'à 5 ordres chez *F. nymphaeifolia*, qui assurent localement l'alimentation et l'ancrage de la plantule.

•Le développement systématique d'un système racinaire secondaire assure l'établissement de l'héli-épiphyte sur l'hôte chez toutes les espèces étudiées. Il s'agit d'un système adventif localisé sur les premiers entre-noeuds de la jeune tige (*Ficus nymphaeifolia*, *Clusia cuneata*), sur le collet renflé\* (*Coussapoa latifolia*, *Ficus leiophylla*, *F. nymphaeifolia*...) et parfois sur la partie proximale de la racine primaire (Fig. ) ; il peut s'étendre plus ou moins sur cette zone selon les espèces.

**Figure 66** : Schéma de la zone concernée par l'enracinement adventif (indiqué par les flèches) chez les héli-épiphytes. T : tige, C : collet, RI : racine primaire.



\* Le collet renflé, trait particulier rencontré chez tous les héli-épiphytes étudiés, est une structure qui évoque celle d'un lignotuber. Sans pouvoir préciser sa nature caulinaire ou racinaire, cette structure se forme en arrière de la racine primaire et à partir d'elle, de nombreuses racines adventives prennent naissance.

Chez toutes les espèces du genre *Ficus* et chez *Coussapoa latifolia* cette structure est lignifiée. Alors que *Clusia cuneata* et *Blakea* montrent un hypocotyle long et charnu, parfois chlorophyllien. Chez ces deux genres la lignification est absente ou faible par rapport aux *Ficus* et *Coussapoa*.

Le système racinaire adventif des héli-épiphytes comporte différents types fonctionnels :

- le(s) pivot(s) d'exploration vers le sol
- les racines de nutrition
- les racines d'accrochage

Chez toutes les espèces étudiées le système de nutrition accompagne le pivot, à son origine dans la zone du collet et à son extrémité distale lorsqu'il arrive au sol.

Le pivot d'exploration verticale présente différentes modalités d'expression. La plus simple est représentée par une racine longue pas ramifiée (*Clusia cuneata*, *Clusia* spp) qui établit le contact avec le sol .

Son expression est plus exubérante lorsqu'il y a plusieurs racines d'exploration dont une va constituer le pivot principal (chez *Ficus*, *Coussapoa* ).

Les racines d'accrochage se forment dans la zone du collet chez toutes les espèces étudiées. Chez *Coussapoa angustifolia* et *C. latifolia*, elles se développent également le long du pivot ; elles gagnent le système caulinaire avec différents degrés selon les espèces : seulement à la base de la jeune tige chez *Ficus guianensis* et *Coussapoa angustifolia*, tout le long de l'axe A1 comme le montre *Blakea*, ou bien non seulement sur le tronc, mais aussi sur les branches et les rameaux comme chez *Clusia cuneata*.

### Le lignotuber

Selon James (1984) le lignotuber est une excroissance ligneuse formée à la base de la tige et sur les "couronnes des racines" renflées. Elle est produite ontogéniquement et fait partie du développement normal de la plante. L'auteur précise que cette structure contient des bourgeons latents, des carbohydrates et des nutriments nécessaires pour le développement de tels bourgeons. Les lignotubers ont été décrits en détail chez les *Eucalyptus* (Myrtaceae), et observés dans d'autres familles comme les Ericaceae, Bruniaceae, Rhamnaceae, etc. soumises aux traumatismes fréquents. Lorsqu'une plante est blessée, de nouvelles tiges et racines peuvent être produites, en utilisant les réserves de carbohydrates et nutriments stockés dans les tissus du lignotuber. Cette capacité régénérative peut préadapter la plante à la propagation végétative.

Chez les plantules des héli-épiphytes (et chez de nombreuses épiphytes) le lignotuber semble être une structure d'importance capitale pour leur établissement. Elle doit fournir l'énergie nécessaire pour la formation des racines adventives, notamment celles qui atteignent le sol, de

quelques dizaines de mètres de longueur, et qui se développent lorsque l'organisme ne dispose que de peu de ressources et peu d'organes assimilateurs.

### 3.4. - Les héli-épiphytes et la croissance d'établissement

La mise en place du système racinaire adventif chez les héli-épiphytes, déterminant pour leur installation sur un arbre hôte, peut être analoguée aux processus de la croissance d'établissement, décrite par Tomlinson (1962) chez les Monocotylédones arborescentes (de diverses Scitaminées *Musa*, *Phenakospermum*, *Strelitzia*, etc. ...) ; postérieurement, elle a été mise en évidence chez les Ptéridophytes, les Cycadophytes, les Gymnospermes et les Dicotylédones (De Mason 1983 in Blanc 1986). Blanc (1986, 1989) montre chez des Dicotylédones primitives, les Chloranthaceae, qu'un arbre peut être édifié par une croissance d'établissement. A notre connaissance, elle n'avait jamais été décrite pour les racines de plantes ligneuses.

Comme le rappelle Blanc (1986), cette modalité de croissance originale correspond à l'émission d'axes de vigueur croissante issus de la base de la plante et se remplaçant dans le temps. Ces axes peuvent devenir autonomes par leur système racinaire adventif et ils ajustent leur vigueur aux conditions lumineuses. D'après cet auteur, ce mode de croissance est fréquent en sous-bois où les conditions lumineuses limitantes, semblent propices à une faible activité cambiale. "L'avantage de cette stratégie de croissance est qu'elle permet à la plante de vivre dans un environnement lumineux donné avec une physionomie et une morphologie ajustées de façon réversible".

La plantule d'un héli-épiphyte, remplace très tôt son système racinaire primaire par un système racinaire adventif de vigueur plus importante issu de la base de l'organisme. Celui-ci remplace également les fonctions d'alimentation et d'ancrage assurées dans un premier temps par le système primaire ; ces racines ont un diamètre et une longueur plus grands que ceux de la racine primaire et atteignent le sol en explorant des espaces nouveaux et distants du site de germination initial.

Ces transformations se déroulent souvent dans des conditions lumineuses de plus en plus faibles au fur et à mesure que la racine se rapproche du sol et elle présente une faible activité cambiale. Lorsque le contact avec le sol est établi la vigueur de la plante augmente, la racine devient plus épaisse, se ramifie, se lignifie et atteint une longueur importante.

Dans ce sens, l'édification du système racinaire adventif mène à réfléchir sur la notion de croissance par établissement. Toutefois ces arguments doivent être pris avec précaution car la racine adventive est un organe différent de la racine primaire, et non pas un axe de la même nature qui en remplace un autre, comme c'est le cas pour l'appareil caulinaire. D'autre part, lors de l'installation du

système racinaire adventif le remplacement s'effectue par le développement d'une seule racine (sauf lors d'un traumatisme) et non pas par la succession d'unités structurales de plus en plus grandes.

### 3.5 - La réitération racinaire

- La réitération racinaire concerne la duplication du système racinaire adventif mis en place précédemment.

Toutes les espèces étudiées présentent une réitération racinaire abondante, qui accompagne souvent l'appareil caulinaire lors de sa construction et de sa réitération. Tous les modes de réitération connus sont représentés.

- Chez les héli-épiphytes elle s'exprime plus tôt et atteint un nombre d'ordre maximum plus élevé que la réitération caulinaire, par exemple chez *Ficus nympheifolia*, lorsque l'appareil caulinaire est au stade de l'UA, son pivot porte déjà 4 ordres de réitérations (voir Fig. 23).

#### 3.5.1 - La réitération totale séquentielle (avec des réserves car il peut y avoir un petit décalage temporel entre la formation de l'axe porteur et la racine)

La réitération totale séquentielle a différents degrés d'expression selon les espèces. Sa manifestation la plus répandue est le développement des pivots supplémentaires sur le pivot principal à proximité du sol, chez toutes les espèces étudiées de *Ficus*, *Coussapoa* et *Clusia*.

La réitération séquentielle est partielle lors de la formation de fourches sur les racines traçantes au sol, rencontrée chez *Ficus nympheifolia*.

#### 3.5.2 - La réitération totale différée

Elle se manifeste lors de la formation de pivots sur un pivot préexistant. Elle concerne seulement l'appareil racinaire et même si elle construit des structures remarquables, elle ne fait que renforcer le système déjà mis en place.

Chez *Coussapoa trinervia* les pivots, après un parcours où chacun est individualisé, ils se fusionnent et constituent un axe massif unique.

L'expression la plus remarquable se trouve chez *Ficus nympheifolia* où la réitération racinaire très abondante associée à une forte anastomose mène à la construction d'un tronc racinaire. Sur celui-ci s'ajoutent de nouvelles racines détachées du support formant un vaste cône en arc-boutants. L'ensemble autorise la totale autoportance de ce figuier.

Lorsque la réitération racinaire gagne le système caulinaire, elle se manifeste avec différents degrés d'intensité par :

- 
- la formation d'un pivot sur le tronc (*Coussapoa trinervia*, *Coussapoa angustifolia*, *Clusia rosea*, *Philodendron solimoesense*\*),
  - la formation des pivots à partir des branches charpentières lors d'un marcottage (piliers racinaires chez *Clusia rosea*, *Coussapoa asperifolia*),
  - la formation d'un pivot à la base d'une réitération totale caulinaires, comme par exemple le pivot d'un drageon montré chez *Coussapoa asperifolia* et illustré ici par *Coussapoa* cf. *microcephala* (Fig. 67). Dans ces cas, la réitération est complète car elle concerne les deux parties, tige et racine, formant de plus, les racines d'accrochage dans la zone du "collet" du drageon.

La réitération différée est partielle :

- lors de la formation de fourches sur les racines latérales des pivots, représentés par des racines fines et courtes, constituant des structures d'alimentation aériennes et au sol, présentes chez toutes les espèces étudiées ;
- dans le cas particulier de l'accrochage : il s'agit de racines formées sur la partie proximale de l'A1 des réitérats caulinaires (*Coussapoa latifolia*), ou sur les pivots (*Ficus nymphaeifolia*), sur le tronc (*Ficus maitin*\*\* ), au niveau du collet (*Coussapoa angustifolia*) et à la base des drageons (*Coussapoa* sp. \*\*\*).

---

\* Espèce étudiée à St Elie, Guyane, et non décrite dans ce mémoire

\*\* Espèce étudiée dans une forêt humide des Andes Vénézuéliens mais non présentée ici

\*\*\* Espèce observée au Vénézuéla, Sierra de Lema, mais non décrite ici

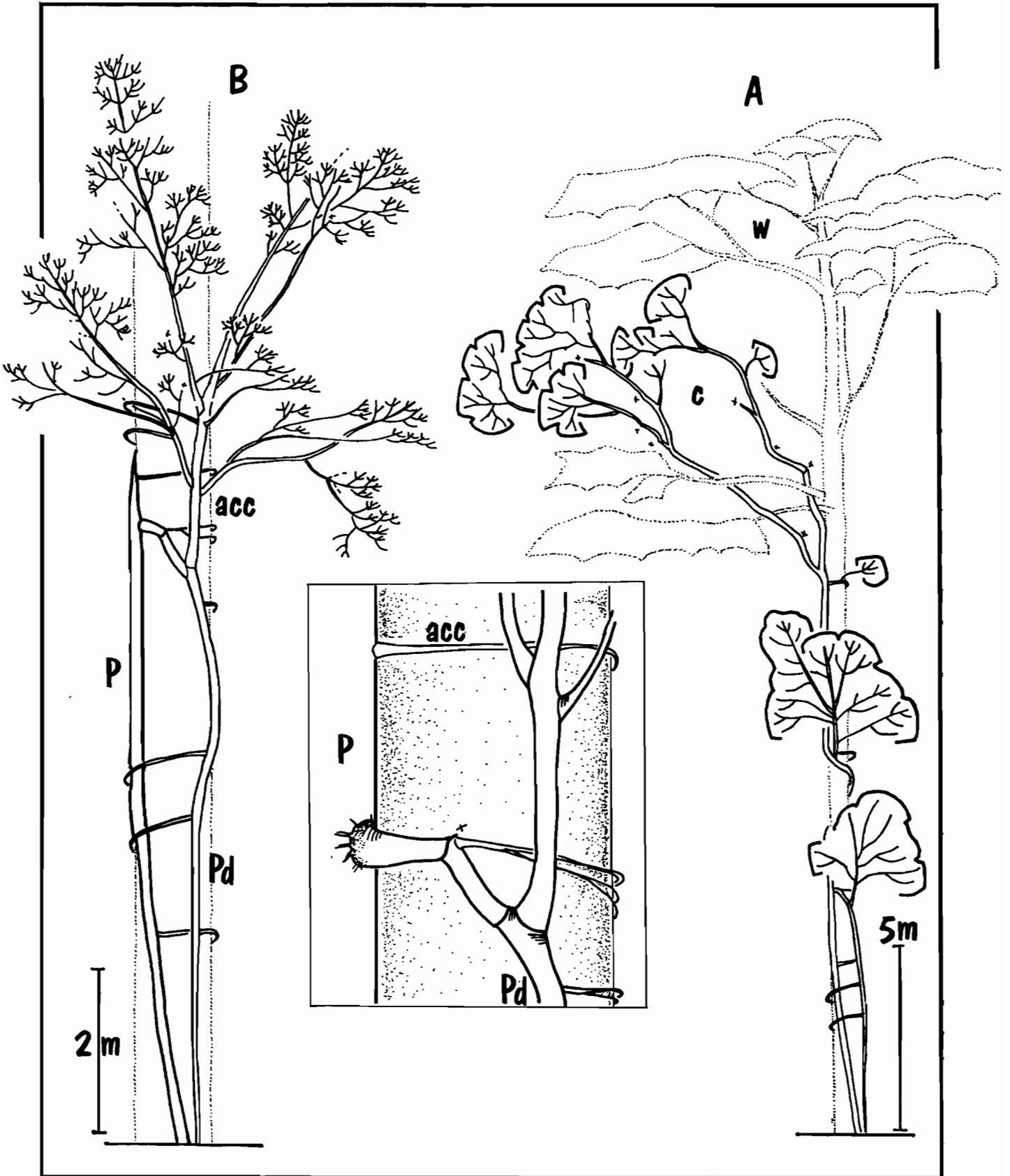
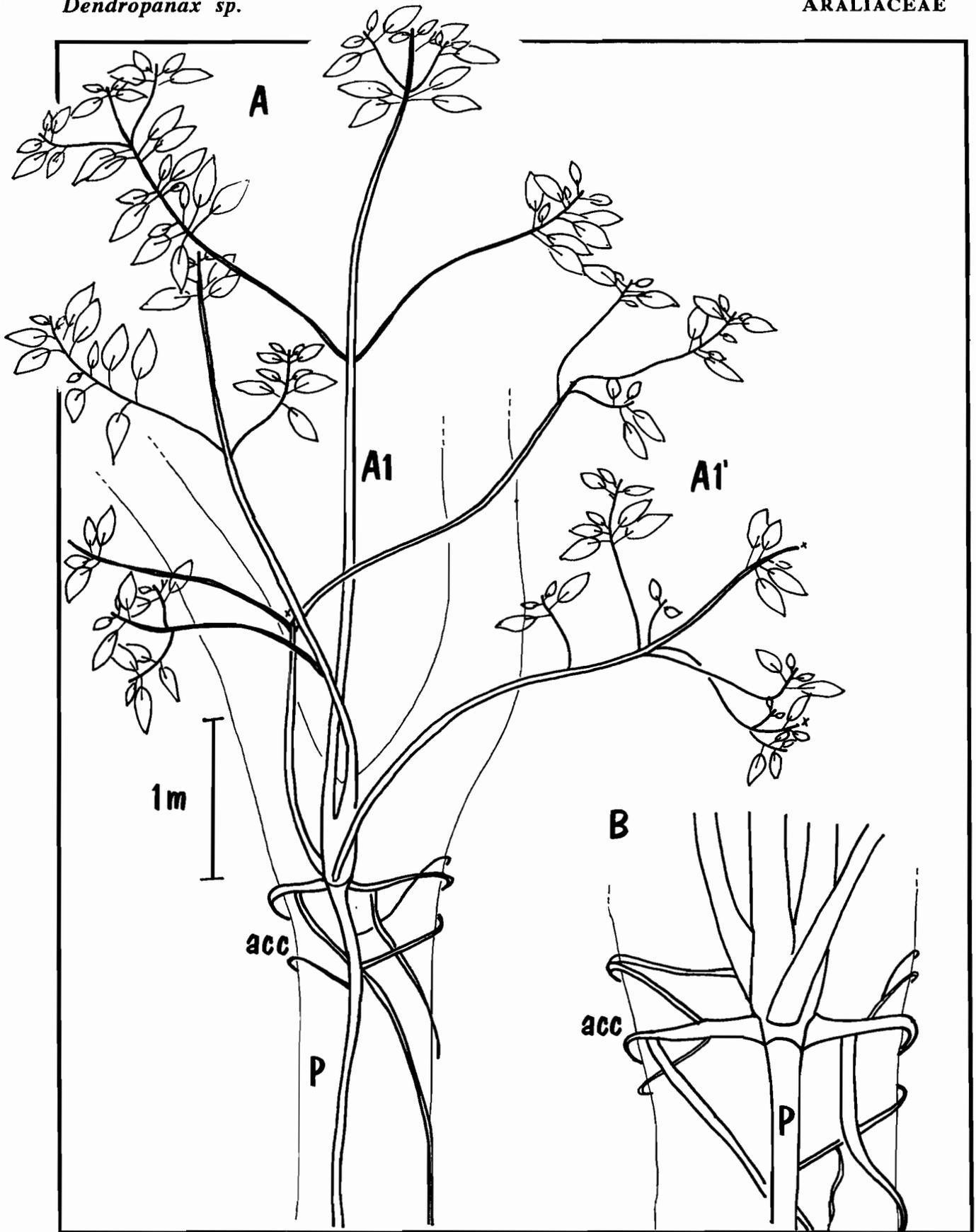


Figure 67 : Exemple de la réitération totale différée, racinaire et caulinaire, chez un héli-épiphyte. A : L'héli-épiphyte sur un "Wapa" (*Eperua falcata* Aublet -Caesalpinaceae). B : Détail du drageon formé sur une racine d'accrochage du pied mère. Noter le pivot propre au drageon et ses racines d'accrochage. W : cime Wapa, C : cime héli-épiphyte, P : pivot pied mère, Pd : pivot drageon, acc : racines d'accrochage.



**Figure 68** : Jeune héli-épiphyte à port buissonnant. **A** : Vue générale. **B** : Détail de la zone du collet montrant l'insertion des axes basaux (A1, A1') du pivot (P) et des racines d'accrochage (acc).

### 3.6 - Comparaison des espèces héli-épiphytes et terrestres

Toutes les espèces héli-épiphytes étudiés peuvent aussi vivre au sol. Nous résumons les caractères majeurs qui varient selon les conditions de vie.

Caractères considérés	Héli-épiphyte	Terrestre
A1 caulinaire (tronc)	réduit ( <i>Coussapoa angustifolia</i> , <i>C. asperifolia</i> , <i>Clusia cuneata</i> , <i>Ficus nymphaeifolia</i> )	plus long-tronc distinct
Rapport taille de la cime et réitération	large/abondante réitération (toutes les espèces étudiées)	étroite/peu de réitération
Enracinement adventif (accrochage)	bien développé ( <i>Coussapoa angustifolia</i> , <i>C. asperifolia</i> , <i>Clusia cuneata</i> )	réduit sauf en situation de stress
pivot racinaire	présent (chez toutes les espèces étudiées)	absent
racines latérales traçantes	sur le pivot lorsqu'il arrive au sol	sur zone du collet
rejet de souche	bien développé ( <i>Coussapoa angustifolia</i> , <i>Ficus guianensis</i> )	absent ou présent mais à faible développement.
marcottage	bien développé ( <i>Clusia rosea</i> )	présent
drageonnement	bien développé ( <i>Coussapoa latifolia</i> , <i>C. asperifolia</i> , <i>C. cf microcephala</i> )	absent ou présent lors d'un traumatisme où dans des conditions de vie difficiles (formation de bord de mer)

L'héli-épiphyte vivant éloigné du sol, sur un arbre, court-circuite la vie dans le sous-bois mais en contre-partie doit investir beaucoup d'énergie dans la construction d'un système racinaire capable d'assurer l'installation de l'organisme. Le pivot aérien, caractéristique d'un héli-épiphyte, permettra à la plante d'augmenter sa vigueur et de développer un système caulinaire plus important que chez l'organisme terrestre.

C'est chez la forme héli-épiphyte que l'aptitude à l'enracinement adventif est la plus accentuée, donnant à l'organisme la capacité de marcotter et de drageonner. L'avantage de ces potentialités est considérable pour une plante qui vit dans la canopée, puisqu'elles permettent d'augmenter la surface d'exploitation photosynthétique et la survie de l'organisme lors d'un traumatisme.

La maturité sexuelle chez un héli-épiphyte, s'exprime plus tard dans le développement que chez l'organisme terrestre. Apparemment le premier investit davantage dans la propagation végétative

que dans la reproduction, mais des études supplémentaires sont nécessaires pour préciser ce comportement.

La forme arborescente ou l'édification d'un long tronc est peu répandue chez les hémiepiphytes étudiés. L'espace disponible dans la canopée étant morcelé, ces espèces doivent l'occuper par différentes voies. La bipolarité existant chez une plante terrestre arborescente n'est probablement pas la réponse la plus efficace. Nous allons voir que d'autres options ont été prises plus fréquemment par les hémiepiphytes et qu'elles apportent des avantages supplémentaires.

#### **4 - Conséquences de la réitération dans l'adaptation des hémiepiphytes à leur milieu**

La valeur adaptative de la réitération chez les hémiepiphytes concerne à la fois la compétition pour l'espace disponible et la survie.

Le rapport que ces plantes établissent avec leur arbre hôte peut s'exprimer de deux manières :

- avoir plus de lumière : pour ce faire l'hémiepiphyte développe différents types de cimes par plusieurs modalités réitératives, telles la réitération apicale, la réitération basale,...etc. ;
- et limiter la croissance du support par différentes stratégies de réitération racinaire qui peuvent aboutir chez certaines espèces à l'étranglement du support.

La survie d'un hémiepiphyte dans un houppier aussi fragile et soumis à perturbation, est résolue par la réitération différée qui permet à la plante de se maintenir et de se propager végétativement, notamment en cas de stress.

##### **4.1 - Compétition pour l'espace disponible**

Elle repose principalement sur les modalités de réitération séquentielle. Elle a un rôle essentiel dans les relations entre l'hémiepiphyte et son arbre hôte car elle détermine l'extension de la cime de l'hémiepiphyte.

##### **La réitération caulinaire et les grandes formes de cimes**

- Hémiepiphyte à cime compacte - Surcimage

Chez *Ficus nymphaeifolia* et *Clusia rosea*, l'appareil caulinaire est principalement constitué par un tronc unique à croissance très importante, portant de longues branches latérales simples. La réitération immédiate ne fait que renforcer cette unité architecturale par l'apparition d'axes supplémentaires dans la partie périphérique de la couronne. Ce processus favorise l'étalement et l'extension de l'organisme et lui permet de surcimer l'arbre porteur (Fig. 65). Cette croissance essentiellement apicale confère à ce figuier et au *Clusia* le comportement typique d'une plante arborescente.

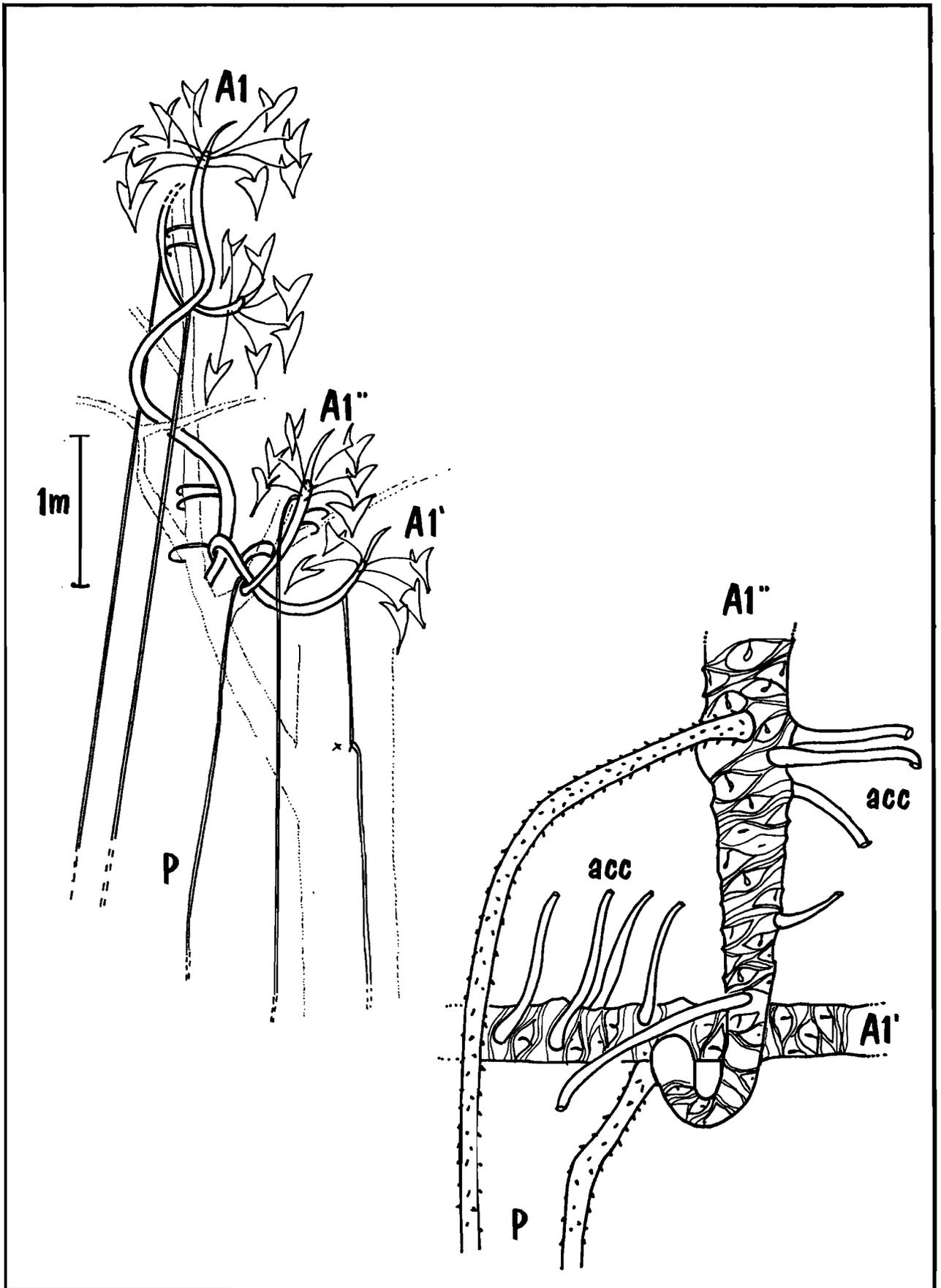
• Hémi-épiphyte à cime fragmentée - Partage des espaces libres en périphérie de la couronne

Chez de nombreux hémi-épiphytes (*Ficus guianensis*, *F. leiophylla*, *Coussapoa latifolia*, *C. angustifolia*, plusieurs espèces de *Clusia* et *Dendropanax* sp.\* Fig. 68, la réitération séquentielle conduit à un mode d'occupation de l'espace complètement différent. La faible croissance en hauteur du tronc et l'existence d'une réitération basale, conduisent ces plantes à se développer complètement au sein de la cime de l'arbre hôte, en compétition pour la lumière avec les branches maîtresses du support. La réitération séquentielle basale semble être une propriété qui pallie cet inconvénient ; elle permet l'apparition d'ensembles ramifiés qui vont s'intercaler entre les branches maîtresses du support, soit verticalement comme chez *Coussapoa* où les réitérats totaux sont dressés (et peuvent éventuellement à un stade avancé de leur vie atteindre la périphérie de la couronne de l'hôte (Caraglio, sous presse), soit plus ou moins horizontalement comme chez les Figueurs cités plus haut, où les réitérats s'affaissent et rayonnent à partir de la souche dans les directions où existe un espace disponible. Ce mode de réitération basale confère à ces espèces un comportement buissonnant.

• Hémi-épiphyte à cime fragmentée - Partage des espaces libres à l'intérieur de la couronne

*Clusia cuneata* et *Blakea* montrent au travers de structures très originales une troisième modalité d'occupation de l'espace. Par réitération immédiate ces espèces forment à partir du tronc, souvent court, des modules longs non autoportant. *Philodendron solimoesense* (Araceae), hémi-épiphyte étudié en Guyane mais non décrit ici, se rapproche des exemples précédents (fig. 70). Cette espèce a la structure d'un sympode très intégré, formé par des modules courts dont chacun fleurit terminalement, sans arrêter la croissance de la tige (voir Blanc 1977, 1978). Par réitération différée ce *Philodendron* émet des axes latéraux, sur la partie basale et distale de la tige (A1). Ces rejets sont de réitérats totaux (A1') munis des racines fixatrices et nourricières qui renforcent l'établissement de

\* Araliaceae étudiée dans une forêt humide de la Cordillère de la Costa, Vénézuéla, et non présentée dans cette étude.



**Figure 69** : Exemple d'un héli-épiphyte à "cime" fragmentée. Noter les nombreux pivots (P) et points d'ancrage (acc) émis par les réitérats (A1', A1'').

l'organisme réitéré, dont les dimensions peuvent être considérables. Lorsque l'axe principal dépasse 3 à 4 m et acquiert un certain poids, son autoportance se trouve compromise. Il présente alors une trajectoire sinueuse, il s'appuie sur les branches du support et les points d'attache se multiplient. Chaque réitérat se dresse dans les trouées du houppier du support, constituant ainsi une "cime" fragmentée. Parfois la base du premier axe formé meurt, mais l'organisme survit grâce à ces réitérats qui continuent à croître et à coloniser de nouveaux sites. Ce mode de réitération rapproche ces espèces du comportement de lianes passant du stade jeune au stade adulte (Coudurier 1992, Delanoë 1992).

#### 4.2 - Réitération racinaire et pérennité de l'hémi-épiphyte

La réitération racinaire a différents rôles dans l'occupation de l'espace par les hémi-épiphytes. Elle intervient pour franchir l'espace qui sépare la plante du sol (fonction d'exploration), et pour la consolidation progressive de l'organisme par la formation d'un ou plusieurs pivots-troncs racinaires (fonction d'édification). Il semble y avoir certaines concordances entre les modalités réitératives du système racinaire et celles de l'appareil caulinaire présentées plus haut.

##### •Réitération racinaire profuse et étranglement

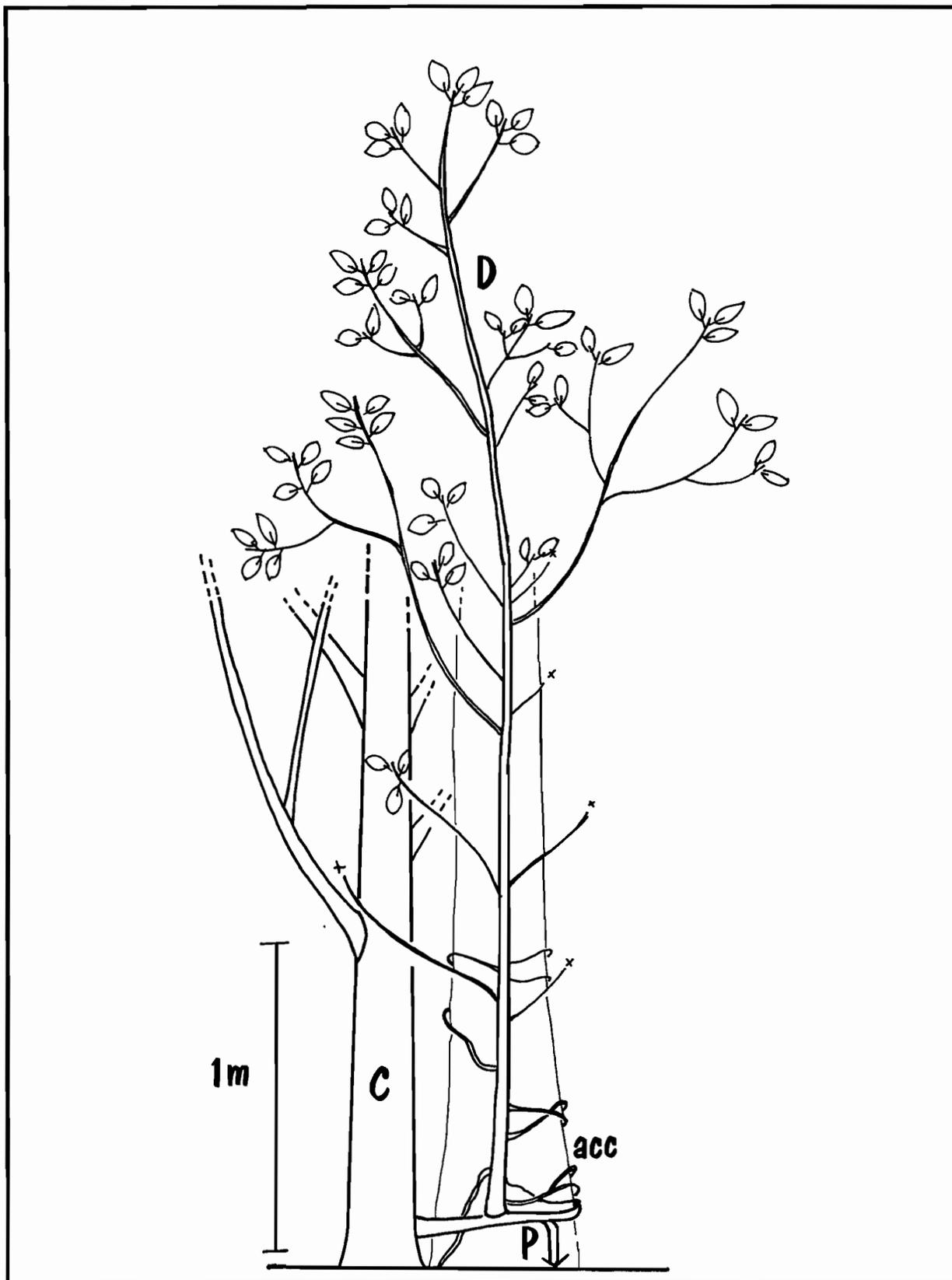
Chez les espèces dont la réitération racinaire séquentielle est abondante\* et dont les axes sont capables de s'anastomoser, comme *Ficus nymphaeifolia*, *F. leiophylla*, et bien connu chez *F. benghalensis*, *F. microcarpa*, *F. altissima*....(la liste est très longue), *Ficus maitin* (hémi-épiphyte étudié dans les Andes Vénézuéliens -Mérida- mais non présenté dans ce mémoire) le développement des racines est en concurrence directe avec celui du tronc de l'arbre support en croissance, au point de mettre sa vie en danger. Ce caractère, lié à l'autoportance assurée par les racines anastomosées, donne à ces figuiers la capacité de surcimer et survivre à son hôte après avoir contribué à l'éliminer.

##### •Réitération racinaire discrète sans anastomoses

Chez *Coussapoa* et *Clusia cuneata* l'existence d'un seul pivot principal, même lorsqu'il forme des pivots supplémentaires à proximité du sol, ne semble pas entraver la croissance de l'hôte. Leur vie est étroitement dépendante de celle de leur support ; lorsque celui-ci tombe il les entraîne

---

\* Formation de plusieurs pivots à partir de la zone du collet, de la base du tronc, de la partie proximale du pivot initial (*Ficus nymphaeifolia*, *Ficus maitin*, *Coussapoa trinervia*, *Dendropanax* sp.) et à partir des branches (les figuiers banyans, *Clusia rosea*)



**Figure 70** : Ce *Coussapoa* (C) a été observé dans une forêt humide de Sierra de Lema, Vénézuéla. A gauche du dessin on observe la base de son tronc (terrestre) avec une racine d'accrochage entourant un arbre voisin à droite. Noter le drageon (D) émis par cette racine en sous-bois, ainsi que les racines d'accrochage (acc) et le pivot (P) associés au drageon.

avec lui dans sa chute. Ce comportement peut-être comparé à celui d'un commensal, ainsi que le soulignaient déjà Benzing et Seemann en 1978.

Les espèces buissonnantes et lianescentes pallient cette dépendance par leur forte aptitude à la propagation végétative comme le montrent *Clusia cuneata* au travers du marcottage, le drageonnement du genre *Coussapoa*, les rejets de souche chez *Ficus guianensis*. Par cette voie ces espèces peuvent coloniser différents arbres hôtes.

**Conclusion :** Chez les héli-épiphytes l'UA présente une structure stéréotypée de faible dimension qui tient une place effacée au sein de la couronne de l'arbre porteur. La compétition entre l'héli-épiphyte et celui-ci dépend directement de ses facultés à réitérer. Selon les modalités de réitération caulinaire séquentielle mises en jeu, l'héli-épiphyte occupe des volumes différents, au dessus, à la périphérie ou à l'intérieur même de la cime de l'hôte. Ceci va dans le sens de la proposition faite par Hallé par rapport à certains figuiers "dépourvu d'UA et qui ne s'accroissent que par réitération d'axes uniques"

Les modalités de réitération racinaire déterminent également leur impact sur l'arbre hôte, lequel peut être tué lorsqu'il loge un figuier étrangleur ; elles autorisent l'autoportance ou non de l'organisme et la colonisation de différents hôtes.

### 4.3 - Survie de l'organisme

Les héli-épiphytes étant des plantes pionnières elles ont trouvées un site de germination nu et qu'aucun autre arbre ne leur disputait. Pour s'y installer, au cours de l'évolution, elles ont développé un comportement spécifique extrêmement "opportuniste" qui repose essentiellement sur leur structure compartimentée (Prósperi 1998).

Cette compartimentation est liée à leur capacité d'enracinement adventif par laquelle des structures comme les drageons et les marcottes acquièrent une certaine autonomie. Chez les héli-épiphytes les exemples sont variés et nombreux ; ces modalités de propagation s'effectuent au sol aussi bien que dans la canopée, s'exprimant très tôt et à tout moment de la vie de l'organisme.

•Le drageonnement, très fréquent dans le genre *Coussapoa*, permet d'explorer de nouveaux espaces, éloignés du point de germination initial et différents de ceux occupés par la cime de l'héli-épiphyte lui-même. Les drageons ont une organisation comparable à celle du pied mère et ils gardent un caractère autonome lors de la fragmentation de la racine dont ils proviennent, et lors du développement d'un système racinaire adventif qui leur est propre (racines d'accrochage, racines nourcières, pivot) et qui assure leur pérennité.

Parfois les drageons sont capables de coloniser des arbres voisins, montrant un retour au comportement héli-épiphytique (Fig. 71). Chez *Coussapoa asperifolia*, poussant en condition terrestre et en bord de mer, sous l'influence de forts vents salés, le drageonnement semble être un efficace moyen de régénération.

•Le marcottage permet à l'héli-épiphyte de conquérir graduellement la cime de son hôte par de multiples points d'ancrage comme chez *Clusia cuneata*, *Ficus amazonica* (Caraglio 1985), *Ficus maitin*.

Chez *Clusia rosea*, comme chez les figuiers banians, le marcottage conduit à la formation de piliers racinaires émis par les branches. Ce marcottage favorise la croissance des branches en longueur, laquelle devient presque indéfinie, et d'autre part, la propagation de l'organisme. Chez les héli-épiphytes l'importance d'un tel phénomène rappelle le comportement des touffes d'herbes, bien connue chez les Graminées, qui finissent par mourir au milieu, se fragmenter et coloniser des endroits éloignés du site de germination.

Chez *Blakea* le marcottage se traduit d'une part par l'enracinement des rejets basaux et d'autre part par des points d'ancrage aériens à la base des réitérats qui lui permettent d'évoluer au sein de la cime de l'arbre support.

Le développement des drageons et des marcottes chez les végétaux tempérés, à été souvent associé aux conditions particulières du milieu, telles l'ouverture de la voûte forestière lors de la chute d'un arbre, l'érosion des berges, l'influence du vent marin sur la végétation côtière, l'impact d'un taillis, du pâturage ou du feu (Koop 1987 Lacey & Whelan 1976, Lacey *et al.* 1982).

En forêt tropicale humide, Blanc (1986, 1989) a montré comment la multiplication végétative par fragmentation des parties aériennes est habituelle et diversifiée chez les plantes de sous-bois, permettant leur persistance et leur déplacement.

Chez les héli-épiphytes, ces phénomènes sont tout aussi fréquents, et peuvent être considérés comme une propriété essentielle de leur biologie qui leur permet de persister dans la canopée et de répondre en cas de stress, par exemple lors d'un volis.

Les modalités de réitération et leur ampleur dans la vie de la plante varient selon les espèces. Mais dans tous les cas, la compartimentation par la voie de la propagation végétative aboutit à la formation de nouveaux organismes capables de :

- survivre lors de la destruction partielle ou totale de l'arbre hôte,
- conquérir de nouveaux sites, différents de celui où ils ont germé, aussi bien dans la couronne de l'arbre hôte que dans le sol en colonisant des nouveaux supports.

**Conclusion :** L'aptitude à la croissance clonale est pour les héli-épiphytes un processus adaptatif essentiel à leur survie. Leur niche écologique est instable et très dépendante du devenir de l'arbre

support. La compartimentation et la fragmentation de l'organisme au moyen de l'enracinement adventif et de la réitération lui garantissent le succès d'installation dans la voûte forestière ; elles garantissent aussi la pérennité de l'espèce.

## 5 - Les héli-épiphytes constituent-ils un type biologique ?

L'héli-épiphytisme peut se définir par un syndrome de caractères convergents. Ce sont :

1 - Des graines de petite taille appréciées et disséminées par de nombreux animaux frugivores et omnivores (chauves-souris, oiseaux, singes...) ; dispersées par l'eau en milieu inondable (Michaloud, com. pers.). Chez plusieurs figuiers lorsque les figues tombent au sol elles sont mangées par des agoutis, des pacas, des pécaris à collier, des tapirs...(Daniels & Lawton 1993). La dispersion par des vertébrés suivie par celle des fourmis existe chez certains figuiers (Kaufman *et al.* 1991, Roberts & Heithaus 1986 in Daniels & Lawton 1991). Ces systèmes ont l'avantage de déplacer les graines et d'augmenter les probabilités d'atteindre des sites favorables à la germination.

2 - L'aptitude des héli-épiphytes à développer rapidement un système racinaire primaire capable d'alimenter et d'ancrer la plantule leur permet de s'installer dans des niches écologiques très variées. Une germination réussie dans la canopée, mais aussi sur de vieilles souches, sur la roche nue, dans les savanes, dans les forêts galerie, sur les bords de pistes forestières,... à sols relativement riches pour les figuiers (Berg, com. pers.) et moins riches pour *Clusia* et *Coussapoa*.

3 - La présence d'un collet renflé qui augmente l'aptitude régénérative caulinare et racinaire. Cette structure peut fournir l'énergie suffisante pour la survie de la plantule loin du sol, permettre le développement d'un système racinaire adventif capable d'explorer de nouveaux endroits et régénérer des parties caulinaires par la formation de rejets de souche.

4 - Le remplacement du système racinaire primaire par un système adventif, pérenne, capable de construire des troncs racinaires qui assurent l'établissement et le soutien de l'organisme.

5 - Le développement du système caulinare discret lors de la phase d'établissement caractérisé par une architecture élémentaire simple, peu ramifiée, non fertile, ayant souvent un feuillage dont les caractéristiques morphologiques et fonctionnelles permettent de réduire la perte d'eau dans des conditions de faible humidité (feuillage coriace, système CAM ; Holbrook & Putz 1992, 1996 ; Luttge *et al.* 1993).

6 - Une réitération racinaire précoce et abondante. Malgré l'absence de structures spécialisées comme par exemple, chez les lianes, les vrilles, les épines etc. l'hémi-épiphyte assure l'accrochage et la progression dans la couronne de son hôte, au travers de l'enracinement adventif répandu au sein du système caulinaire.

7 - Une réitération caulinaire très souple qui reflète une grande adaptabilité, capable d'édifier différentes formes de croissance selon les conditions du milieu. Parfois, un même individu passe d'une phase arbustive à une phase lianescente (*Clusia cuneata*) ou d'une phase lianescente à une autre arborescente (*Ficus crassiuscula*, Daniels & Lawton, 1993).

8 - Beaucoup d'arbres sont capables de former de clones, et de se déplacer au cours de leur vie : les palétuviers, les vieux châtaigniers ou chênes (voir Drénou 1994), les clones de résineux, etc. Pour les hémi-épiphytes l'aptitude très développée à la formation de clones représente une adaptation essentielle à leur survie, rendant ces plantes aussi "mobiles" L'hémi-épiphyte peut commencer sa vie dans la cime d'un arbre, coloniser d'autres couronnes de la canopée, développer des drageons sur les racines aériennes, coloniser le sol par marcottage des branches tombées.

Les constatations qui précèdent suscitent plusieurs réflexions.

Si l'on reprend les définitions des types biologiques proposées dans l'introduction de ce travail, on constate qu'elles associent une forme, un type de fonctionnement et une dimension du végétal dans un milieu donné.

Lorsque la définition est fondée sur la forme par exemple : arbre ou liane, on trouve des contre exemples : *Duguetia pycnastera* Sandwith (Annonaceae) de l'Amérique tropicale, constitue un arbre d'environ 20m de hauteur dont le port devient lianescent lorsqu'il atteint la canopée (Loup, com. pers.).

Si l'on considère les dimensions par exemple : arbre ou herbe (thérophytes dans la classification de Raunkiaer) reconnus classiquement différents non seulement par leurs dimensions, mais aussi par la formation ou pas de bois, on trouve également des exemples, comme les bambous, qui sortent des limites de la classification. Ils appartiennent à une famille de plantes herbacées (Poaceae) dont ils se distinguent par la présence de chaumes ligneux et persistants atteignant des dimensions remarquables (Dahlan et Valade 1987). Les plus grands bambous se trouvent en Asie du Sud-Est : *Dendrocalamus brandisii* et *D. giganteus*, deux espèces tropicales qui atteignent une hauteur de 40 m (Escoubeyrou, com. pers.) comparable aux grands arbres de la forêt.

Si l'on s'intéresse à classer une plante selon le milieu dans lequel elle habite, les contresens sont également nombreux. Blanc (1986, 1989) a montré la capacité de certaines espèces du sous-bois des forêts d'altitude, à former un arbre à partir du stade arbustif lorsque les conditions lumineuses

sont favorables. C'est le cas d'*Ascarina philippinensis*, Chloranthaceae de Bornéo. Cette espèce pousse en sous-bois sous la forme d'un arbrisseau avec quelques tiges principales issues de la base du premier axe formé. En lisière elle construit un arbre de 15-20 m de hauteur avec un diamètre atteignant 30 cm. L'auteur cite des cas comparables chez des *Piper* observées au mont Galbao (Saül, Guyane). Nous avons également vu cette capacité chez certains héli-épiphytes (*Coussapoa angustifolia*, *C. asperifolia*) qui développent un port buissonnant lorsqu'ils habitent dans la canopée alors qu'ils constituent des arbres lorsqu'ils poussent au sol. Certains épiphytes ou héli-épiphytes identifiés comme "occasionnels" (et toutes les espèces présentées dans cette étude) en font aussi l'exemple, car lorsqu'on les rencontre au sol on les considère comme des plantes terrestres tandis que si on les trouve dans la canopée on les appellera épiphytes ou héli-épiphytes.

Il est possible que certaines incohérences retrouvées dans la notion du type biologique, proviennent de l'amalgame des différents critères (la forme, les dimensions, le milieu). Ces exemples ne prétendent pas s'imposer pour donner une nouvelle classification des types biologiques. Ils visent seulement à rendre compte des modes de vie des végétaux qui échappent aux cadres établis. Mais il me semble que c'est au travers de ces formes "singulières" d'une grande plasticité, que l'on pourra mieux comprendre les mécanismes qui interviennent dans l'adaptation d'une plante à son milieu.

Dans le cas particulier de notre étude, le fait de rencontrer des arbres, des buissons et des formes "lianoïdes" (difficilement classables) chez les héli-épiphytes conduit à se demander s'il est pertinent de considérer ces plantes comme constituant un type biologique particulier, ainsi qu'on l'admet classiquement (Schimper 1888, Raunkiaer 1905, Schnell 1970).

Nous pensons qu'il est nécessaire de considérer les héli-épiphytes non comme un type biologique mais comme un comportement commun à différents types biologiques tels que les arbres, les buissons, les lianes et les herbes:

L'existence d'espèces arborescentes ayant selon le milieu un comportement terrestre ou héli-épiphyte (Caraglio 1985, Compton et Musgrave 1993), le comportement de certains figuiers, des *Philodendron* ou des Cyclanthaceae grimpants qui deviennent épiphytes (Corner 1976) ou la capacité d'un héli-épiphyte d'avoir deux formes de croissance au cours de son ontogénèse (Daniels & Lawton, 1993) vont d'ailleurs pleinement dans ce sens.

Le comportement héli-épiphyte a été (et est probablement encore) essayé durant l'évolution, par plusieurs groupes taxonomiques ; l'épiphytisme est habituellement considéré comme évolué, c'est à dire apparu à partir des espèces non épiphytes (Blanc 1978).

Il correspond à une adaptation permettant à ces plantes de s'implanter et de vivre dans la canopée. Il semble que cette adaptation repose paradoxalement non pas sur des spécialisations particulières, mais au contraire sur une très large gamme de potentialités morphogénétiques qui permettent à l'organisme une multitude d'expressions, notamment au niveau racinaire.

particulières, mais au contraire sur une très large gamme de potentialités morphogénétiques qui permettent à l'organisme une multitude d'expressions, notamment au niveau racinaire.

## Conclusion

A l'origine cette étude visait deux objectifs :

- le premier était de décrire la biologie du développement des héli-épiphytes ligneux afin d'avoir les informations nécessaires pour comprendre les processus adaptatifs de ces plantes à leur milieu ;
- le deuxième était d'approfondir la notion de type biologique.

La notion de plante héli-épiphyte correspond à une réalité biologique, capable de s'exprimer au sein de groupes systématiques très éloignés et à différentes époques de l'évolution du monde végétal. Les héli-épiphytes partagent, certes, des caractères avec d'autres groupes végétaux. Les lianes, les plantes mobiles, les plantes pionnières, les formes xériques... illustrent certaines ressemblances.

Une fois de plus on constate que l'approche morphologique et structurale, de la germination jusqu'à l'établissement définitif dans la cime de l'arbre hôte, et l'étude des processus réitératifs, se sont avérés efficaces et ont permis d'apporter plusieurs informations nouvelles.

1 - Le remplacement du système racinaire primaire par un système adventif qui prend naissance sur les premiers noeuds de la jeune tige ou sur le collet renflé. L'existence chez les héli-épiphytes d'une structure semblable à un lignotuber a été également mise en évidence.

2 - Les héli-épiphytes présentent exactement les mêmes modes de réitération que les végétaux terrestres : réitération totale ou partielle, immédiate ou différée, basale ou apicale, etc. Ces modalités réitératives jouent un rôle primordial dans la manière dont les héli-épiphytes se développent dans la cime de l'arbre-hôte.

3 - Ces plantes poussent à l'extrême les potentialités de réitération différée au travers du drageonnement, du marcottage et des rejets de souche, plus que d'autres végétaux ligneux connus jusqu'à présent .

4 - Les héli-épiphytes sont particulièrement intéressants pour analyser l'adaptation des plantes à leur milieu et pour approfondir la notion même de type biologique. Nous avons montré que dans ce groupe on retrouve des arbres, des buissons, des formes lianescentes et des types mixtes, ne constituant pas un seul type biologique mais plusieurs.

---

Nous voulons citer quelques propositions qui nous semblent intéressantes à tester, encore d'un niveau général mais nécessaires, pour une meilleure compréhension des végétaux à l'échelle de la plante entière :

- Un des aspects importants est l'analyse du développement racinaire qui nous mène à revoir la notion de pivot. Élément caractéristique des héli-épiphytes, le pivot est absent chez les terrestres, qui développent selon les espèces, des racines latérales à partir de la zone du collet, précisément la même zone qui donne naissance au pivot chez les héli-épiphytes. Qu'est-ce qu'un pivot ? Les pivots des héli-épiphytes sont-ils des racines traçantes chez les terrestres ? La question est loin d'être résolue dans le cadre de cette étude, mais elle mérite d'être soulevée pour des recherches futures.
- Les héli-épiphytes pourraient constituer des végétaux particulièrement intéressants pour l'étude d'une organisation compartimentée due à leur structure répétitive. En effet, la plupart des axes qui constituent l'organisme, aussi bien caulinaires que racinaires, peuvent s'enraciner et se propager par la voie végétative.
- Des recherches sur la structure et le développement du système racinaire au sol, que nous n'avons pas abordées sont nécessaires ; il faut aussi approfondir la comparaison entre les individus terrestres et héli-épiphytes.
- L'expression de la sexualité, qui semblerait dépendre du contact avec le sol par les racines adventives, devrait être analysée en détail dans différents groupes systématiques.

Certainement, de telles études pourront nous aider dans l'avenir à mieux comprendre les mécanismes qui président à l'adaptation d'une plante à son milieu. Dans l'immédiat, avec cette étude architecturale et biologique des héli-épiphytes, nous pensons avoir permis de mieux comprendre des végétaux qui comptent parmi les plus étranges des flores tropicales.

## Bibliographie

- Anderson M. C., 1964** - Light relations of terrestrial plant communities and their measurement - *Biological Reviews* 39 : 425-486.
- Argo N. V., 1964** - Strangler fig, native epiphyte - *Natural History, New York* 84 : 26-31
- Atger C., 1991** - L'architecture racinaire est-elle influence par le milieu ? - *In* : Edelin C. ed , Actes du 2e Colloque International, L'Arbre - Biologie et Développement, Montpellier, 10-15 septembre 1990 - *Naturalia Monspeliensia* N° hors ser., A7: 71-84.
- Atger C., 1992** - Essai sur l'architecture racinaire des arbres - Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II.
- Atger C. et Edelin C., 1994** - Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires - *Canadian Journal of Botany* 72(7) : 963-975.
- Aubréville A., 1963** - Classification des formes biologiques des plantes vasculaires en milieu tropical - *Adansonia* 3(2) : 221-226.
- Aumeeruddy Y., 1984** - Etude de la régénération des arbres par rejet de souche, dans la perspective de la production de bois de feu - Diplôme d'Etudes Approfondies, Université de Montpellier II.
- Baillon H., 1877** - Histoire des Plantes - vol. 6 - Hachette, Paris.
- Ball E., Hann J., Kluge M. et al., 1991** - Ecophysiological comporment of the tropical CAM-tree *Clusia* in the field. I. Growth of *Clusia rosea* Jacq. on St John, US Virgin Islands, Lesser Antilles - *New Phytol.* 117 : 473-481.
- Barthélémy D., 1988** - Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique - Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II.
- Barthélémy D., Edelin C. et Hallé F., 1989** - Architectural concepts for tropical trees - *In* : Tropical forests. Botanical dynamics, speciation and diversity, Holm nielsen L.B., Holm Nielsen I.C. et Baslev H. eds pp. 89-100 - Academic Press, Londres
- Bell A, 1993** - Les plantes à fleurs. Guide morphologique illustré - Masson, Paris.
- Benzing D.H., 1984** - Epiphytic vegetation : a profile and syggestions for future enquiries - *In* : Physiological ecology of plants of the wet tropics, Medina E. et al eds, pp. 155-171 - Junk, La Haye.
- Benzing D.H., 1987** - Vascular epiphytism : taxonomic participation and adaptive diversity - *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74(2) : 183-204.
- Benzing D. H., 1990** - Vascular epiphytes - Cambridge University Press, Cambridge.

- Benzing D.H., 1995a** - The physical mosaic and plant variety in forest canopies - *Selbyana* 16(2) : 159-168.
- Benzing D.H., 1995b** - Vascular epiphytes - *In* : Forest canopies. Lowman M. D. et Nadkarni N. M. eds pp. 225-254 - Physiological ecology series, Academic Press, San Diego.
- Benzing D.H. et Seemann J., 1978** - Nutritional piracy and host decline : a new perspective on the epiphyte-host relationship - *Selbyana* 2 : 133-148.
- Berg C. C., 1977** - *Urticales*, their distribution and systematic position - *Plant syst. Evol., Suppl. 1* : 349-374.
- Berg C.C., 1978** - Cecropiaceae a new family of the Urticales - *Taxon* 27(1) : 39-44.
- Berg C. C., 1989** - Classification and distribution of *Ficus* - *Experientia* 45 : 605-611.
- Berg C.C., 1990** - Reproduction and evolution in *Ficus* (Moraceae) : traits connected with the adequate rearing of pollinators - *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55 : 169-185.
- Berg C.C. et Dewolf G.P., 1975** - Moraceae - *In* : Flora of Suriname, Lanjouw J. et Stoffers A.L.eds, vol. 5, part 1, pp. 173-263 - Brill, Leiden.
- Berg C. C. et Simonis J. E., 1981** - The *Ficus* flora of Venezuela : Five species complexes discussed and two new species described - *Ernstia* 6 : 1-12.
- Berg C.C., Vazquez Avila M. et Kooy F., 1984** - *Ficus* species of Brazilian Amazonia and the Guianas - *Acta Amazonica*, suppl. 14(1/2) : 159 - 194.
- Berg C.C., Akkermans R.W.A.P. et van Heusden E.C.H., 1990** - Cecropiaceae : *Coussapoa* and *Pourouma*, with an introduction to the family - *Flora Neotropica*, vol. 51, New York Botanical Garden, New York.
- Bessey E.A., 1908** - The Florida strangling figs - *Annual Report of the Missouri Botanical Garden* 19 : 25-34.
- Birnbaum Ph, 1997** - Modalités d'occupation de l'espace par les arbres en forêt guyanaise - Thèse de Doctorat, Université de Paris VI.
- Blanc P., 1977** - Contribution à l'étude des Aracées. II Remarques sur la croissance sympodiale chez l'*Anthurium scandens* Engl., le *Philodendron fenzlii* Engl. et le *Philodendron speciosum* Schott. - *Revue générale de botanique* 84 : 319 - 331
- Blanc P., 1978** - Aspects de la ramification chez des Aracées tropicales - Thèse de Doctorat de 3e Cycle, Université de Paris VI
- Blanc P., 1986** - Alternance de cataphylles et de feuilles assimilatrices chez les Araceae : implications écologiques - *Mémoires du Muséum National d'Histoire naturelle, Paris, nlle série, série A, Zoologie* 132 : 263-272

- Blanc P., 1989** - Biologie des plantes de sous-bois tropicaux - Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris VI
- Boggan J., Funk V., Kelloff C. et al. 1997** - Checklist of the plants of the Guianas (Guyana, Surinam, French Guiana) - National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington
- Borland A.M., Griffiths H., Maxwell C et al., 1992** - On the ecophysiology of the Clusiaceae in Trinidad : expression of CAM in *Clusia minor* L. during the transition from wet to dry season and characterization of three endemic species - *New Phytologist* 122 : 349-357.
- Bronstein J.L. et Hoffmann K., 1987** - Spatial and temporal variation in frugivory at a Neotropical fig, *Ficus pertusa* - *Oikos* 49 : 261-268.
- Burger W., 1977** - Moraceae - *Fieldiana, Botany.* 40 : 94-215
- Burger W., 1985** - Why are there so many kind of flowering plants in Costa Rica ? - *In* : The botany and natural history of Panama : La Botanica e Historia Natural de Panama. D'Arcy W. et Correa M. eds, Missouri Botanical Garden, St Louis.
- Caraglio Y., 1985** - Architecture de quelques espèces du genre *Ficus* L. - Diplôme d'Etudes Approfondies - Université de Montpellier II.
- Caraglio Y , 1986** - Apparition du port buissonnant chez certains *Ficus* -. *In* : Comptes Rendus du Colloque International "l'Arbre", Montpellier, 9-14 sept. 1985. *Naturalia Monspeliensia* n° hors série, 125-137.
- Caraglio Y , (in press)** - Polymorphisme architectural en fonction du milieu chez deux espèces du genre *Coussapoa* L. (Cecropiaceae) -. *In* : Comptes Rendus du Colloque International "l'Arbre", Montpellier, 11-16 sept. 1995. *Naturalia Monspeliensia* n° hors série.
- Caraglio Y. et Edelin C., 1990** - Architecture et dynamique de croissance du platane. *Platanus hybrida* Brot (Platanaceae) (Syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd) - *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres botaniques* 137 (4/5) : 279-291.
- Carauta J.P.P., 1989** - *Ficus* (Moraceae) no Brasil : Conservação e taxonomia - *Albertoia* (Rio de Janeiro) 2 : 1-365.
- Catling P. M. et Lefkovitch L.P., 1989** - Association of vascular epiphytes in a Guatemalan cloud forest - *Biotropica* 21 (1) : 35-40.
- Chodat R., 1920** - La Végétation du Paraguay - Fasc. 3. Imp. Jent, Genève.
- Clark D. B. et Clark D. A., 1990** - Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest - *Journal of tropical Ecology* 6 : 321-331.
- Compton S.G. et Musgrave M.K., 1993** - Host relationships of *Ficus burtt-davyi* when growing as a strangler fig - *South African Journal of Botany* 59(4) : 425-430.

- Comte L., 1993** - Modalités de la croissance rythmique de quelques espèces guyanaises. Aspect temporel et aspect spatial - *In* : Le rythme de croissance, base de l'organisation temporelle de l'arbre, Angers, 25 et 26 mars 1993. Groupe d'Etude de l'Arbre ed, pp 24-40.
- Corner E. J. H., 1940** - Wayside trees of Malaya - Government printing office, Singapour.
- Corner E. J. H., 1958** - An introduction to the distribution of *Ficus* - *Reinwardtia* 4(3) : 325-355.
- Corner E. J. H., 1965** - Check-list of *Ficus* in Asia and Australasia with keys to identification. *Garden's Bulletin*, Singapore 21 : 1-196.
- Corner E. J. H., 1967** - *Ficus* in the Solomon Islands and its bearing on the post-Jurassic history of Melanesia - *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 253 (783) : 23-159.
- Corner E. J. H., 1976** - The climbing species of *Ficus* : derivation and evolution - *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B273 : 379-386.
- Coxson D. S., 1991** - Nutrient release from epiphytic bryophytes in tropical montane rain forest (Guadeloupe) - *Canadian Journal of Botany* 69 : 2122-2129.
- Croat T. B., 1988** - Ecology and life forms of Araceae - *Aroideana* 11 : 4-55.
- Cronquist A., 1968** - The evolution and classification of flowering plants - Nelson, Londres.
- Cronquist A., 1981** - An integrated system of classification of flowering plants. Columbia Univ. Press. New York.
- Cremers G., 1983** - Architecture végétative et structure inflorescentielle de quelques Melastomacées guyanaises - Thèse de Doctorat, Université Louis Pasteur, Strasbourg.
- Coudurier T., 1992** - Sur la place des lianes dans la forêt guyanaise. Une approche qui utilise l'architecture végétale - Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II.
- Dahlan Z. et Valade I., 1987** - Données sur la croissance et l'architecture d'un bambou à rhizome leptomorphe, *Phyllostachys viridis* (Young) Mc Clure. Diplôme d'Etudes Approfondies, Université de Montpellier II.
- Daniels J. D. et Lawton R.O., 1991** - Habitat and host preferences of *Ficus crassiuscula* a neotropical strangling fig of the lower montane rain forest- *Journal of Tropical Ecology* 6 : 129-141.
- Daniels J. D. et Lawton R.O., 1993** - A natural history of strangling by *Ficus crassiuscula* in Costa Rican lower montane rain forest- *Selbyana* 14: 59-63.

- D'Arcy, W. G., 1980** - Flora of Panama - part 6 Guttiferae - Annals of the Missouri Botanical Garden 67 : 969-1043.
- Dauchez B., 1977** - De quelques Melastomaceae en Guyane - Diplôme d'Etudes Approfondie - Université de Montpellier II.
- Davis A. J. et Sutton L., 1997** - A dung beetle that feeds on fig : implications for the measurement of species rarity - Journal of Tropical Ecology, 13 : 759-766
- Dawson J.W., 1966** - Vegetative features of *Griselinia lucida* - A New Zealand shrub epiphyte - Tuatara 14 (3) : 121-129.
- Dawson J.W., 1967** - A growth habit comparison of *Metrosideros* and *Ficus* - Tuatara 15 (1) : 16-24.
- Dawson J.W. et Sneddon B.V., 1969** - The New Zealand rain forest : a comparison with tropical rain forest - Pacific Science 23(2) : 131-147.
- Delanoë O., 1992** - Les ressources génétiques des passiflores de Guyane (*Passiflora edulis* f. *flaïcarpa*, Degener, Passifloraceae). Amélioration de la culture des fruits de la Passion - Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II
- Detienne P., 1988** - Cours illustré d'anatomie des bois - CTFT-CIRAD, Nogent sur Marne.
- Dobzhansky T. et Murça-Pires J., 1954** - Strangler trees - Scientific American 190 : 78-80.
- Drénou C., 1994** - Approche architecturale de la sénescence des arbres. Le cas de quelques angiospermes tempérées et tropicales - Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier.
- Du Rietz G.E., 1931** - Life forms of terrestrial flowering plants - Acta Phytogeographica Suecica 3 :
- Dury S., 1991** - Approche ethnobotanique des *Ficus* au Nord du Cameroun - Rapport de stage de 2e année, ENSA Montpellier.
- Edelin C., 1977** - Images de l'architecture des conifères - Thèse de Doctorat de 3e Cycle, Université de Montpellier II.
- Edelin C., 1984** - L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale - Thèse de Doctorat d'Etat, - Université de Montpellier II.
- Edelin C., 1987** - La réitération adaptative - In : Compte rendu du Séminaire du Groupe d'Etude de l'Arbre. Les phénomènes de réitération chez les végétaux ligneux, Grenoble, 24-25 sept. Crabbé J. et Edelin C. eds., pp 8-25, Groupe d'Etude de l'Arbre, Grenoble.
- Edelin C., 1991** - Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux : le concept de plan d'organisation - In : Actes du 2e Colloque International. L'Arbre : Biologie et

- développement, Montpellier, 10-15 sept. 1990. Edelin C. ed, *Naturalia Monspeliensia* n° h. s. A7, pp. 127-154.
- Edelin C. et Atger C., 1994** - Stem and root tree architecture : questions for plant biomechanics - *Biomimetics* 2(3) : 253-266.
- Emberger L. ed., 1966** - Colloque de morphologie (Les types biologiques) - Montpellier, 5-6 août 1965 - Bulletin de la Société Botanique de France, Mémoires.
- Escala M., Xena de Enrech N., Madriz R. et Fariñas H., 1993** - Morfología floral y anatomía foliar de tres especies de *Clusia* L., presentes en el Parque Nacional "Cerro Copey" (Isla de Margarita, Estado Nuava Esparta) - *Acta Biol., Venez.*, 14(2) : 1-10.
- Escoubeyrou G., 1990** - Architecture comparée de trois *Croton* (Euphorbiaceae-Crotonoideae) de Guyane et application à la systématique du genre *Croton* - Diplôme d'Etudes Approfondie, Université de Montpellier II.
- Evans, G. C., 1956** - An area survey method of investigating the distribution of light intensity in woodlands, with particular reference to sunflecks - *Journal of Ecology* 44 : 391-428.
- Eyma P.J., 1932** - The Polygonaceae, Guttiferae and Lecythidaceae of Surinam - J.H. de Bussy, Amsterdam.
- Faber-Langendoen D. et Gentry A. J., 1991** - The structure and diversity of rain forests at Bajo Calima, Choco Region, Western Colombia - *Biotropica* 23 : 2-11
- Fisher J.B., 1982** - A survey of buttresses and aerial roots of tropical trees for presence of reaction wood - *Biotropica* 14(1) : 56-61.
- Forero E. et Gentry A.H., 1989** - Lista anotada de las plantas del departamento del Choco, Colombia - Biblioteca Jose Jeronimo Triana vol. 10, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Bogota.
- Foresta H. de, Charles-Dominique P., Erard Ch. et Prévost M. F., 1984** - Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle après coupe en forêt guyanaise - *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 39 : 369-400.
- Fournet J., 1978** - Flore illustrée des phanérogames de Guadeloupe et de Martinique - INRA, Paris.
- Franco A., Olivares E., Ball E. et al , 1994** - *In situ* studies of Crassulacean acid metabolism in several sympatric species of tropical trees of the genus *Clusia* - *New phytol.* 126 : 203-211.
- Freiberg M., 1996** - Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana - *Biotropica* 28 (3) : 345-355
- Galil J., 1984** - *Ficus religiosa* L. the tree-splitter - *Botanical Journal of the Linnean Society* 88 : 185-203.

- Galil J. et Meiri L., 1981** - Drupelet germination in *Ficus religiosa* L. - Israel Journal of Botany 30 : 41-47.
- Gautier-Hion A. et Michaloud G., 1989** - Are figs always keystone resources for tropical frugivorous vertebrates ? A test in Gabon - Ecology 70(6) : 1826-1833.
- Gentry A. H., 1986** - Species richness and floristic composition of Choco plant communities - *Caldasia* 15 (71-75) : 71-91.
- Gentry A.H., 1988** - Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients - *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75 : 1-34.
- Gentry A. H., 1993** - A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) Conservation International, Washington.
- Gentry A. H. et Dodson C. H., 1987** - Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes - *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74 : 205-233.
- Gill A.M., 1969** - The ecology of an elfin forest in Puerto Rico. 6. Aerial roots - *Journal of the Arnold Arboretum* 50(2) : 197-209.
- Godron M., 1966** - Application de la théorie de l'information à l'étude de l'homogénéité et de la structure de la végétation. *Oecologia Plantarum* 3 : 185-197
- Godron M., 1968** - Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale (recouvrement information mutuelle entre espèces et facteurs écologiques, échantillonnage) - *Oecologia Plantarum* 1: 185-212.
- Gomez P. L. D., 1989** - Vegetación de Costa Rica - Editorial Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica.
- Graf A. B., 1978** - Tropica, color cyclopedia of exotic plants and trees from the tropics and subtropics - Roehrs Company, New York, U.S.A.
- Granville J. J. de, 1978** - Recherches sur la flore et la végétation Guyanaises - Thèse de Doctorat - Université de Montpellier II.
- Grenand P., Moretti C. et Jacquemin H., 1987** - Pharmacopées traditionnelles en Guyane. Créoles, Palikur, Wayapi - Mémoires ORSTOM n°108, ORSTOM, Paris.
- Griffiths H., 1989** - Carbon dioxide concentrating mechanisms and the evolution of CAM in vascular epiphytes. *In* Vascular plants as epiphytes : Evolution and Ecophysiology, Ecological Studies. Lüttge U. ed., Vol. 76 : 42-86. Springer-Verlag, Berlin.
- Grisebach A., 1877** - La végétation du globe d'après sa disposition suivant les climats. Esquisse d'une géographie comparée des plantes - Baillièrre, Paris.

- Guy P.R., 1977** - Notes on the host species of epiphytic figs (*Ficus* spp.) on the flood plain of the Mana pools game reserve, Rhodesia - *Kirkia* 10(2) : 559-562.
- Hallé F., 1967** - Etude biologique et morphologique de la tribu des Gardéniées (Rubiaceae) - Mémoires ORSTOM n°22, ORSTOM, Paris.
- Hallé F., 1986** - Modular growth in seed plants - *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B313 : 77-87.
- Hallé F., 1980** - Vegetative architecture, Loganiaceae - *In* : Die natürlichen Pflanzenfamilien, Engler et Prantl eds, pp. 97-111 - Duncker et Humblot, Berlin.
- Hallé F., 1990** - La canopée - *In* Biologie d'une canopée de forêt équatoriale. Rapport de mission, Radeau des Cimes, octobre-novembre 1989, Guyane française. Hallé F. et Blanc P. eds, Xylochimie.
- Hallé F., 1991** - Le bois constituant un tronc peut-il être de nature racinaire ? Une hypothèse. - *In* : Edelin C. ed , Actes du 2e Colloque International, L'Arbre - Biologie et Développement, Montpellier, 10-15 septembre 1990 - *Naturalia Monspeliensia* N° hors ser., A7: 612-613.
- Hallé F. et Martin R., 1968** - Etude de la croissance rythmique chez *Hevea brasiliensis* Müll.-Arg. (Euphorbiacées - Crotonoïdées) - *Adansonia*, série 2, 8 (4) : 475-503.
- Hallé F. et Ng F. S. P., 1981** - Crown construction in mature Dipterocarp trees - *Malaysian Forester* 44 (2-3) : 222-233.
- Hallé F. et Oldeman R. A. A., 1970** - Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux - Masson, Paris.
- Hallé F., Oldeman R. A. A. et Tomlinson P. B., 1978** - Tropical trees and forests. An architectural analysis - Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Hammel B., 1990** - The distribution of diversity among families, genera and habit types in the La Selva Flora - *In* : Four Neotropical rain forests. Gentry A.H. ed., pp.75-84 - Yale University Press, New Haven, CT.
- Hammond D.S. et Brown V.K., 1995** - Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests - *Ecology* 76(8) : 2544-2561.
- Holbrook N. M. et Putz F.E., 1996a** - From epiphyte to tree : differences in leaf structure and leaf water relations associated with the transition in growth form in eight species of hemiepiphytes - *Plant, Cell and Environment* 19 : 631-642
- Holbrook N.M. et Putz F.E., 1996b** - Water relations of epiphytic and terrestrially-rooted strangler figs in a Venezuelan palm savanna - *Oecologia* 106 : 424-431.
- Hoyos F. J. 1979** - Los árboles de Caracas- Sociedad de Ciencias Naturales. La Salle, Caracas.

- Hoyos F. J. 1992** - Arboles tropicales ornamentales - Monografía 38, Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, Caracas.
- Humboldt A. et Bonpland A., 1807** - Essai sur la géographie des plantes. Vol. 1, première partie : Physique générale et relation historique du voyage - Schoell, Paris.
- Ibisch P.L., Boegner A., Nieder J. et Barthlott W., 1996** - How diverse are neotropical epiphytes ? An analysis based on the " Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru " - *Ecotropica* 2(1) : 13-28.
- Ingram S. W. et Nadkarni N.M., 1993** - Composition and distribution of epiphytic organic matter in a neotropical cloud forest, Costa Rica - *Biotropica* 25 (4) : 370-383
- James S., 1984** - Lignotubers and burls - their structure, function and ecological significance in Mediterranean ecosystems - *Biological Review* 50 : 225-266.
- Jenik J., 1973** - Root system of tropical trees. 8. Stilt-roots and allied adaptations - *Preslia* 45 : 250-264.
- Jenik J., 1978** - Roots and root systems in tropical trees : morphologic and ecologic aspects - *In* : Tropical trees as living systems, Tomlinson P.B. et Zimmermann M.H. eds, pp. 323 - 349. - Cambridge University Press, Cambridge.
- Kahn F., 1978** - Evolution du peuplement de *Macaranga hurifolia*. Occupation spatiale du sol par les peuplements de *Macaranga hurifolia* - Cahiers de l'ORSTOM, série biologie 13(3).
- Kahn F., 1983** - Architecture comparée des forêts tropicales humides et dynamique de la rhizosphère - Thèse Doctorale d'Etat, Université de Montpellier II.
- Kapil R. et Rustagi P., 1966** - Anatomy of the aerial and terrestrial roots of *Ficus benghalensis* L. *Phytomorphology* 16 : 382-386.
- Kaufmann S., McKey D. B., Hossaert-McKey M. et Horvitz C. C., 1991** - Adaptations for a two-phase seed dispersal system involving vertebrates and ants in a hemiepiphytic fig (*Ficus microcarpa* : Moraceae) - *American Journal of Botany* 78 (7) : 971-977.
- Kelly D. L. , 1985** - Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest : vertical distribution, life forms and life histories- *Journal of Biogeography* 12: 223-241
- Keraudren M., 1966** - Types biologiques et types de succulence chez quelques végétaux des "fourrés" du sud-ouest de Madagascar - *In* Colloque de morphologie (Les types biologiques) - Montpellier, 5-6 août 1965 - Bulletin de la Société Botanique de France, Mémoires.
- Koop H., 1987** - Vegetative reproduction of trees in some European natural forests - *Vegetatio* 72 : 103-110.
- Kress W.J., 1986** - The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *In* *Selbyana* 9: 2-22

- Lacey C. J. et Whelan, 1976** - Observations on the ecological significance of vegetative reproduction in the Katherine-Darwin region of the Northern Territory - *Australian Forestry* 39 (2) : 131-139.
- Lacey C.J., Walker J. et Noble I.R., 1982** - Fire in Australian tropical savannas - *In* : Ecology of tropical savannas, Huntley B.J. et Walker B.H. eds.pp. 246-272 - Springer Verlag, Berlin.
- Laing R. M. et Blackwell E.W., 1964** -Plants of New Zealand - Whitcombe and Tombs, Christchurch.
- Laman T. G., 1995** - The ecology of strangler fig seedling establishment - *Selbyana* 16(2) : 223-229.
- Laman T. G., 1996a** - Specialization for canopy position by hemiepiphytic *Ficus* species in a Bornean rain forest - *Journal of Tropical Ecology* 12 : 789-803
- Laman T. G., 1996b** - The impact of seed harvesting ants (*Pheidole* sp. nov.) on *Ficus* establishment in the canopy - *Biotropica* 28(4b) : 777-781.
- Lambert F.R., 1989** - Fig eating by birds in a Malaysian lowland rainforest - *Journal of Tropical Ecology* 5 : 401-412.
- Lambert F. R. et Marshall A. G., 1991** - Keystone characteristics of bird-dispersed *Ficus* in a Malaysian lowland rain forest - *Journal of Ecology* 79 : 793-809.
- Lawton R. O., 1990** - Canopy gaps and light penetration into a wind exposed tropical lower montane rain forest- *Canada Journal of Forest Research* 20 : 659-667.
- Lawton R. O. et Dryer V. 1980** - The vegetation of the Montverde cloud forest reserve - *Bresenia* 18 : 101-116.
- Lawton R. O. et Putz F.E., 1988** - Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest - *Ecology* 69 (3) : 764-777.
- Lee H., Schmitt A. et Lüttge U., 1989** - The response of the C3-CAM tree, *Clusia rosea*, to light and water stress. II. Internal CO<sub>2</sub> concentration and water use efficiency - *Journal of Experimental Botany*, 40(211) : 171-179.
- Leighton M. et Leighton D.R., 1983** - Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rain forest. *In* Tropical rain forest : ecology and management. Special publication n°2 of the British Ecol. Soc. pp. 181-196 - Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Leroy-Deval J., 1973** - Les anastomoses racinaires chez l'Okoumé (*Aucoumea klaineana*) - *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences, Paris, sér.D*, 276: 3425-3428.
- Lincoln R.J., Boxshall G.A. et Clark P.F., 1982** - A dictionary of ecology evolution and systematics - Cambridge University Press, Cambridge.

- Long A. et Heath M., 1991** - Flora of the El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico : A preliminary floristic inventory and the plant communities of polygon I - *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 62 : 133-172.
- Lot J. L., Bullock S.H., et Solis-Magallanes A., 1987** - Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco - *Biotropica* 19 : 228-235.
- Loubry D., 1994** - Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française - Thèse de Doctorat, Université de Paris VI.
- Loup C., 1994** - Essai sur le déterminisme de la variabilité architecturale des arbres (le cas de quelques espèces tropicales) - Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II.
- Lüttge U., Kluge M. et Bauer G., 1992** - Botanique - Lavoisier, Paris.
- Lüttge U., Ziegler H. et Ting I.P., 1993** - Ecophysiological compartment of the tropical C3/CAM-Intermediate tree *Clusia rosea* in the field as assessed by analyses of stable carbon- and hydrogen-isotope ratios. *Journal of Plant Physiology* 142 : 497-501.
- Mabberley D.J., 1992** - Tropical rain forest ecology - Blackie, Glasgow and London.
- Madison M., 1977** - Vascular epiphytes : their systematic occurrence and salient features - *Selbyana* 2(1) : 1-13.
- Maguire, B., 1961** - The botany of the Guyana Highland. Part 4 (2) - *Memoirs of the New York Botanical Garden* 10 : 20-32.
- Maguire, B. et Wurdack J.J., 1958** - The botany of the Guyana Highland. Part 3 - *Memoirs of the New York Botanical Garden* 10 : 1-61.
- Mattheck C., 1991** - Trees. The mechanical design - Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Mattheck C. et Burkhardt S., 1990** - A new method of structural shape optimization based on biological growth - *International Journal of Fatigue* 12(3) : 185-190.
- Menninger E. A., 1995** (1ère ed. 1967) - *Fantastic trees* - Timber Press, Portland, Oregon, USA.
- Michaloud G. et Michaloud-Pelletier S., 1987** - *Ficus* hémi-épiphytes (Moraceae) et arbres supports - *Biotropica* 19 (2) : 125-136.
- Midya S. et Brahmachary R.L., 1991** - The effect of birds upon germination of banyan (*Ficus bengalensis*) seeds - *Journal of Tropical Ecology* 7 : 537-538.
- Nadkarni N. M., 1981** - Canopy roots : convergent evolution in rain forest nutrient cycles - *Science* 214 : 1023-1024.
- Nadkarni N. M., 1984** - Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest - *Biotropica* 16 (4) : 249-256.

- Neal M.C., 1965** - In gardens of Hawaii - Bernice Bishop Museum Special Publication 50, Bishop Museum Press, Honolulu.
- Nicolini E., 1997** - Approche morphologique du développement du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) - Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II.
- Nicolson D. H., DeFilipps R. A., Nicoloson A. C. et al. 1991** - Flora of Dominica, Part 2 : Dicotyledoneae - Smithsonian Contributions of Botany, n° 77, Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Oldeman R. A. A., 1972** - L'architecture de la forêt Guyanaise - Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Montpellier II.
- Oldeman R. A. A., 1974** - Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise - Revue d'Ecologie (Terre Vie) 28 : 487-520.
- Oliver W.R.B., 1930** - New Zealand epiphytes - Journal of Ecology 18 : 1-50.
- Patel A., 1996** - Strangler fig-host associations in roadside and deciduous forest sites, South India - Journal of Biogeography 23 : 409-414.
- Pittendrigh C.S., 1948** - The bromeliad-*Anopheles*- malaria complex in Trinidad. I - The bromeliad flora - Evolution 2 : 58-89.
- Prévost M.F., 1978** - Modular construction and its distribution in tropical woody plants - *In* : Tropical trees as living systems, Tomlinson P.B. et Zimmermann M.H. eds, pp. 223-231. - Cambridge University Press, Cambridge.
- Prévost M.F., 1989** - Bibliographie du Programme ECEREX (Piste de St Elie - Guyane Française) 1977-1989 - Multigraphie, ORSTOM, Cayenne.
- Prévost M.F. et Sabatier D., 1993** - Variations spatiales de la richesse et de la diversité du peuplement arboré en forêt guyanaise - *In* : Colloque International de Phytogéographie Tropicale - Université de Paris VI, Paris, 6-8 juillet 1993. pp 24.
- Prósperi J., 1998** - Le marcottage et le drageonnement chez les hémi-épiphytes : avantages d'une organisation compartimentée - *In* Compte rendu du Séminaire du Groupe d'Etude de l'Arbre. Compartimentation et intégration chez les végétaux ligneux, Montpellier, 15-16 avril 1997. Edelin C. ed, 27-34, Groupe d'Etude de l'Arbre.
- Prósperi J., Edelin C. et Michaloud G., 1995** - Modalités d'occupation de l'espace aérien par les hémi-épiphytes : le rôle de la réitération caulinaire - Revue d'Ecologie (Terre Vie) 50 : 167-187.
- Putz F. E., 1983** - Liana biomass and leaf area of a "Tierra Firme" forest in the Rio Negro basin, Venezuela - Biotropica 15 : 185-189.
- Putz F. E. et Holbrook N. M., 1986** - Notes on the natural history of hemiepiphytes - Selbyana 9 : 61-69.

- Putz F. E. et Holbrook N. M., 1989** - Strangler fig rooting habits and nutrient relations in the Llanos of Venezuela - *American Journal of Botany* 76(6) : 781-788.
- Putz F. E. et Romano G. B., 1995** - Comparative phenology of epiphytic and tree-phase strangler figs in a Venezuelan palm savana - *Biotropica* 27 (2) : 183-189.
- Ramirez W.B., 1976** - Germination of seeds of New World *Urostigma* (*Ficus*) and of *Morus rubra* L. (Moraceae) - *Revista de Biologia Tropical* 24(1) : 1-6.
- Ramirez W., 1977** - Evolution of the strangling habit in *Ficus* L. subgenus *urostigma* (Moraceae) - *Brenesia* 12/13 : 11-19.
- Rao A.N., 1966** - Developmental anatomy of natural root grafts in *Ficus globosa* - *Australian Journal of Botany* 14 : 269-276.
- Raunkiaer C., 1905** - Types biologiques pour la géographie botanique - Oversigt over det kongelige danske videnskabernes selskabs forhandlinger, Copenhague 5 : 1-91.
- Ray T. S. , 1990** - Metarmophosis in the Araceae - *American Journal of Botany* 77 : 159-169.
- Ray, T. S. , 1992** - Foraging behaviour in tropical herbaceous climbers (Araceae) - *Journal of Ecology* 80, 189-203.
- Ricardi M., Hernandez C. et Torres F., 1987** - Morfología de plantulas de árboles de los bosques del estado Merida - Universidad de los Andes, Merida, Vénézuéla.
- Ricardi Salinas M., 1992** - Familias de Dicotiledoneas Venezolanas I. Subclases Magnoliidae, Ranunculidae, Hamamelididae, Caryophyllidae y Dilleniidae. Evolucion, filogenia, generos - Universidad de los Andes, Merida, Vénézuéla.
- Richards P.W., 1952** - The tropical rain forest - Cambridge University Press, Cambridge.
- Rzedowski, J. 1978** - Vegetacion de Mexico - Editorial Limusa, Mexico City.
- Sabatier D., 1983** - Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses - Thèse de Doctorat de 3e Cycle, Université de Montpellier II.
- Sabatier D., Grimaldi M., Prévost M-F, et al., 1997** - The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest - *Plant ecology* 131 : 81-108.
- Sanoja E., 1985** - Contribution à la définition des arbres pionniers des tropiques humides. Diplôme d'Etudes Approfondies, Université de Montpellier II.
- Sanoja E., 1992** - Essai d'application de l'architecture végétale à la systématique. L'exemple de la famille des Vochysiaceae - Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II.
- Sarhou C., 1992** - Dynamique de la végétation pionnière sur un inselberg en Guyane française- Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI.

- Sauvage Ch., 1966** - Remarques sur la classification des types biologiques - Mémoires de la Société Botanique de France, 1967 : 5-13.
- Schimper A.F.W., 1888** - Die epiphytische Vegetation Amerikas - G. Fisher, Jena.
- Schmitt A.K., Lee H.S.J. et Lüttge U., 1988** - The response of the C3-CAM tree, *Clusia rosea*, to light and water stress. 1. Gas exchange characteristics - Journal of Experimental Botany 39 : 1581-1590.
- Schnell R., 1970** - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux - Gauthier Villars, Paris.
- Seetharam Y. N., 1985** - Clusiaceae : palynology and systematics - Travaux de la section scientifique et technique 21, Institut Français de Pondichéry, Pondichéry, Inde.
- Serier J.B., 1986** - Les sécrétions d'arbres (1) - Bois et Forêts des Tropiques 213 : 33-39.
- Sharp A. J., 1957** - Vascular epiphytes in the Great Smoky mountains - Ecology, 38, 654-655.
- Snow D.W., 1981** - Tropical frugivorous birds and their food plants : a world survey - Biotropica 13(1) : 1-14.
- Spichiger R., Meroz J., Loizeau P.A. et Stitz de Ortega L.** - Contribución a la flora de la Amazonia Peruana. Los árboles del Arboretum Jenaro Herrera - vol. 1 Moraceae a Leguminosae - Boissiera 48 : 1-359.
- Stehlé H., 1966** - Les types biologiques et la physionomie de la végétation dans les Iles Caraïbes - In Colloque de morphologie (Les types biologiques) - Montpellier, 5-6 août 1965 - Bulletin de la Société Botanique de France, Mémoires.
- Steyermark J. A. et Huber O., 1978** - Flora del Avila. Flora y vegetacion de las montanas del Avila de la Silla y del Naiguata - Caracas.
- Sugden A. M. et Robins R. J., 1979** - Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests. I. The distribution of the epiphytic flora - Biotropica 11(3) : 173-188.
- Takhtajan A., 1969** - Flowering plants. Origin and dispersal - Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Temple A., 1975** - Ericaceae : Etude architecturale de quelques espèces - Diplôme d'Etudes Approfondie, Université de Montpellier II.
- Ter Steege H. and Cornelissen J. H. C., 1989** - Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana - Biotropica, 21 (4) : 331-339.
- Ting I. P., Lord E. M., Sternberg L. da S.L. et DelNiro M. J., 1985** - Crassulacean acid etabolism in the strangler *Clusia rosea* Jacq. - Science 229 : 969-971.

- Ting I. P., Hann J., Holbrook N. M. et al., 1987** - Photosynthesis in hemiepiphytic species of *Clusia* and *Ficus* - *Oecologia* 74 : 339-346.
- Tinoco C. et Vazquez-Yanes C., 1983** - Especies CAM en la selva húmeda tropical de los Tuxtlas, Veracruz - *Boletín Sociedad Botánica México*, 45 : 150-153.
- Titus J. H., Holbrook N. M. et Putz F. E., 1990** - Seed germination and seedling distribution of *Ficus pertusa* and *F. tuerckheimii* : are strangler figs autotoxic ? - *Biotropica* 22 (4) : 425-428.
- Todzia C., 1986** - Growth habits, host tree species, and density of hemiepiphytes on Barro Colorado Island, Panama - *Biotropica* 18(1) : 22-27.
- Tomlinson P. B., 1962** - Phylogeny of the Scitamineae. Morphological and anatomical considerations - *Evolution* 16(2) : 192-213.
- Troll W., 1942** - Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, vol. 1 : Vegetationsorgane, part. 3 : - Borntraeger, Berlin.
- Van Roosmalen M. G. M., 1985** - Fruits of the Guianan flora - Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Utrecht.
- Van Steenis C. G. G.J., 1972** - The mountain Flora of Java - E.J. Brill, Leiden.
- Vanderyst H., 1922** - Nouvelle contribution à l'étude des *Ficus* épiphytes sur l'*Elaeis* - *Revue de Zoologie Africaine* 10 (supplément Botanique) : 65-74.
- Vazquez Avila M., 1981** - El género *Ficus* (Moraceae) en la República Argentina - *Darwiniana* 23(2-4) : 605-636.
- Vazquez Avila M., Berg C.C. et Kooy F., 1984** - New taxa of South American *Ficus* (Moraceae) - *Acta Amazonica*, suppl. 14(1/2) : 195 - 213.
- Veillon J. M., 1976** - Architecture végétative de quelques arbres de l'Archipel Néocalédonien - Thèse de Doctorat d'Université, - Université de Montpellier II.
- Vink W., 1993** - Winteraceae - *In* : Families and genera of vascular plants, Kubitzki K. ed., pp. 630-638 - Springer Verlag, Berlin.
- Warming E., 1909** - Oecology of plants. An introduction to the study of plant-communities - Clarendon Press, Oxford.
- Warming E., 1923** - Okoligiens Grundformer. Udkaat til en systematisk Ordning - D. Kgl. Danske Vidensk. Selesk. Skrifter, Naturvidensk. og Mathem. Afd 8 Raekke, IV, 2.
- Watson J.B., Kress W.J. et Roesel C. S., 1987** - A bibliography of biological literature on vascular epiphytes - *Selbyana* 10 : 1-23.
- Went F.W., 1940** - Soziologie der Epiphyten eines tropischen Urwaldes - *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg* 50 : 1-98.

- Wheelwright N.T. , Haber W.A., Muray K.G. et Guindon C., 1984** - Tropical fruit-eating birds and their food plants : a survey of a Costa Rican lower montane forest - *Biotropica* 16(3) : 173-192.
- Whitmore T. C., 1975** - Tropical rain forests of the Far East - Clarendon Press, Oxford.
- Williams-Linera G., 1992** - Distribution of the hemiepiphyte *Oreopanax capitatus* at the edge and interior of a Mexican lower montane forest - *Selbyana* 13 : 35-38.
- Williams-Linera G. et Lawton R.O., 1995** - The Ecology of Hemiepiphytes in Forest Canopies - *In* : Forest Canopies, Lowman M.D. et Nadkarni N.M. eds, pp. 255-283 - Academic Press, San Diego.
- Willis J. C., 1973** - A dictionary of the flowering plants and ferns - 8e ed. Rev. par H. K. Airy Shaw. Cambridge University Press.
- Wolf J. H. D., 1993** - Ecology of epiphytes and epiphyte communities in montane rain forests, Colombia - *Academisch Proefschrift ter verkrijging de graad van doctor*, University of Amsterdam.
- Wurdack ed, 1973** - Melastomataceae. Flora de Venezuela, vol. 8 part 1 et 2 - Instituto Botánico, Dirección de recursos naturales renovables, Caracas.
- Zimmermann M. H., Wardrop A. B. et Tomlinson P. B., 1968** - Tension wood in aerial roots of *Ficus benjamina* L. - *Wood Science and Technology* 2 : 95-104.

# *Annexe 1*

*Tableau des Familles d'Angiospermes ayant des espèces  
héli-épihytes*

---

**Précisions sur le tableau**

HE : Genre ou espèce citée comme étant héli-épihyte

E : Genre ou espèce citée comme étant épihyte

3ème colonne : Nombre d'espèces héli-épihytes par rapport au nombre total d'espèces dans le genre

4ème colonne : Source bibliographique -  
Nombre de genres dans la famille par rapport au nombre total d'espèces

Famille	Genre	N°sp.HE/N° total spp.	Commentaires N° genres/N° espèces	Distribution
1-AQUIFOLIACEAE	<i>Ilex guianensis</i> Aubl.		Instituto Nacional de Biodiversidad & Missouri Botanical Garden, 1995.	Costa Rica
2-ARACEAE			130/2200	Cosmopolite mais surtout tropicale
	<i>Philodendron</i> Schott <i>Ph.solimoesense</i> A.C. Sm., <i>Ph. goeldii</i> G.Barroso	133/275	Blanc (com. pers.)	Néotropiques
3-ANACARDIACEAE	<i>Rhus suscdanea</i> . L.		HE Arbres, arbustes et lianes	Népal
	<i>Solenocarpus philippinensis</i> Kosterm.		Arbre, grosse liane et arbuste terrestre ou épiphyte (Airy Shaw & Forman, 1967). Plutôt lianescent (Bompard, com. pers.)	Sumatra, aux Philippines
4-ARALIACEAE			55-73/700. Arbres, arbustes, lianes de forêts de montagne (Hueck 1966).	Pantropicale.
	<i>Brassaiopsis</i> Decne & Planchon	?/20		Indo-Malaisie
	<i>B. hainla</i> Seem. <i>B. venulosa</i>		Aumeeruddy (com. pers. )	Népal environ 1000m d'altitude
	<i>Didymopanax pittieri</i> Marchal <i>D. capitatum</i> (E)	?/40	W-Linera & Lawton 1995 Fournet 1978	Néotropiques
	<i>Pentapanax</i> Seem.	2/15	W-Linera & Lawton 1995	Java-Formose
	<i>Polyscias</i> J. R. & G. Forst	5/80	W-Linera & Lawton 1995	Malaisie-Nlle Zélande
	<i>Pseudopanax arboreum</i> C.Koch	?/6	W-Linera & Lawton 1995	Nlle Zélande-Chili
	<i>Schefflera</i> J. R. & G. Forst	65/200	Parfois HE étrangleurs Majorité ligneuses, arbres et arbustes (cf. Frodin 1975). 11 espèces (E, HE) à Sumatra citées dans Whitmore & Tantra (1986)	Paleotropicale, surtout Asie et Polynésie
	<i>S. sciadophyllum</i> Harms (E, HE)		Newton & Healey, 1989	.
	<i>S. venulosa</i> Harms.(HE étrangleur) <i>Schefflera</i> sp.(E)		Aumeeruddy (com. pers.) Hallé 1991	Népal, environ 1000 m d'altitude Sumatra
	<i>Oreopanax</i> Decne & Planchon <i>O. capitatus</i> , (Jacq.) Decne. & Planch., <i>O.nubigenum</i> Standl.		Todzia 1986, W-Linera & Lawton 1995	Amérique du Sud
	<i>Oreopanax nicaraguensis</i> M. J. Cannon & Cannon (E)		Instituto Nacional de Biodiversidad & Missouri Botanical Garden, 1995.	Costa Rica
	<i>Oreopanax standleyi</i> A. C. Sm. (E)		Instituto Nacional de Biodiversidad & Missouri Botanical Garden, 1995.	Costa Rica
<i>Tupidanthus calypratus</i> Hook. & Thomson		Jardins Botanique, Cap Ferrat (France) (Hallé, com. pers.)	Inde-W Malaisie	

5-BIGNONIACEAE			120/800 nombreuses lianes	Pantropicale
	<i>Schlegelia</i> Miq	2/18	Environ 20 spp HE lianes? Baie dispersée par les oiseaux, rare dans la fam où domine l'anémochorie (Gentry 1983)	Amérique tropicale
	<i>S. violaceae</i> (Aublet) Griseb.		Steege & Cornelissen 1989	
6-BOMBACACEAE	<i>Spirotheca</i> Ulbrich (HE?)	4/?	Putz & Holbrook 1986, Gentry & Dodson 1987	Néotropicale, surtout dans les Andes
7-BURSERACEAE			17-30/500 Arbres & arbustes. Pas d'herbacées	Pantropicale
	<i>Bursera</i> Jacq. ex L.	1/80	Gentry & Dodson 1987	Costa Rica
8-CECROPIACEAE			Fréquence de racines échasses chez <i>Cecropia</i> (1), <i>Coussapoa</i> (2) <i>Musanga</i> , (4) <i>Myrianthus</i> (5) <i>Pourouma</i> (3) HE accident (Berg et al. 1990)	1-3 Néotropicaux 4-5 Afrique
	<i>Coussapoa</i> Aubl.	20/45	Confiné aux forêts sempervirens, ca. 45 spp HE sauf <i>C. trinervia</i> Habitat semblable aux <i>Ficus</i> mais pas étrangleurs. Rare sur de sols pauvres. Peuvent être Héli-lithophytes. On peut supposer la même évolution vers HE que chez <i>Ficus</i> (Berg et al. 1990)	Néotropicale
	<i>Coussapoa parviceps</i> Standl. (E)		Instituto Nacional de Biodiversidad & Missouri Botanical Garden, 1995.	Costa Rica
	<i>Poikilospermum</i> Zipp. ex Miq.	?/20	HE grimpants (Chew Wee-Lek 1963) ou lianescents (Caraglio sous presse). Une sp décrite comme grimpante, Went 1895	Himalaya-Malaisie
9-CELASTRACEAE			55/800-850 arbres, arbustes, qqes lianes	Pantropicale et Européen (Hallé, com. pers.)
	<i>Euonymus</i> L.	2/175	Jardin Botanique Montpellier (France)	Himalaya
10-CLUSIACEAE			40/1000	Pantropicale majorité aux neotropiques.
	<i>Clusia</i> L.	85/145	Comportement HE semblable aux <i>Ficus</i> . Racines d'accroch., d'absort. et racines grimpantes (Went 1895) Diffère de <i>Ficus</i> et <i>Coussapoa</i> par résistance aux condit oligotrop (Hueck 1966). Dispers exozooch oiseaux probable. L'hypocotyle renflé peut être liée au lignotuber d'autres épiphy. (Engler 1925)	Néotropicale
	<i>Clusiella</i> Planch. & Triana	3/7	Croat 1978	Amérique du Sud
	<i>Havetiopsis</i> Planch. & Triana <i>H. flexilis</i> Planch. & Triana	3/7	Todzia 1986	Amérique du Sud
	<i>Odematopus</i> Planch. & Triana	1/10		Amérique du Sud
	<i>Quapoya</i> Aubl.	1/3		Amérique du Sud
	<i>Renggeria</i> Meisn.	1/3		Brésil

11-CORNACEAE			Environ 90spp. La plupart arbres & arbustes.	Tropicale et tempérée
	<i>Griselinia</i> Forst.	3/6	Arbres et arbustes, souvent E (Oliver 1930, Davies 1961)	Chili-SE Brésil
	<i>G. lucida</i> Forst f. (arbuste HE), <i>G. littoralis</i> (Raoul) Raoul(HE occasionel)		Dawson 1966, Mabberley 1987	Nlle Zélande
12-CUNONIACEAE			Environ 350spp. arbres, arbustes/grimpant/HE	Hémisphère Sud
	<i>Ackama</i> A. Cunn.	1/3	Oliver 1930. Anemoch.	Nlle. Zélande
	<i>Weinmannia pinnata</i> L	2/170	W-Linera & Lawton 1995	Nlle. Zélande -Costa Rica
13-EPACRIDACEAE	<i>Dracophyllum arboreum</i> Cockayne		Oliver 1930	Australie, Nlle. Zélande, Sud Chili
14-ERICACEAE			100/3000. Principalement arbustes. 1/3 E, nombreux dans forêt de nuages. Lignotuber fréquent (Sleumer 1967, Temple, 1975)	Cosmopolite
	<i>Cavendishia</i> Lindl.	2/100	Faber-Langendoen & Gentry 1991	Néotropicale
	<i>Disterigma</i> Niedenzu ex Drude	15/35		Amérique du Sud
	<i>Gaultheria</i> Kalm. ex L.	8/200		Inde-Malaisie Amérique du Sud
	<i>Gonocalyx</i> Planch. & Lindl.	?/3		Néotropicale-Colombie
	<i>Rhododendron</i> L.	?/500	Arbustes, souvent E dans forêts de montagne (Sleumer 1966, Hallé com. pers., Aumeeruddy, com. pers)	Inde-Butan, Malaisie, Sumatra
	<i>R. aurigeranum</i> Sleum <i>R. lochae</i> F. Muell.		Temple, 1975 Temple, 1975	Nlle Guinée & Malaisie Australie
	<i>Vaccinium</i> L.	1/350	Sleumer 1967	Pantropicale
	<i>V. laurifolium</i> Miq. <i>V. lucidum</i> (Bl.)		Base de la tige tubéreuse (van Steenis, 1954)	
	<i>Sphyrropermum</i> Poepp & Endl. <i>S. buxifolium</i> Poepp & Endl.	?/18	Dans de milieux montagneux, herbacée, rampante souvent E	Amérique du Sud, Pérou
14-GESNERIACEAE			Essentiellement arbustes & herbes	Pantropicale avec quelques spp. tempérées.
	<i>Drymonia</i> Mart.	1/100	Faber-Langendoen & Gentry 1991	Amérique centrale
15-GROSSULARIACEA				
	<i>Phyllonoma</i> Willd.	1/8		Néotropicale
16-HYDRANGEACEAE				
	<i>Hydrangea asterolasia</i> Diels (E) <i>Hydrangea steyermarkii</i> Standl.(E)		Instituto Nacional de Biodiversidad & Missouri Botanical Garden, 1995. Instituto Nacional de Biodiversidad & Missouri Botanical Garden, 1995.	Costa Rica Costa Rica

17-LOGANIACEAE			30/800	Pantropiques, quelques espèces tempérées
	<i>Fagraea</i> Thunb.	20/35	Van Steenis 1972, Whitmore & Tantra 1986) 11 espèces E et grimpant citées par Leenhouts 1962 et Cockburn 1976 Architecture: Veillon 1976, Gray ?	Malaisie-Pacifique Nlle Calédonie
	<i>F. berteriana</i> Benth. (HE étrangleur)			
18-MARCGRAVIACEAE			94/130 Selon Madison (1977) HE mais la plupart sont des lianes ou grimpantes. Hypocotyle "tuber" pour <i>Souroubea</i>	Néotropicale
	<i>Caracasia</i> Szyzysl.	2/2	Madison, 1977	Vénézuéla
	<i>Marcgravia</i> L.	50/55	Madison, 1977	Néotropicale
	<i>Norantea</i> Aubl.	20/35	Madison, 1977	Néotropicale
	<i>Ruschia</i> Jacq.	2/10	Madison, 1977	Néotropicale
	<i>Souroubea</i> Aubl.	20/25	Madison, 1977	Néotropicale
19-MELASTOMACEAE			567/3000 Principalement arbuste et petits arbres, qqes lianes, E/HE (1/10 de spp.) et herbacées. Gentry & Dodson 1987	Pantropicale
	<i>Adelobotrys</i> D.C.		Gentry & Dodson 1987	
	<i>Blakea</i> P. Browne	60/85	Wurdack 1973, Gentry 1993, W-Linera & Lawton 1995)	Néotropicale
	<i>B. grandiflora</i> Hemsl.			Néotropicale
	<i>B. longibracteata</i> Cogn. (arbuste E)			Néotropicale
	<i>B. grisebachii</i> Cogn. (arbuste E)			Néotropicale
	<i>B. rosea</i> (Ruiz & Pav.) D. Don (arbuste E)			Néotropicale
	<i>B. anomala</i> Donn. Sn. (E)			Néotropicale
			Instituto Nacional de Biodiversidad, 1995	Costa Rica
	<i>Miconia</i> Ruiz & Pavon		(Nadkarni 1984)	
	<i>Topobea</i> Aublet	20/50	6 espèces du genre HE en Colombie (Faber-Langendoen and Gentry 1981)	Colombie
	<i>Topobea praecox</i> Gleason		Croat, 1978	Barro Colorado Island, Panama
	<i>Topobea parasitica</i> Aubl.		Dauchez 1977, Cremers 1983	Guyane
	<i>Medinilla</i> Gaudich.		Went 1895. HE occasionel	Paléotropicale
<i>Backeria</i> Bakh., <i>Dalenia</i> Korth, <i>Diccochaeta</i> , <i>Neodissochaeta</i> , <i>Omphalopus</i> Naudin, <i>Plechiandra</i>		Avec au moins 1 sp. HE dans chaque genre (Gentry & Dodson 1987)	Paléotropicale	
<i>Bertolonia venezuelensis</i> Wurdack		curateur Mérida, Wurdock, 1973	Vénézuéla	

20-MORACEAE	<i>Ficus</i> L.	500/800	<i>Ficus</i> avec différents types biologiques. 1/3 du genre sont HE Berg 1989-1990	Pantropicale, dans toutes les parties chaudes du globe, la plupart tropicales et principalement Indo-Malesiennes Iles Salomon (Whitmore, 1975)
21-MYRSINACEAE			28/1000 Environ 25 spp dans 4 genres peuvent être HE (Madison 77).	Pantropicale
	<i>Cybianthus</i> Mart. (E)	?/40	Gentry & Dodson 1987	Néotropicale
	<i>Embelia</i> Burm. (E)	?/130		Paléotropicale
	<i>Gramnadenia</i> Benth.	6/15	Gentry & Dodson 1987	Néotropicale
	<i>Rapanea</i> Aubl. (E)	?/200	Gentry & Dodson 1987	Pantropicale
22-MYRTACEAE			?/3000 Arbres et arbustes	Pantropicale
	<i>Metrosideros</i> Banks. ex Gaertn.	3/60	Anastomose racinaire et racine tubéreuse chez les jeunes (Dawson & Sneddon 1969)	Nlle Zélande (Laing & Blackwell 1964) Nlle. Calédonie (Veillon 1976) Fidji-Hawai (Neal 1965)
	<i>M. fulgens</i> , <i>M. perforata</i> , <i>M. diffusa</i> (E, formes lianescentes)		Forme juvénile E (Hallé, com. pers.) Arbustes grimpants, lianes (Laing & Blackwell 1964)	Nlle Zélande
	<i>M. collina</i> var. <i>vitiensis</i> (HE étrangleur)		Dawson, 1967	
	<i>M. collina</i> subsp. <i>polymorpha</i> (Gaud) Rock (HE étrangleur)		Neal 1965	Hawai
	<i>M. robusta</i> (HE étrangleur)		Laing & Blackwell 1964	Nlle Zélande
23-OENOTHERACEAE	<i>Fuchsia</i> ?(Hallé com. pers.)		?/640 Putz & Holbrook 1986, sans mention de genres. Herbes et arbustes, rarement des arbres	Cosmopolite, surtout tempérée et tropiques d'Amérique
24-PITTOSPORACEAE			Arbres, arbustes, qqes grimpants (sauf en Malaisie) où il y a qqes E/HE occasionels	Australie, Malaisie
	<i>Pittosporum pullifolium</i> Burk :		Bakker & Van Steenis 1957	Malaisie: Nlle Guinée
25-ROSACEAE			?/3000 Arbres, arbustes et herbes.	Hémisphère Nord
	<i>Pyrus</i> L. "Fif pear"	3/30	Arbres, peuvent être HE (Corner 1940, Madison 77)	India-Malesia
26-RUBIACEAE			500/7000 (fam plus nombreuse des Angio)	Cosmopolite
	<i>Coprosma</i> J. R. & G. Forst <i>C. australis</i> Robinson	?/90	Oliver 1930, Dawson & Sneddon 1969.	Malaisie, N. Z., Chili
	<i>Cosmibuena skinneri</i> Hemzl.	?/12	Todzia 1986	Néotropicale, Panama
	<i>Hillia valerii</i> Standl. <i>H. tubaeiflora</i> Cham. <i>H. parasitica</i> Jacq. (perso)		Hallé 1967	Brésil, Guyanes, Antilles
	<i>Posoqueria</i> Aublet	?/12	Putz & Holbrook, 1986 Arbustes et arbres	Amérique tropicale
	<i>Schradera</i> Vahl.	2/25	Faber-Langendoen & Gentry 1991	Néotropicale
	<i>Tinonius</i> DC	?/150	Whitmore 1975	N. Guinée, I. Salomons

27-RUTACEAE			150/900	Pantropicale et tempérée
	<i>Zanthoxylum</i> L.	?/200	W-Linera & Lawton 1995	Amérique Centrale
28-SAPOTACEAE	<i>Bumelia</i>		Gentry & Dodson 1987	Costa Rica
29-SAXIFRAGACEAE			80/1250	Cosmopolite
	<i>Hydrangea</i> L.	?/23	W-Linera & Lawton 1995	Néotropicale
30-SCROPHULARIA CEAE			220/3000 La plupart herbes et petits arbustes	
	<i>Gibsoniothamnus</i> L.	3/7	Arbustes E. (voir Flore Panama)	Panama, Am. Centrale
	<i>Wightia</i> Wall.	3/3	Arbres, HE (van Steenis 1949, 1972). C'est un de rars genres (?) HE avec anémochorie	Himalaya, W Malaisie
	<i>W. borneënsis</i> Hook. f.		Backer & Van den Brunk 1965	
31-SOLANACEAE			90/2000-3000 herbes, peu d'arbres et arbustes	Cosmopolite
	<i>Markea</i> L. C. Rich.	?/16	Steege & Cornelissen 1989	Néotropicale
32-VIOLACEAE			22/900 spp herbacées et arbustives	Cosmopolite
	<i>Melicytus</i> Forster & Forster	?/4	Dobzhansky & Murça-Pires 1954	Iles Salomon, Nlle. Zélande, Fiji

## ***Annexe 2***

***Recensement des h mi- piphytes dans le transect 5B-10B  
en for t primaire de St. Elie -Guyane-***

Le recensement des arbres du transect étudié, et leurs respectifs diamètres (1ère et 2ème colonnes),  
a été effectué par Prévost et Sabatier (non publié)

DBH	Taxon	Nbre. HE	Clusia	Coussapoa	Philodendron	Ficus	Indeter.
124,2	<i>Caryocar glabrum</i>	4	2	1	1		
111,5	<i>Ruizterania albiflora</i>	1	1				
95	<i>Micropholis obscura</i>	4	2	1	1		
84,4	<i>Caryocar glabrum</i>						
78	<i>Eperua falcata</i>	2	1		1		
76,4	<i>Lecythis poiteaui</i>	1	1				
75	<i>Bocoa prouacensis</i>	2	2				
72	<i>Sterculia pruriens</i>	1	1				
71	<i>Pouteria eugeniifolia</i>						
71	<i>Parinari parvifolia</i>	1	1				
70,4	<i>Couepia guianensis</i>						
70	<i>Ocotea tomentella</i>	2	2				
69,09	<i>Ocotea schomburgkiana</i>						
69	<i>Pouteria eugeniifolia</i>	2	2				
69	<i>Brosimum acutifolium</i>						
67,19	<i>Simarouba amara</i>						
67	<i>Goupia glabra</i>						
66,9	<i>Eschweilera coriacea</i>	2			2		
63,7	<i>Schefflera decaphylla</i>						
63	<i>Vouacapoua americana</i>						
61,5	<i>Virola michelii</i>						
61,09	<i>Couepia caryophylloides</i>	1					1
61	<i>Eperua falcata</i>	1	1				
61	<i>Eperua falcata</i>						
60,5	<i>Inga sp. 3</i>						
58,29	<i>Diospyros sp.</i>						
58	<i>Pouteria eugeniifolia</i>	1				1	
56,79	<i>Ocotea rubra</i>						
56,7	<i>Vouacapoua americana</i>						
56,4	<i>Licania ovalifolia</i>						
56	<i>Dicorynia guianensis</i>						
55,4	<i>Eperua falcata</i>	1	1				
55	<i>Vouacapoua americana</i>						
54,79	<i>Eperua falcata</i>						
54,09	<i>Dicorynia guianensis</i>						
54,09	<i>Ocotea schomburgkiana</i>						
54	<i>Swartzia polyphylla</i>	1	1				
54	<i>Micropholis egensis</i>	1	1				
53,2	<i>Lecythis holcogyne</i>						
53	<i>Couratari multiflora</i>						
52,9	<i>Licania densiflora</i>						
52,5	<i>Eperua falcata</i>	1	1				
52	<i>Pouteria egregia</i>	2	2				
52	<i>Licaria chrysophylla</i>						
52	<i>Chrysophyllum sanguinolens</i>	2	1				1
52	<i>Micropholis guyanensis</i>	2	1	1			
	<i>ssp. guyanensis</i>						
51,6	<i>Diospyros sp.</i>	3	3				
51	<i>Eschweilera sagotiana</i>	3	3				
51	<i>Pradosia cochlearia</i>	1			1		
49,7	<i>Couepia guianensis</i>						
48,7	<i>Eperua grandiflora</i>						
48,4	<i>Caryocar glabrum</i>						
48,4	<i>Tabebuia insignis</i>						
48,4	<i>Bocoa prouacensis</i>	3	2	1			

48,2	<i>Lecythis zabucajo</i>	2	2			
48,09	<i>Eperua grandiflora</i>					
47,79	<i>Eperua falcata</i>					
47,79	<i>Alexa wachenheimii</i>					
47,5	<i>Eperua falcata</i>					
47,09	<i>Licania alba</i>	1	1			
46,8	<i>Licania alba</i>	2	1	1		
46,79	<i>Buchenavia capitata</i>	1	1			
46,79	<i>Capparis maroniensis</i>	2	1	1		
46,7	<i>Eperua grandiflora</i>					
46,5	<i>Crudia aromatica</i>	1		1		
46	<i>Vouacapoua americana</i>					
44,9	<i>Eperua falcata</i>					
44,59	<i>Eschweilera decolorans</i>	1	1			
44,59	<i>Byrsonima laevigata</i>					
44,59	<i>Couma guianensis</i>					
44,59	<i>Lecythis praeclara</i>					
44,29	<i>Moronobea coccinea</i>					
42,79	<i>Licania granvillei</i>	1	1			
42,7	<i>Lecythis poiteaui</i>					
42,4	<i>Indeterminae</i>					
42	<i>Amanoa congesta</i>					
42	<i>Parahancornia fasciculata</i>					
42	<i>Eperua falcata</i>					
42	<i>Pouteria egregia</i>					
41,7	<i>Macoubea guianensis</i>					
41,7	<i>Trattinnickia burserifolia</i>					
40,4	<i>Pouteria egregia</i>	1	1			
40,29	<i>Eschweilera decolorans</i>	1	1			
40,09	<i>Eschweilera sagotiana</i>	1		1		
39,79	<i>Eschweilera sagotiana</i>					
39,5	<i>Crudia aromatica</i>	2	1	1		
39,2	<i>Eschweilera sagotiana</i>	1		1		
39,2	<i>Eperua falcata</i>					
39	<i>Protium giganteum</i>					
	var. <i>crassifolium</i>					
38,9	<i>Eschweilera sagotiana</i>					
38,9	<i>Eschweilera parviflora</i>					
38,9	<i>Eschweilera coriacea</i>	1	1			
38,5	<i>Eschweilera micrantha</i>					
38,5	<i>Hirtella bicornis</i>					
38,5	<i>Eschweilera coriacea</i>					
38,2	<i>Licania alba</i>					
38,2	<i>Geissospermum laeve</i>					
37,9	<i>Licania alba</i>					
37,9	<i>Goupia glabra</i>					
37,9	<i>Micropholis guyanensis</i>	1		1		
	ssp. <i>ducke</i> .					
37,4	<i>Lecythis idatimon</i>	1	1			
37	<i>Dendrobangia boliviana</i>	1		1		
37	<i>Tovomita sp. 1</i>					
36,9	<i>Eperua falcata</i>	1	1			
36,59	<i>Eperua falcata</i>					
36,59	<i>Bocoa prouacensis</i>	1	1			
36,29	<i>Carapa procera</i>					
36,29	<i>Eperua falcata</i>	1	1			
36,29	<i>Iryanthera sagotiana</i>					

36,29	<i>Licania alba</i>					
36	<i>Apeiba glabra</i>	1	1			
36	<i>Eschweilera sagotiana</i>					
35,79	<i>Licania alba</i>					
35,79	<i>Licania alba</i>					
35,7	<i>Iryanthera sagotiana</i>					
35,4	<i>Eschweilera micrantha</i>	2	2			
35,4	<i>Eperua falcata</i>					
35,2	<i>Pouteria sp. 21</i>					
35	<i>Licania membranacea</i>					
35	<i>Ocotea ceanothifolia</i>					
34,4	<i>Mezilaurus sp.</i>					
33,4	<i>Crudia aromatica</i>					
33,4	<i>Eschweilera parviflora</i>					
33	<i>Inga sp. 4</i>					
32,79	<i>Eschweilera coriacea</i>					
32,5	<i>Thyrsodium guianense</i>					
32,2	<i>Eschweilera sp.</i>					
32,2	<i>Eschweilera parviflora</i>	2		1		1
32,2	<i>Eugenia sp. 10</i>					
32,2	<i>Xylopia nitida</i>					
31,79	<i>Licania alba</i>					
31,79	<i>Lecythis persistens</i>					
	<i>ssp. persistens</i>					
31,79	<i>Tovomita sp. 1</i>					
31,79	<i>Cassia spruceana</i>					
31,2	<i>Symphonia sp. 1</i>					
31,2	<i>Iryanthera sagotiana</i>					
31	<i>Tovomita sp. 1</i>					
30,89	<i>Iryanthera sagotiana</i>					
30,6	<i>Pradosia ptychandra</i>					
30,6	<i>Thyrsodium guianense</i>					
30,6	<i>Lueheopsis rugosa</i>					
29,89	<i>Chaunochiton kappleri</i>					
29,79	<i>Eschweilera parviflora</i>					
29,6	<i>Eperua falcata</i>					
29,29	<i>Indeterminae</i>					
29,29	<i>Inga sp. 4</i>					
29	<i>Eschweilera sagotiana</i>					
28,79	<i>Eschweilera parviflora</i>	2	1	1		
28,7	<i>Catostemma fragrans</i>					
28,7	<i>Licania latistipula</i>					
28,7	<i>Inga sp. 5</i>					
28,7	<i>Poraqueiba guianensis</i>					
28,29	<i>Iryanthera sagotiana</i>					
28	<i>Drypetes variabilis</i>					
27,7	<i>Eschweilera sagotiana</i>					
27,7	<i>Lecythis idatimon</i>					
27,7	<i>Eschweilera decolorans</i>					
27,5	<i>Iryanthera sagotiana</i>					
27,39	<i>Eschweilera parviflora</i>					
27,39	<i>Eschweilera coriacea</i>	2	1	1		
27,1	<i>Drypetes sp. 1</i>					
26,79	<i>Hebepetalum humiriifolium</i>					
26,79	<i>Pouteria egregia</i>					
26,39	<i>Lecythis persistens</i>					
	<i>ssp. persistens</i>					

26,39	<i>Licania hypoleuca</i>					
26,39	<i>Eperua falcata</i>					
26,1	<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i>					
25,8	<i>Lecythis persistens</i>	1			1	
	<i>ssp. persistens</i>					
25,79	<i>Pouteria gonggrijpii</i>	2	2			
25,79	<i>Lecythis idatimon</i>					
25,79	<i>Anacardium spruceanum</i>					
25,79	<i>Eschweilera parviflora</i>	1			1	
25,5	<i>Lecythis persistens</i>					
	<i>ssp. persistens</i>					
25,5	<i>Inga marginata</i>					
25,5	<i>Licania canescens</i>					
25,5	<i>Eschweilera parviflora</i>					
25,2	<i>Pouteria sp. 18</i>	1	1			
25,2	<i>Iryanthera sagotiana</i>					
25	<i>Eschweilera sagotiana</i>	1	1			
24,79	<i>Licania alba</i>					
24,79	<i>Lecythis persistens</i>					
	<i>ssp. persistens</i>					
24,79	<i>Virola michelii</i>					
24,7	<i>Poraqueiba guianensis</i>					
24,7	<i>Bocoa prouacensis</i>	1	1			
24,39	<i>Eschweilera parviflora</i>					
24,2	<i>Virola michelii</i>					
24,2	<i>Eschweilera parviflora</i>	1	1			
24,2	<i>Eperua falcata</i>					
24	<i>Ocotea rubra</i>	2	1		1	
24	<i>Eschweilera parviflora</i>	1		1		
23,89	<i>Licania densiflora</i>					
23,89	<i>Ocotea rubra</i>					
23,89	<i>Iryanthera sagotiana</i>					
23,89	<i>Theobroma subincanum</i>					
23,6	<i>Dendrobangia boliviana</i>					
23,6	<i>Posoqueria latifolia</i>					
23,6	<i>Ferdinandusa paraensis</i>					
23,39	<i>Eschweilera parviflora</i>					
23,2	<i>Eschweilera sagotiana</i>					
23,2	<i>Couratari multiflora</i>	1	1			
23,2	<i>Licania alba</i>					
22,89	<i>Licania alba</i>					
22,89	<i>Iryanthera sagotiana</i>					
22,89	<i>Lecythis holcogyne</i>					
22,89	<i>Carapa procera</i>					
22,89	<i>Cordia sagotii</i>					
22,89	<i>Pourouma villosa</i>					
22,79	<i>Vouacapoua americana</i>					
22,6	<i>Iryanthera sagotiana</i>					
22,5	<i>Eschweilera parviflora</i>					
22,29	<i>Eschweilera parviflora</i>					
22,29	<i>Doliocarpus</i>					
22,1	<i>Eschweilera parviflora</i>					
22,1	<i>Eschweilera sagotiana</i>					
22	<i>Pouteria gonggrijpii</i>					
22	<i>Ecclinusa guianensis</i>					
22	<i>Nyctaginaceae</i>					
22	<i>Micropholis guyanensis</i>					

	<i>ssp. ducke.</i>						
22	<i>Eschweilera parviflora</i>						
22	<i>Lecythis idatimon</i>						
21,7	<i>Myrcia decorticans</i>						
21,7	<i>Eschweilera coriacea</i>						
21,5	<i>Couepia caryophylloides</i>						
21,5	<i>Dicorynia guianensis</i>						
21,5	<i>Micropholis egensis</i>						
21,29	<i>Lecythis idatimon</i>						
21,29	<i>Eschweilera parviflora</i>						
21,29	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
21,29	<i>Inga sp.</i>						
21,29	<i>Eschweilera parviflora</i>						
21,2	<i>Couratari oblongifolia</i>						
21	<i>Lecythis idatimon</i>						
21	<i>Simaba polyphylla</i>						
21	<i>Posoqueria latifolia</i>						
21	<i>Pouteria bilocularis</i>						
21	<i>Eperua falcata</i>						
20,7	<i>Pouteria guianensis</i>						
20,7	<i>Lecythis idatimon</i>						
20,39	<i>Lecythis idatimon</i>						
20,39	<i>Hirtella glandulosa</i>						
20,39	<i>Eschweilera apiculata</i>						
20,39	<i>Anartia meyeri</i>						
20,39	<i>Eschweilera parviflora</i>						
20,2	<i>Lecythis idatimon</i>						
20,1	<i>Pouteria sp. 21</i>						
20,1	<i>Talisia hexaphylla</i>						
20,1	<i>Couratari oblongifolia</i>						
20,1	<i>Elvasia elvasioides</i>						
20,1	<i>Eschweilera parviflora</i>	1					
19,89	<i>Eschweilera parviflora</i>						
19,7	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
19,7	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
19,7	<i>Eperua falcata</i>						
19,7	<i>Eschweilera sagotiana</i>						
19,7	<i>Eperua falcata</i>						
19,6	<i>Ocotea ceanothifolia</i>						
19,6	<i>Eschweilera parviflora</i>						
19,39	<i>Licania canescens</i>						
19,29	<i>Lecythis idatimon</i>						
19,1	<i>Licania granvillei</i>						
19,1	<i>Drypetes variabilis</i>						
19,1	<i>Lecythis idatimon</i>						
19,1	<i>Lecythis idatimon</i>						
19,1	<i>Licania alba</i>						
19,1	<i>Indeterminae</i>						
19,1	<i>Eschweilera parviflora</i>						
19,1	<i>Bocoa prouacensis</i>						
18,89	<i>Protium opacum</i>						
	<i>ssp. rabelianum</i>						
18,79	<i>Eperua falcata</i>						
18,79	<i>Siparuna decipiens</i>						

18,6	<i>Trattinnickia</i>					
18,6	<i>Talisia pedicellaris</i>					
18,6	<i>Inga capitata</i>					
18,5	<i>Lecythis idatimon</i>					
18,5	<i>Cassipourea guianensis</i>					
18,5	<i>Eschweilera parviflora</i>					
18,5	<i>Eschweilera parviflora</i>					
18,5	<i>Licania hypoleuca</i>					
18,5	<i>Lecythis idatimon</i>					
18,5	<i>Protium sp.</i>					
18,2	<i>Cecropia obtusa</i>					
18,2	<i>Tovomita sp. 5</i>					
18,2	<i>Dicorynia guianensis</i>					
18,2	<i>Eschweilera parviflora</i>					
18,2	<i>Eperua falcata</i>					
18,2	<i>Eschweilera sagotiana</i>					
18	<i>Bocoa prouacensis</i>					
17,79	<i>Moronobea coccinea</i>					
17,79	<i>Oxandra asbeckii</i>					
17,79	<i>Lecythis persistens</i>					
	<i>ssp. persistens</i>					
17,79	<i>Lecythis poiteaui</i>					
17,79	<i>Lecythis persistens</i>					
	<i>ssp. persistens</i>					
17,79	<i>Eschweilera sagotiana</i>					
17,5	<i>Gustavia hexapetala</i>					
17,5	<i>Casearia sp.</i>					
17,5	<i>Dicorynia guianensis</i>					
17,5	<i>Eschweilera parviflora</i>					
17,2	<i>Licania heteromorpha</i>					
	<i>var. heteromorpha</i>					
17,2	<i>Indeterminae</i>					
17,2	<i>Eschweilera parviflora</i>	1	1			
17,2	<i>Eschweilera sagotiana</i>					
17,2	<i>Pouteria torta</i>					
	<i>ssp. tuberculata</i>					
17,2	<i>Bocoa prouacensis</i>					
17	<i>Eugenia tetramera</i>					
17	<i>Couepia caryophylloides</i>					
16,89	<i>Anartia meyeri</i>					
16,89	<i>Eschweilera micrantha</i>					
16,89	<i>Pouteria coriacea</i>					
16,89	<i>Theobroma subincanum</i>					
16,89	<i>Licania heteromorpha</i>					
	<i>var. heteromorpha</i>					
16,7	<i>Tovomita sp. 7</i>					
16,7	<i>Protium sp. 1</i>					
16,7	<i>Crudia bracteata</i>					
16,7	<i>Jessenia bataua</i>					
16,7	<i>Virola michelii</i>					
16,6	<i>Lecythis holcogyne</i>					
16,6	<i>Dicorynia guianensis</i>					
16,6	<i>Lecythis persistens</i>					
	<i>ssp. persistens</i>					
16,6	<i>Crudia bracteata</i>					
16,6	<i>Dialium guianense</i>					
16,39	<i>Licania heteromorpha</i>					

	<i>var. heteromorpha</i>					
16,2	<i>Oenocarpus bacaba</i>					
16,2	<i>Licaria guianensis</i>					
16,1	<i>Eperua falcata</i>					
15,89	<i>Inga sp.</i>					
15,89	<i>Lecythis persistens</i>					
	<i>ssp. persistens</i>					
15,89	<i>Eschweilera sagotiana</i>	1	1			
15,89	<i>Eperua falcata</i>					
15,89	<i>Caraipa racemosa</i>					
15,89	<i>Pouteria torta</i>					
	<i>ssp. tuberculata</i>					
15,89	<i>Eschweilera parviflora</i>					
15,89	<i>Ambelania acida</i>					
15,8	<i>Cassipourea guianensis</i>					
15,8	<i>Unonopsis rufescens</i>					
15,8	<i>Abarema mataybifolia</i>					
15,6	<i>Lecythis persistens</i>					
	<i>ssp. persistens</i>					
15,6	<i>Iryanthera hostmannii</i>					
15,6	<i>Eperua falcata</i>					
15,6	<i>Lecythis idatimon</i>					
15,6	<i>Oxandra asbeckii</i>					
15,6	<i>Indeterminae</i>					
15,6	<i>Minuartia guianensis</i>					
15,6	<i>Eschweilera parviflora</i>					
15,6	<i>Tovomita sp. 7</i>					
15,6	<i>Siparuna decipiens</i>					
15,6	<i>Licania canescens</i>					
15,39	<i>Crudia bracteata</i>					
15,3	<i>Tovomita sp. 1</i>					
15,3	<i>Ecclinusa guianensis</i>					
15,3	<i>Eschweilera parviflora</i>					
15,1	<i>Cassipourea guianensis</i>					
15	<i>Eschweilera sagotiana</i>					
15	<i>Talisia furfuracea</i>					
15	<i>Lecythis persistens</i>					
	<i>ssp. persistens</i>					
15	<i>Inga fanchoniana</i>					
15	<i>Indeterminae</i>					
15	<i>Anartia meyeri</i>					
14,8	<i>Eschweilera sagotiana</i>					
14,8	<i>Unonopsis rufescens</i>					
14,8	<i>Oxandra asbeckii</i>					
14,6	<i>Dicorynia guianensis</i>					
14,6	<i>Lecythis persistens</i>					
	<i>ssp. persistens</i>					
14,6	<i>Licania laxiflora</i>					
14,6	<i>Licania canescens</i>					
14,6	<i>Indeterminae</i>					
14,6	<i>Eschweilera parviflora</i>					
14,6	<i>Couepia guianensis</i>					
14,5	<i>Tovomita sp. 5</i>					
14,5	<i>Protium sp. 1</i>					
14,3	<i>Eschweilera coriacea</i>					
14,3	<i>Catostemma fragrans</i>					
14,3	<i>Lecythis persistens</i>					

	<i>ssp. persistens</i>						
14,3	<i>Cassipourea guianensis</i>						
14,3	<i>Sloanea sp. 9</i>						
14,3	<i>Eschweilera parviflora</i>						
14,3	<i>Licania alba</i>						
14,3	<i>Chrysophyllum argenteum</i>						
	<i>ssp. nitidum</i>						
14,3	<i>Pouteria gonggrijpii</i>						
14,3	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
14,3	<i>Licania granvillei</i>						
14,19	<i>Eschweilera parviflora</i>						
14,19	<i>Eschweilera parviflora</i>						
14	<i>Tovomita sp. 11</i>						
14	<i>Eschweilera wachenheimii</i>						
14	<i>Eschweilera sagotiana</i>						
14	<i>Anartia meyeri</i>						
14	<i>Ocotea indirectinervia</i>						
14	<i>Pouteria sp. 2</i>						
14	<i>Annona ambotay</i>						
14	<i>Caryocar glabrum</i>						
14	<i>Anartia meyeri</i>						
14	<i>Theobroma subincanum</i>						
13,89	<i>Pouteria gonggrijpii</i>						
13,89	<i>Pouteria egregia</i>						
13,89	<i>Gustavia hexapetala</i>						
13,89	<i>Eschweilera parviflora</i>						
13,69	<i>Eperua falcata</i>						
13,69	<i>Ocotea rubra</i>						
13,69	<i>Crudia bracteata</i>						
13,69	<i>Aniba sp.</i>						
13,69	<i>Eschweilera sagotiana</i>						
13,69	<i>Dendrobanhia boliviana</i>						
13,69	<i>Iryanthera hostmannii</i>						
13,69	<i>Vantanea parviflora</i>						
13,5	<i>Sagotia racemosa</i>						
13,5	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
13,39	<i>Hevea guianensis</i>						
13,39	<i>Eschweilera sagotiana</i>						
13,39	<i>Mouriri crassifolia</i>						
13,39	<i>Cassipourea guianensis</i>						
13,39	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
13,39	<i>Dicorynia guianensis</i>						
13,39	<i>Jacaranda copaia</i>						
13,19	<i>Eschweilera parviflora</i>						
13,19	<i>Cassipourea guianensis</i>						
13,19	<i>Aniba wiliamsii</i>						
13,1	<i>Lecythis idatimon</i>						
13,1	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
13,1	<i>Myrciaria floribunda</i>						
13,1	<i>Eschweilera parviflora</i>						
13,1	<i>Sagotia racemosa</i>						
13,1	<i>Lecythis holcogyne</i>						
13,1	<i>Eschweilera apiculata</i>						

13,1	<i>Eschweilera parviflora</i>					
13,1	<i>Indeterminae</i>					
13,1	<i>Pouteria guianensis</i>					
13,1	<i>Eschweilera sagotiana</i>					
13,1	<i>Licania canescens</i>					
12,89	<i>Crudia bracteata</i>					
12,89	<i>Mezilaurus</i>					
12,89	<i>Amaioua guianensis</i>					
12,69	<i>Lecythis idatimon</i>					
12,69	<i>Crudia bracteata</i>					
12,69	<i>Micropholis guyanensis</i> <i>ssp. ducke.</i>					
12,69	<i>Cassipourea guianensis</i>					
12,69	<i>Licania canescens</i>					
12,69	<i>Cassipourea guianensis</i>					
12,69	<i>Cupania hirsuta</i>					
12,69	<i>Sagotia racemosa</i>					
12,69	<i>Licania alba</i>					
12,69	<i>Amaioua guianensis</i>					
12,69	<i>Symphonia sp. 1</i>					
12,6	<i>Lecythis idatimon</i>					
12,6	<i>Chaetocarpus schomburgkianus</i>					
12,39	<i>Vouacapoua americana</i>					
12,39	<i>Lecythis persistens</i> <i>ssp. persistens</i>					
12,39	<i>Lecythis idatimon</i>					
12,39	<i>Tovomita sp. 7</i>					
12,39	<i>Crudia bracteata</i>					
12,39	<i>Ambelania acida</i>					
12,39	<i>Swartzia polyphylla</i>					
12,39	<i>Eschweilera cf. chartaceifolia</i>					
12,39	<i>Dacryodes nitens</i>					
12,3	<i>Licania canescens</i>					
12,3	<i>Cassipourea guianensis</i>					
12,3	<i>Protium sp. 1</i>					
12,3	<i>Lecythis persistens</i> <i>ssp. persistens</i>					
12,3	<i>Eschweilera parviflora</i>					
12,1	<i>Sagotia racemosa</i>					
12,1	<i>Inga cf. bourgoni</i>					
12,1	<i>Lecythis persistens</i> <i>ssp. persistens</i>					
12,1	<i>Crudia bracteata</i>					
12,1	<i>Lecythis idatimon</i>					
12,1	<i>Capparis maroniensis</i>					
12,1	<i>Astrocaryum sciophilum</i>	2	1			
12,1	<i>Sagotia racemosa</i>					
12,1	<i>Inga lomatophylla</i>					
12,1	<i>Cupania hirsuta</i>					
12,1	<i>Couepia guianensis</i>					
12,1	<i>Eschweilera decolorans</i>					
12,1	<i>Sagotia racemosa</i>					
12,1	<i>Eschweilera parviflora</i>					
12,1	<i>Eschweilera cf. chartaceifolia</i>					
12,1	<i>Lacmellea floribunda</i>					
12,1	<i>Licania alba</i>					
11,89	<i>Ambelania acida</i>					

11,8	<i>Dacryodes nitens</i>						
11,8	<i>Eperua falcata</i>						
11,8	<i>Simarouba amara</i>						
11,8	<i>Sagotia racemosa</i>						
11,8	<i>Eschweilera sagotiana</i>						
11,8	<i>Licania alba</i>						
11,8	<i>Indeterminae</i>						
11,8	<i>Duroia aquatica</i>						
11,8	<i>Eschweilera apiculata</i>						
11,8	<i>Crudia bracteata</i>						
11,8	<i>Crudia aromatica</i>						
11,8	<i>Dicorynia guianensis</i>						
11,8	<i>Tovomita sp. 11</i>						
11,8	<i>Swartzia guianensis</i>						
11,8	<i>Pouteria egregia</i>						
11,8	<i>Eschweilera micrantha</i>						
11,5	<i>Eperua falcata</i>						
11,5	<i>Lecythis idatimon</i>						
11,5	<i>Eperua falcata</i>						
11,5	<i>Crudia bracteata</i>						
11,5	<i>Licaria sp.</i>						
11,5	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
11,5	<i>Sagotia racemosa</i>						
11,5	<i>Peltogyne sp. 1</i>						
11,5	<i>Sagotia racemosa</i>						
11,5	<i>Eschweilera parviflora</i>						
11,5	<i>Dicorynia guianensis</i>						
11,5	<i>Indeterminae</i>						
11,5	<i>Schefflera decaphylla</i>						
11,5	<i>Sagotia racemosa</i>						
11,5	<i>Iryanthera sagotiana</i>						
11,5	<i>Eugenia cf. pseudopsidium</i>						
11,5	<i>Licania granvillei</i>						
11,5	<i>Protium sp.</i>						
11,3	<i>Sagotia racemosa</i>						
11,3	<i>Tovomita sp. 5</i>						
11,3	<i>Cassipourea guianensis</i>						
11,3	<i>Sagotia racemosa</i>						
11,1	<i>Cupania scrobiculata</i>						
11,1	<i>Tovomita sp.</i>						
11,1	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
11,1	<i>Dacryodes nitens</i>						
11,1	<i>Pouteria gonggrijpii</i>						
11,1	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
11,1	<i>Sagotia racemosa</i>						
11,1	<i>Protium sp. 1</i>						
11	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
11	<i>Sagotia racemosa</i>						
11	<i>Sagotia racemosa</i>						
10,8	<i>Eperua falcata</i>						
10,8	<i>Eschweilera decolorans</i>						
10,8	<i>Eperua falcata</i>						
10,8	<i>Lecythis idatimon</i>						

10,8	<i>Carapa procera</i>						
10,8	<i>Tovomita sp. 2</i>						
10,8	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
10,8	<i>Casearia javitensis</i>						
10,8	<i>Cassipourea guianensis</i>						
10,8	<i>Cassipourea guianensis</i>						
10,8	<i>Cassipourea guianensis</i>						
10,8	<i>Licania heteromorpha</i>						
	<i>var. heteromorpha</i>						
10,8	<i>Lecythis idatimon</i>						
10,8	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
10,8	<i>Indeterminae</i>						
10,8	<i>Dicorynia guianensis</i>						
10,8	<i>Crudia bracteata</i>						
10,8	<i>Eugenia sp. 10</i>						
10,8	<i>Gustavia hexapetala</i>						
10,8	<i>Rinorea pectino-squamata</i>						
10,8	<i>Lueheopsis rugosa</i>						
10,8	<i>Rinorea pectino-squamata</i>						
10,8	<i>Micropholis guyanensis</i>						
	<i>ssp. guyanensis</i>						
10,69	<i>Sagotia racemosa</i>						
10,69	<i>Unonopsis rufescens</i>						
10,69	<i>Unonopsis rufescens</i>						
10,69	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
10,69	<i>Cheilochlinium cognatum</i>						
10,5	<i>Protium aracouchini</i>						
10,5	<i>Chrysophyllum argenteum</i>						
	<i>ssp. nitidum</i>						
10,5	<i>Strychnos</i>						
10,5	<i>Peltogyne sp. 1</i>						
10,5	<i>Cassipourea guianensis</i>						
10,5	<i>Indeterminae</i>						
10,5	<i>Dicorynia guianensis</i>						
10,5	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
10,5	<i>Eschweilera coriacea</i>						
10,5	<i>Crudia bracteata</i>	1		1			
10,5	<i>Poraqueiba guianensis</i>						
10,5	<i>Indeterminae</i>						
10,5	<i>Crudia aromatica</i>						
10,5	<i>Unonopsis rufescens</i>						
10,5	<i>Crudia bracteata</i>						
10,5	<i>Lecythis idatimon</i>						
10,5	<i>Unonopsis rufescens</i>						
10,39	<i>Hevea guianensis</i>						
10,39	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
10,39	<i>Inga sp. 5</i>						
10,39	<i>Crudia bracteata</i>						
10,39	<i>Poraqueiba guianensis</i>						
10,39	<i>Drypetes sp. 1</i>						
10,39	<i>Pouteria coriacea</i>						
10,19	<i>Myrcia cf. magnoliifolia</i>						

10,19	<i>Eperua falcata</i>						
10,19	<i>Cassipourea guianensis</i>						
10,19	<i>Iserfia spiciformis</i>						
10,19	<i>Talisia microphylla</i>						
10,19	<i>Guatteria guianensis</i>						
10,19	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
10,19	<i>Talisia hexaphylla</i>						
10,19	<i>Trichilia schomburgkii</i>						
10,19	<i>Protium sp. 1</i>						
10	<i>Pouteria egregia</i>						
10	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
10	<i>Lecythis idatimon</i>	1	1				
10	<i>Sagotia racemosa</i>						
10	<i>Anacardium spruceanum</i>						
10	<i>Rinorea pectino-squamata</i>						
10	<i>Lecythis persistens</i>						
	<i>ssp. persistens</i>						
10	<i>Ocotea ceanothifolia</i>						
?	<i>Support mort</i>	1		1			
?	<i>Indeterminae</i>	1	1				

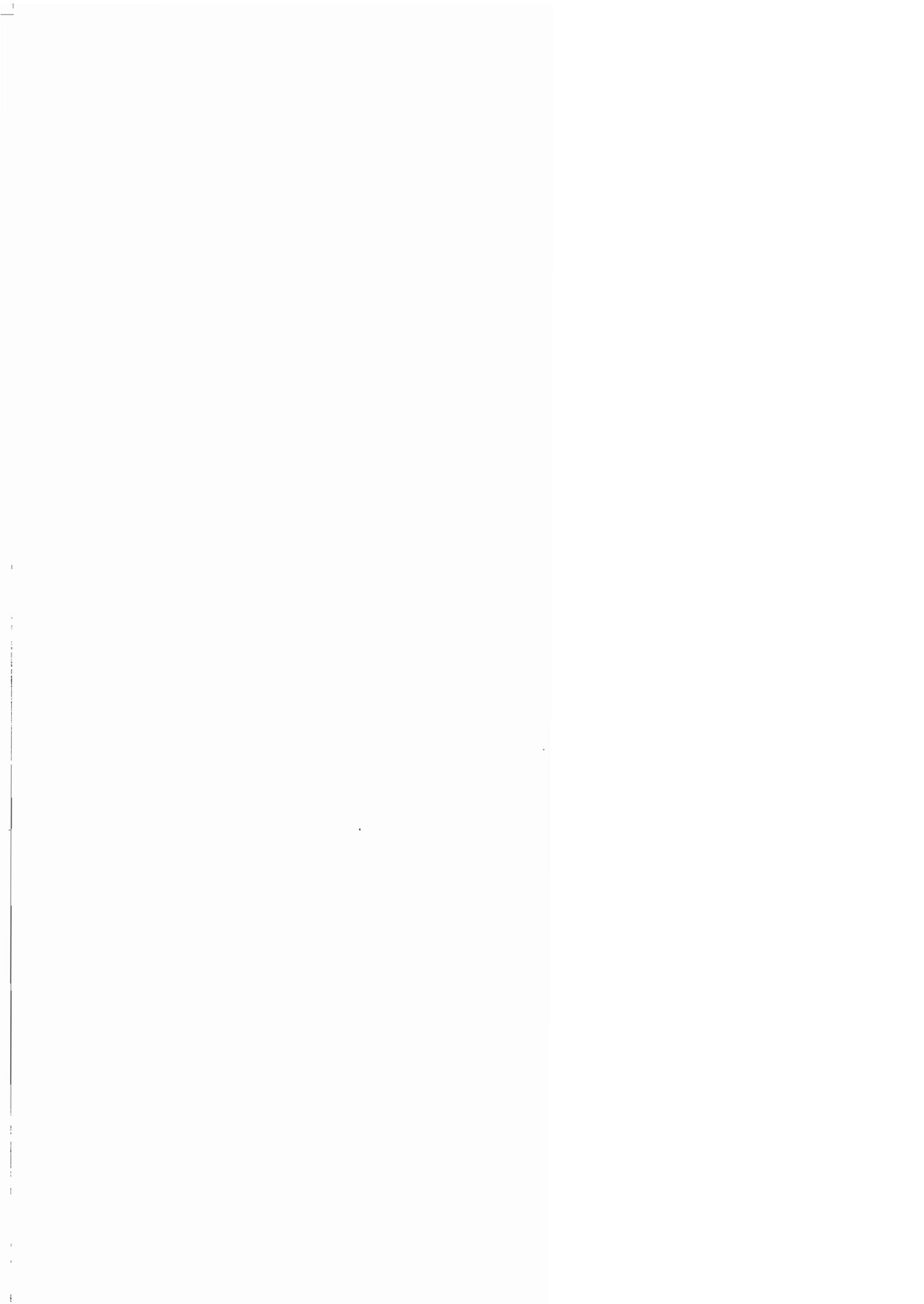
## ***Annexe 3***

***Tableau du recensement des héli-épihytes dans  
différents milieux***



Tableau VII : Recensements des héli-épiphytes dans différents milieux

Surface inventoriée densité/ha	Forêt 10000 m2 98/ha	Arbocel 1250 m2 520/ha	Lisière 18000 m2 61/ha	Pistes 16000 m2 144/ha	Totaux
<b>Espèce</b>					
1 <i>Ficus albert-smithii</i>	1				1
2 <i>Ficus amazonica</i>			1		1
3 <i>Ficus broadwayi</i>		4	1		5
4 <i>Ficus gomelleira</i>		1	1		2
5 <i>Ficus guianensis</i>	1		1	2	4
6 <i>Ficus leiophylla</i>		5	8		13
7 <i>Ficus malacocarpa</i>		1	5		6
8 <i>Ficus nymphaeipholia</i>		2	4	3	9
9 <i>Ficus pakkensis</i>		2			2
10 <i>Ficus pertusa</i>		11		2	13
11 <i>Ficus sp1</i>			1	1	2
12 <i>Ficus sp2</i>				1	1
13 <i>Ficus sp6</i>				1	1
14 <i>Ficus sp7</i>		1			1
15 <i>Ficus sp8</i>			1		1
<b>Total nombre d'individus</b>					<b>62</b>
16 <i>Coussapoa angustifolia</i>	5	5	3	1	14
17 <i>Coussapoa asperifolia</i>				1	1
18 <i>Coussapoa ferruginea</i>			1	2	3
19 <i>Coussapoa latifolia</i>	13	1	7	30	51
20 <i>Coussapoa lepreuri</i>				1	1
21 <i>Coussapoa microcephala</i>			3	8	11
<b>Total nombre d'individus</b>					<b>81</b>
22 <i>Clusia cuneata</i>	1	1	1	25	28
23 <i>Clusia grandiflora</i>	8		6	6	20
24 <i>Clusia pana-panari</i>	2			1	3
25 <i>Clusia platystigma</i>			3		3
26 <i>Clusia scrobiculata</i>	6		1	1	8
27 <i>Clusia sp1</i>	6	19	24	63	112
28 <i>Clusia sp2</i>	25	7	11	15	58
29 <i>Clusia sp3</i>	8	2			10
30 <i>Clusia sp4</i>	8		4	13	25
31 <i>Clusia sp5</i>		3	22	53	78
<b>Total nombre d'individus</b>					<b>345</b>
32 <i>Philodendron solimoense</i>	10	?	pas recensés	pas recensés	10
33 Indeterm 1	1				1
34 Indeterm 2	1				1
35 Indeterm 3	1				1
<b>Totaux</b>	<b>98</b>	<b>65</b>	<b>109</b>	<b>230</b>	<b>501</b>



# ***Annexe 4***

***Tableaux descriptifs (données morphologiques pour  
l'analyse architecturale) des espèces étudiées***



Tableau VIII

**Unité architecturale de *Ficus nymphaeifolia* P. Miller (MORACEAE)  
Modèle de Rauh**

N° d'individus : 51

N° d'herbier : JP131 - JP175

Caractères architecturaux		Type d'axes			
		A 1	A 2	A 3	A 4
<b>Structure</b>		monopodiale	monopodiale	monopodiale	monopodiale
<b>Croissance Iaire</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	rythmique
	Direction Iaire	orthotrope	orthotrope	agéotrope	agéotrope
	Direction IIaire	verticale	oblique	oblique	oblique
	Durée de vie ou longueur	indéfinie	longue à indéfinie	courte	courte
<b>Croissance IIaire</b>	Modalité	forte	moyenne	faible	faible
	Défilement	cylindrique	conique	conique	conique
<b>Structure des UC</b>	Marqueur des arrêts de croissance	diminution taille EN	diminution taille EN	diminution taille EN	diminution taille EN
	Types d'UC*	ramifiée	ramifiée	ramifié	simple
	Nombre d'entre-nœuds ou longueur des UC	■ 10 longueur variable	■ 8 EN 45-60 cm.	■ 5 EN 30 cm.	3-5 EN 10-20 cm.
<b>Ramification</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	non ramifié
	Chronologie	sylléptique	sylléptique	sylléptique	-
	Localisation	acrotone	acrotone	acrotone	-
	Angle d'insertion	■ 45°	■ 30°	■ 30°	-
	Nombre d'axes latéraux /UC	4 - 8	1 - 5	1 - 3	-
	Élagage	pérenne	élagage à long terme	caduc à court terme	caduc à court terme
<b>Symétrie</b>		radiale	radiale	bilatérale	
<b>Feuilles</b>	Phyllotaxie	spiralee 2/5	spiralee 2/5	spiralee 2/5	spiralee 2/5
	Forme	entières, acuminées à base cordée			
<b>Floraison</b>	Modalité	non florifère	non florifère	porte les sycones	porte les sycones
	Localisation	-	-	latérale	latérale
<b>Aptitude à la réitération</b>	Modalité	totale	partielle	partielle	non
	Chronologie	immédiate et différée	immédiate et différée	immédiate	
	Localisation	mediane et apicale	1/2 distale	distale	
	Nombre d'ordres maximum	3 - 4	4	3	
	Nombre de réitérats par axe	7 - 10	2 - 3	1 - 3	
<b>Ecorce</b>	Couleur	grisâtre	gris-marron	marron	vert brillant
	Texture	légèrement rugueuse	légèrement rugueuse	lisse	lisse

UC\* : unité de croissance

HE : héli-épiphyte - T : terrestre

Plantules : 5 (HE) - 11 (T)

A1 : 1 (HE) - 11 (T) / A2 : 1 (HE) - 4 (T) / A3 : 2 (T) / A4 : 1 (HE)

Réitérés : 9 (HE) - 6 (T)

Unité architecturale de *Ficus guianensis* Desv. (MORACEAE)

## Modèle de Rauh

N° d'individus : 16

N° d'herbier : JP 56 - JP 132 - JP 185 - JP 193

Caractères architecturaux		Type d'axes			
		A 1	A 2	A 3	A 4
<b>Structure</b>		monopodiale	monopodiale	monopodiale	monopodiale
<b>Croissance Iaire</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	rythmique
	Direction Iaire	orthotrope	orthotrope	agéotrope	agéotrope
	Direction IIaire	verticale	oblique	sur un même plan	sur un même plan
	Durée de vie ou longueur	indéfinie	longue	courte	courte
<b>Croissance IIaire</b>	Modalité	forte	moyenne	faible	faible
	Défilement	cylindrique	conique	conique	conique
<b>Structure des UC</b>	Marqueur des arrêts de croissance	diminution taille EN s/feuille	diminution taille EN s/feuilles	diminution taille EN s/feuilles	diminution taille EN
	Types d'UC*	ramifiée	ramifiée	ramifiée	non ramifiée
	Nombre d'entre-nœuds ou longueur des UC	5-9 EN 10-30 cm.	3-7 EN 5-20 cm.	≈ 5 EN courts à la base ≈ 10 cm	≈ 3 mm
<b>Ramification</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	non ramifié
	Chronologie	sytleptique	sytleptique	?	-
	Localisation	basitone	basitone	basitone	-
	Angle d'insertion	≈ 45°	≈ 30°	≈ 30°	-
	Nombre d'axes latéraux /UC	2-7, 5 le plus fréquent	1-5, 3 le plus fréquent	?	-
	Elagage	pérenne	élagage à long terme	caduc à court terme	caduc à court terme
<b>Symétrie</b>		radiale	radiale	radiale	radiale
<b>Feuilles</b>	Phyllotaxie	spiralee 2/5	spiralee 2/5	spiralee 2/5	spiralee
	Forme	entières, court petiole acuminées, coriacées	souvent torsion petiole disposition sur un plan	entières, court petiole acuminées	= sur la dernière UC
<b>Floraison</b>	Modalité	porte coussinets florifères	porte coussinets florifères	porte coussinets florifères	porte coussinets florifères
	Localisation	latérale et diffuse	latérale zone d'arrêt et de croissance	latérale zone d'arrêt de croissance	latérale souvent sur chaque noeud
<b>Aptitude à la réitération</b>	Modalité	totale	partielle	-	-
	Chronologie	immédiate et retardée	immédiate et retardée	-	-
	Localisation	basitone et latérale	latérale	-	-
	Nombre d'ordres maximum	2-3	2	-	-
	Nombre de réitérats par axe	4-5	2-3	-	-
<b>Ecorce</b>	Couleur	marron	gris-marron	gris-marron	marron
	Texture	rugeuse avec fissures longitudin.	légèrement rugeuse	lisse	lisse

UC\* : unité de croissance

HE : héli-épiphyte - T : terrestre

Plantules : 1(HE) - 4(T) / A1 : 1(HE) - 2(T) / A2 : 1(HE) - 2(T) / A3 : 1(T) / A4 : (HE) / Réitérés : 3(HE) - 1(T)

Unité architecturale de *Ficus leiophylla* C. C. Berg (MORACEAE)

Modèle de Rauh

N° d'individus : 8

N° d'herbier : LP 2265 - LP 2266

Caractères architecturaux		Type d'axes			
		A 1	A 2	A 3	A 4
<b>Structure</b>		monopodiale	monopodiale	monopodiale	monopodiale
<b>Croissance I<sup>aire</sup></b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	rythmique
	Direction I <sup>aire</sup>	orthotrope	orthotrope	agéotrope	agéotrope
	Direction II <sup>aire</sup>	verticale	oblique	agéotrope	-
	Durée de vie ou longueur	indéfinie	longue	courte	courte
<b>Croissance II<sup>aire</sup></b>	Modalité	forte	moyenne	faible	faible
	Défilement	cylindrique	conique	conique	conique
<b>Structure des UC*</b>	Marqueur des arrêts de croissance	diminution taille EN s/feuille	diminution taille EN s/feuilles	diminution taille EN s/feuilles	diminution taille EN
	Types d'UC*	ramifiée	ramifiée	ramifiée	non ramifiée
	Nombre d'entre-nœuds ou longueur des UC	7-12 EN 18-20 cm.	3-7 EN 5-15 cm.	■ 3-5 EN courts à la base ■ 10 cm	?
<b>Ramification</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	non ramifié
	Chronologie	sylléptique	sylléptique	sylléptique	-
	Localisation	basitone et mesotone	basitone, hypotonie	?	-
	Angle d'insertion	■ 30°	■ 30°	■ 30°	-
	Nombre d'axes latéraux /UC	3 à 10	3 à 6	?	-
	Elagage	pérenne	élagage à moyen terme	caduc à court terme	caduc à court terme
<b>Symétrie</b>		radiale	radiale	radiale	
<b>Feuilles</b>	Phyllotaxie	spiralee 2/5	spiralee 2/5	spiralee 2/5	
	Forme	entières, limbe effilé, court petio. acuminées/longues stipules jaunâtre veloutés	entières, limbe effilé, court petio. acuminées/longues stipules jaunâtre veloutés	entières, limbe effilé, court petio. acuminées/longues stipules jaunâtre veloutés	= présentes sur la dernière UC
<b>Floraison</b>	Modalité	non florifère	non florifère	porte des rameaux courts florifères	porte des rameaux courts florifères
	Localisation	-	-	latérale	latérale
<b>Aptitude à la réitération</b>	Modalité	totale, affaïsement	partielle	partielle	-
	Chronologie	sylléptique et retardée	sylléptique	-	-
	Localisation	mediane et apicale	1/2 distale et latérale	-	-
	Nombre d'ordres maximum	3	2	-	-
	Nombre de réitérats par axe	4-5	1-4	-	-
<b>Ecorce</b>	Couleur	marron cannelle	grisâtre	grisâtre	grisâtre
	Texture	lisse, lenticelles horizontales	lisse, lenticelles à la verticale	lisse	lisse

UC\* : unité de croissance

HE : héli-épiphyte - T : terrestre

A1 : 1 (HE) - A3 : 1(HE) - 3(T) / A4 : 1(T) / Réitérés : 1(HE) - 2(T)

Unité architecturale de *Coussapoa trinervia* Mielbraed (Cecropiaceae)

## Modèle de Rauh

N° d'individus : 5

N° d'herbier : 192 - 248 - 249

Caractères architecturaux		Type d'axes			
		A1	A2	A3	A4
<b>Structure</b>		monopodiale	monopodiale	monopodiale	monopodiale
<b>Croissance I<sup>ère</sup></b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	rythmique
	Direction I <sup>ère</sup>	orthotrope	orthotrope	orthotrope	agéotrope
	Direction II <sup>ème</sup>	verticale	oblique à affaissée	verticale	oblique
	Durée de vie ou longueur	indéfinie 9-10m	longue à indéfinie ■ 2m	courte ■ 40 cm	courte ■ 15 cm
<b>Croissance II<sup>ème</sup></b>	Modalité	importante	moyenne	moyenne à faible	faible
	Défilement	cylindrique	conique	conique	conique
<b>Structure des UC</b>	Marqueur des ar-rêts de croissance	coloration écorce diminution taille EN	coloration écorce diminution taille EN	coloration écorce diminution taille EN	coloration écorce diminution taille EN
	Types d'UC*	acrotone	acrotone	acrotone	acrotone
	Nombre d'entre-nœuds ou longueur des UC	10-15 EN 20-30 cm	4-10 EN 10-20 cm.	? EN 5-10 cm	? EN 3-5 cm
<b>Ramification</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	-
	Chronologie	immédiate	immédiate	immédiate	-
	Localisation	acrotone	acrotone	acrotone	-
	Angle d'insertion	■ 45°	■ 45°	■ 45°	-
	Nombre d'axes latéraux /UC	1-5	3-5	1-3	-
	Elagage	pérenne	élagage à long terme	caduc à court terme	-
<b>Symétrie</b>		radiale	radiale	bilatérale	-
<b>Feuilles</b>	Phyllotaxie	spiralee 2/5	spiralee 2/5	spiralee 2/5	spiralee 2/5
	Forme	entière, ellipt. trinervée, 10-15cm long.	entière, ellipt. triner- vée, 10-15cm long.	entière, ellipt., trinervée, 10-15cm long.	entière, ellipt., trinervée, 10-15cm long.
<b>Floraison</b>	Modalité	non florifère	?	?	florifère, inflorescence globuleuse
	Localisation	-	-	-	latérale
<b>Aptitude à la réitération</b>	Modalité	totale	partielle	partielle	-
	Chronologie	immédiate	immédiate	immédiate	-
	Localisation	latérale, partie médiane et apicale	latérale, partie médiane et apicale	latérale, partie médiane et apicale	-
	Nombre d'ordres maximum	3	2	2	-
	Nombre de réitérats par axe	6-7	3-4	1-3	-
<b>Ecorce</b>	Couleur	grisâtre	grisâtre	verdâtre	verdâtre
	Texture	légèrement rugueuse	légèrement rugueuse	lisse	lisse, brillante
<b>Divers</b>		pivots ("tronc racinaire") avec racines échasses à la base, racines adv. d'accrochage	absence de racines adventives	absence de racines adventives	absence de racines adventives

UC\* : unité de croissance

HE : héli-épiphyte

Plantules : 1(HE) / A2 : 1 (HE) / Réitérés : 3(HE)

Unité architecturale de *Coussapoa angustifolia* Aublet (CECROPIACEAE)

## Modèle de Rauh

N° d'individus : 11

N° d'herbier : 57-68-102-114-148-194

Caractères architecturaux		Type d'axes			
		A 1	A 2	A 3	A 4
<b>Structure</b>		monopodiale	monopodiale	monopodiale	monopodiale
<b>Croissance Iaire</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	rythmique
	Direction Iaire	orthotrope	orthotrope	agéotrope	agéotrope
	Direction IIaire	verticale	horizontale-oblique	oblique	oblique
	Durée de vie ou longueur	longue à indéfinie, varie de 2 à 8 m.	longue définie, de 50cm à 1mètre	courte, taille de 10 à 30cm	courte, quelques cm de longueur
<b>Croissance IIaire</b>	Modalité	forte	moyenne	faible	très faible
	Défilement	cylindrique	conique	massou	massou
<b>Structure des UC</b>	Marqueur des arrêts de croissance	étages de branches et diminution taille d'entre-noeuds	diminution taille d'entre-noeuds et rétrécissement de la moëlle	diminution taille d'entre-noeuds et rétrécissement de la moëlle	diminution taille d'entre-noeuds
	Types d'UC*	ramifiée	ramifiée	ramifiée	simple
	Nombre d'entre-noeuds ou longueur des UC	5 à 10 20-30 cm.	5-15 cm. base EN long, extrémité EN courts	5-10 cm. EN long à la base, courts à l'extrémité	quelques cm.
<b>Ramification</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	non ramifié
	Chronologie	immédiate	immédiate	immédiate	-
	Localisation	zone d'arrêt de croissance	acrotone et hypotone	acrotone	-
	Angle d'insertion	■ 30° zone apicale et ■ 80° zone médiane	■ 30°	■ 30°	-
	Nombre d'axes latéraux /UC	1 à 9, 5 le plus fréquent	1 à 4, 3-4 le plus fréquent	2-3	-
	Elagage	pérenne	élagage à long terme	caduc à court terme	caduc à court terme
<b>Symétrie</b>		radiale	radiale	radiale	
<b>Feuilles</b>	Phyllotaxie	spiralee 2/5	spiralee 2/5	spiralee 2/5	spiralee 2/5
	Forme	entières, limbe piriforme	entières, limbe piriforme	entières, limbe piriforme	entières, limbe piriforme
<b>Floraison</b>	Modalité	non florifère	non florifère	porte les inflorescences	porte les inflorescences
	Localisation	-	-	latérale, partie apicale	latérale
<b>Aptitude à la réitération</b>	Modalité	totale	partielle	partielle	non réitéré
	Chronologie	immédiate et retardée	immédiate	-	-
	Localisation	latérale, partie médiane et distale du tronc. Rejets basaux et drageons	1/2 distale	-	-
	Nombre d'ordres maximum	3	2-3	-	-
	Nombre de réitérats par axe	4-6	2-3	-	-
<b>Ecorce</b>	Couleur	marron-grisâtre	marron	marron-verdâtre	vert-marron
	Texture	rugueuse, lenticelles partie agée	légèrement rugueuse	lisse	lisse

UC\* : unité de croissance

HE : héli-épiphyte - T : terrestre

Plantules : 3(HE) / A2 : 2(T) / A3 : 1(T) / Réitérés : 3(HE) + 2(T)

Unité architecturale de *Coussapoa asperifolia* Trécul.(CECROPIACEAE)

Modèle de Rauh

N° d'individus : 12

N° d'herbier : 82 - 163 -

Caractères architecturaux		Type d'axes		
		A 1	A 2	A 3
<b>Structure</b>		monopodiale	monopodiale	monopodiale
<b>Croissance Iaire</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique
	Direction Iaire	orthotrope	orthotropie complexe	orthotropie complexe
	Direction IIaire	verticale	oblique/redressement apical	oblique/redressement apical
	Durée de vie ou longueur	définie à long terme	définie à moyen terme	définie à court terme
<b>Croissance IIaire</b>	Modalité	forte	moyenne	faible
	Défilement	cylindrique	conique	en masou
<b>Structure des UC</b>	Marqueur des arrêts de croissance	diminution taille entre-noeuds, étages des branches	diminution taille entre-noeuds	diminution taille entre-noeuds
	Types d'UC*	ramifiée	ramifiée	simple
	Nombre d'entre-noeuds ou longueur des UC	20-30cm	10-30 cm.	10 à 3 cm.
<b>Ramification</b>	Modalité	rythmique	rythmique	non ramifié
	Chronologie	immédiate	immédiate	-
	Localisation	sur zone d'arrêt basitone	sur zone d'arrêt basitone et hypotone	-
	Angle d'insertion	≈ 45°	≈ 30°	-
	Nombre d'axes latéraux /UC	1 à 7	1 à 4	-
	Elagage	pérenne	élagage à long terme	caduc à court terme
<b>Symétrie</b>		radiale	radiale	radiale
<b>Feuilles</b>	Phyllotaxie	spiralee 2/5	spiralee 2/5	spiralee 2/5
	Forme	entières, coriaces, scabre, forme limbe en éventail 10 à 25 cm.	entières, coriaces, scabre, forme limbe en éventail 10 à 25 cm.	entières, coriaces, scabre, forme limbe en éventail 10 à 25 cm.
<b>Floraison</b>	Modalité	non florifère	rarement florifère	florifère
	Localisation	-	latérale, à l'extrémité de l'axe	latérale
<b>Aptitude à la réitération</b>	Modalité	totale	partielle	partielle
	Chronologie	immédiate et retardée	immédiate	immédiate
	Localisation	latérale, médiane et subterminale dans la cime. Rejets basaux. Drageons sur différentes racines	latérale, sur le tiers distal	latérale
	Nombre d'ordres maximum	3-5	5-6	?
	Nombre de réitérats par axe	2-6	1-2	1-2
<b>Ecorce</b>	Couleur	marron	marron	marron-verdâtre
	Texture	légèrement rugueuse	légèrement rugueuse	lisse

UC\* : unité de croissance

HE : héli-épiphyte - T : terrestre

Plantules : 1 (HE) / A3 : 1(T) / A4 : 2(T) / Réitérés : 1 (HE) - 7 (T)

## Tableau XIV

Unité architecturale de *Coussapoa latifolia* Aublet (CECROPIACEAE)

## Modèle de Rauh

N° d'individus : 16

N° d'herbier : 59, 86, 95, 184, 188, 189, 196, 197

Caractères architecturaux		Type d'axes			
		A 1	A 2	A 3	A 4
<b>Structure</b>		monopodiale	monopodiale	monopodiale	monopodiale
<b>Croissance Iaire</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	rythmique
	Direction Iaire	orthotrope	orthotrope	agéotrope	agéotrope
	Direction IIaire	verticale	oblique	oblique	oblique
	Durée de vie ou longueur	longue, taille variable (2 à 3 m)	longue, taille de 50cm à 1mètre	courte, taille de 10 à 30cm	courte, quelques cm de longueur
<b>Croissance IIaire</b>	Modalité	forte	moyenne	faible	très faible
	Défilement	cylindrique	conique	conique	conique
<b>Structure des UC</b>	Marqueur des arrêts de croissance	diminution taille EN	diminution taille EN	diminution taille EN	diminution taille EN
	Types d'UC*	ramifiée	ramifiée	ramifiée	simple
	Nombre d'entre-nœuds ou longueur des UC	20-60 cm.	10-50 cm.	5-10 cm.	quelques cm.
<b>Ramification</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	non ramifié
	Chronologie	différée	différée	?	-
	Localisation	acrotone	acrotone	acrotone	-
	Angle d'insertion	≈ 45°	≈ 30°	≈ 30°	-
	Nombre d'axes latéraux /UC	5-8	4-5	2-3	-
	Elagage	pérenne	élagage à long terme	caduc à court terme	caduc à court terme
<b>Symétrie</b>		radiale	radiale	radiale	
<b>Feuilles</b>	Phyllotaxie	spiralee 2/5	spiralee 2/5	spiralee 2/5	spiralee 2/5
	Forme	entières, acuminées à limbe gaufré	entières, acuminées à limbe gaufré	entières, acuminées à limbe gaufré	entières, acuminées à limbe gaufré
<b>Floraison</b>	Modalité	non florifère	rarement florifère	porte les inflorescences	porte les inflorescences
	Localisation	-	latérale	latérale	latérale
<b>Aptitude à la réitération</b>	Modalité	totale	totale	?	non
	Chronologie	immédiate et différée	immédiate et différée	-	-
	Localisation	latérale ; base et partie subterminale du tronc. Le long du pivot racinaire	1/2 distale	-	-
	Nombre d'ordres maximum	4-5	2-3	-	-
	Nombre de réitérats par axe	2 caulinaire mais très nombreux racinaire	2-3	-	-
<b>Ecorce</b>	Couleur	marron	marron	marron-verdâtre	vert-marron
	Texture	légèrement rugueuse	légèrement rugueuse	lisse	lisse

UC\* : unité de croissance

HE : héli-épiphyte

Plantules : 8(HE) / A2 : 1(HE) / A4 : 1(HE) / Réitérés : 6(HE)

Unité architecturale de *Clusia rosea* Jacq. (CLUSIACEAE) - Modèle de Scarrone

N° d'individus : 8

Herbier : JP 214 - JP 215

Caractères architecturaux		Type d'axes		
		A1	A2	A3
<b>Structure</b>		monopodiale	monopodiale	monopodiale
<b>Croissance I<sup>aire</sup></b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique
	Direction I <sup>aire</sup>	orthotrope	orthotrope	agéotrope
	Direction II <sup>aire</sup>	verticale	oblique	verticale hypotonie
	Durée de vie ou longueur	longue mais définie 6-10m	longue et définie 4-6m	courte 20-50 cm
<b>Croissance II<sup>aire</sup></b>	Modalité	importante	moyenne	faible
	Défilement	cylindrique	cylindrique	conique
<b>Structure des UC</b>	Marqueur des arrêts de croissance	coloration écorce diminution taille EN	coloration écorce diminution taille EN	coloration diminution taille EN
	Types d'UC*	ramifiée	ramifié	simple
	Nombre d'EN ou longueur des UC	25-30cm	10-20cm	quelques cm
<b>Ramification</b>	Modalité	rythmique	rythmique	non ramifié
	Chronologie	immédiate	immédiate	-
	Localisation	acrotone	acrotone, hypotonie	-
	Angle d'insertion	environ 80°	environ 45°	-
	Nombre d'axes latéraux /UC	2-4	2-4	-
	Elagage	pérenne	élagage à long terme	élagage à court terme
<b>Symétrie</b>		radiale	radiale	bilatérale
<b>Feuilles</b>	Phyllotaxie	opposée décussée	opposée décussée	opposée décussée
	Forme	entière, ovale 25-30cm	entière, ovale 20-25cm	entière, ovale environ 20cm
<b>Floraison</b>	Modalité	florifère, porte les capsules	florifère, porte les capsules	florifère, porte les capsules
	Localisation	terminale	terminale	terminale
<b>Aptitude à la réitération</b>	Modalité	totale	partielle et totale	-
	Chronologie	immédiate et retardé	immédiate	-
	Localisation	apicale et médiane	médiane et apicale	-
	Nombre d'ordres maximum	3	3	-
	Nombre de réitérats par axe	8-10	2-3	-
<b>Ecorce</b>	Couleur	gris-marron	grisâtre	verte
	Texture	lisse	lisse	lisse, brillante
<b>Divers</b>		racines adv. pivotantes (piliers) et d'accrochage	racines adv. pivotantes (piliers)	absence de racines adventives

UC\* : unité de croissance

Hémi-épiphyte : HE - Terrestre : T

Plantule : 2(T) / A3: 1 / Réitéré : 3(HE) + 2(T)

## Tableau XVI

Unité architecturale de *Clusia cuneata* Benth - Modèle Scarrone

N° d'individus : 16

Herbiers : JP 36 - JP 67 - JP 92 - JP 93

Caractères architecturaux		Type d'axes		
		A 1	A 2	A 3
<b>Structure</b>		monopodiale	monopodiale	monopodiale
<b>Croissance primaire</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique
	Direction I <sup>aire</sup>	orthotrope	orthotrope	agéotrope
	Direction II <sup>aire</sup>	verticale	oblique ■ 45°	oblique
	Durée de vie ou longueur	longue (1 à 4 m.)	longue (30-50 cm)	courte, quelques cm.
<b>Croissance II<sup>aire</sup></b>	Modalité	forte	moyenne	faible
	Défilement	cylindrique	conique	conique
<b>Structure des UC</b>	Marqueur des arrêts de croissance	diminution longueur EN	diminution longueur EN	diminution longueur EN
	Types d'UC*	ramifiée	ramifiée	simple
	Nombre d'entre-nœuds ou longueur des UC	■ 50 cm.	3-4 EN ■ 30 cm.	■ 10-20 cm.
<b>Ramification</b>	Modalité	rythmique	rythmique	pas ramifié
	Chronologie	immédiate	immédiate	-
	Localisation	acrotone	acrotone	-
	Angle d'insertion	60°	60°	-
	Nombre d'axes latéraux /UC	1-4x2	1-2x2	-
	Elagage	perenne	élagage à long terme	caduc à court terme
<b>Symétrie</b>		radiale	bilatérale	-
<b>Feuilles</b>	Phyllotaxie	opposée decusée	opposée decusée	opposée decusée
	Forme	ovale à très court pétiole	ovale à très court pétiole	ovale à très court pétiole
<b>Floraison</b>	Modalité	florifère	porte les capsules	porte les capsules
	Localisation	terminale	terminale	terminale
<b>Aptitude à la réitération</b>	Modalité	totale	totale et partielle	-
	Chronologie	immédiate et différée	différée	-
	Localisation	basale et apicale	apicale	-
	Nombre d'ordres maximum	5	4	-
	Nombre de réitérats par axe	3-5	2-4	-
<b>Divers</b>		racines adventives (d'accrochage et pivotantes) sur les 2/3 proximal	racines adv. (d'accrochage et nourricières) localisation diffuse	rarement avec racines adventives
<b>Ecorce</b>	Couleur	marron	gris-marron	verdâtre
	Texture	légèrement rugueuse et fissurée	légèrement fissurée	lisse

UC\* : unité de croissance

Hémi-épiphyte (HE) - Terrestre (T)

Plantules: 1(HE) / A1: 1(HE) / A2: 2(HE) / A3: 2(HE) / Réitérés: 8(HE) + 2(T)



*Index des espèces*

- Aechmea lingulata* -Bromeliaceae- 160  
*Albizia* -Caesalpiniaceae- 198  
*Apeiba cf. glabra* -Tiliaceae- 60  
*Ascarina philippinensis* -Chloranthaceae- 221  
*Asplenium nidus* -Aspleniaceae- 11  
*Astrocaryum sciophilum* -Arecaceae- 60  
*Bertholletia excelsa* -Lecythidaceae- 198  
*Blakea* -Melastomaceae- 20; 55; 187; 192; 195; 196; 200; 202; 203; 204; 205; 213; 218  
    ***Blakea* 253; 187-193**  
    *Blakea grandifolia* 28  
*Bocoa prouacensis* -Caesalpiniaceae- 60  
*Brassaia* -Araliaceae- 21  
    *Brassaia actinophylla* 21  
*Brocchinia plumieri* -Bromeliaceae- 159  
*Buchenavia tetraphylla* -Combretaceae- 60  
*Capparis maroniensis* -Capparaceae- 60  
*Caryocar glabrum* -Caryocaraceae- 60; 196  
*Cassipourea guianensis* -Rhizophoraceae- 58  
*Cecropia* -Cecropiaceae- 17; 21; 107; 197  
    *Cecropia sciadophylla* 197  
*Ceiba pentandra* -Bombacaceae- 198  
*Chrysophyllum sanguinolentum* -Sapotaceae- 60  
*Clusia* -Clusiaceae- 17; 27; 20; 21; 28; 29; 31; 32; 40; 51; 57; 64; 65; 155; 157; 158;  
    195; 200; 204; 205; 207; 213; 219  
    *Clusia alata* 160  
    *Clusia cuneata* 55; 57; 171-185; 201; 202; 204; 205; 211; 213; 215; 217;  
    218; 220  
    *Clusia flava* 21  
    *Clusia grandiflora* 57; 155; 157  
    *Clusia minor* 28; 55; 155; 160  
    *Clusia panapanari* 57  
    *Clusia platystigma* 65  
    *Clusia rosea* 11; 19; 20; 55; 155; 157; 158; 159-170; 199; 201; 203;  
    204; 208; 211; 212  
    *Clusia rosea* "aureo-variegata" 158  
    *Clusia rosea* "marginata" 158  
    *Clusia scrobiculata* 57; 63

- 
- Cochliostemma* -Commelinaceae- 12  
*Condrophyllum* -Asclepiadaceae- 11  
*Cosmibuena* -Rubiaceae- 25  
*Couepia caryophylloides* -Chrysobalanaceae- 60  
*Couratari multiflora* -Lecythidaceae- 60  
*Coussapoa* -Cecropiaceae- 17; 29; 31; 51; 55; 57; 107; 157; 195; 197; 200; 202; 205;  
207; 208; 213; 215; 217; 219  
*Coussapoa angustifolia* 55; 57; 63; 109; **117-130**; 143; 200; 201; 203; 204;  
205; 208; 211; 213  
*Coussapoa asperifolia* 55; 107; **131-142**; 141; 143; 200; 201; 203; 204;  
208; 211; 218; 221  
*Coussapoa cf microcephala* 208; 211  
*Coussapoa glaberrima* 117  
*Coussapoa latifolia* 12; 55; 57; 63; 109; 131; **143-154**; 200; 201; 203;  
204; 205; 211; 205; 213; 208  
*Coussapoa schottii* 20  
*Coussapoa trinervia* 55; 107; **109-115**; 117; 196; 204; 207; 208; 200  
*Coussapoa villosa* 28; 107  
*Crudia aromatica* -Caesalpiniaceae- 60  
*Crudia bracteata* 58; 60  
*Dendrobangia boliviana* -Icacinaceae- 60  
*Dendrocalamus brandisii* -Gramineae- 220  
*Dendrocalamus giganteus* 220  
*Dendropanax* -Araliaceae- 51; 55; 213  
*Dicorynia guianensis* -Caesalpiniaceae- 58; 196  
*Didymopanax pittieri* -Araliaceae- 20  
*Diospyros* sp.-Ebenaceae- 60  
*Dischidia rafflesiana* -Asclepiadaceae- 11  
*Dryobalanops aromatica* -Dipterocarpaceae 200  
*Duguetia pycnastera* -Annonaceae- 10; 220  
*Eperua falcata* -Caesalpiniaceae- 58; 60; 62  
*Eschweilera coriacea* -Lecythidaceae- 60  
*Eschweilera decolorans* 60  
*Eschweilera micrantha* 60  
*Eschweilera parviflora* 58; 60; 62  
*Eschweilera sagotiana* 58; 60; 62  
*Eucalyptus* -Myrtaceae- 205

---

<i>Eucalyptus australiensis</i>	24
<i>Fagraea</i> -Loganiaceae-	17
<i>Fagraea berteriana</i>	16
<i>Fagus sylvatica</i> -Fagaceae-	200
<i>Ficus</i> -Moraceae-	17; 21; 25; 27; 28; 29; 31; 32; 51; 57; 67; 68; 107; 157; 170; 195; 196; 200; 202; 205; 207
<i>Ficus abutilifolia</i>	19
<i>Ficus albert-smithii</i>	63
<i>Ficus albipila</i>	69
<i>Ficus altissima</i>	215
<i>Ficus amazonica</i>	218
<i>Ficus americana</i>	83; 95
<i>Ficus aurea</i>	27
<i>Ficus benghalensis</i>	19; 20; 215
<i>Ficus benjamina</i>	20; 21
<i>Ficus carica</i>	68
<i>Ficus clusiifolia</i>	83
<i>Ficus crassiuscula</i>	196; 220
<i>Ficus cynaroides</i>	69
<i>Ficus deltoidea</i>	67
<i>Ficus diversifolia</i>	67
<i>Ficus dubia</i>	27
<i>Ficus globosa</i>	20; 21; 22
<i>Ficus guaranitica</i>	23
<i>Ficus guianensis</i>	48; 55; 56; 57; <b>83-94</b> ; 143; 201; 203; 204; 205; 211; 213; 217
<i>Ficus kerkhovenii</i>	69
<i>Ficus leiophylla</i>	55; <b>95-106</b> ; 143; 201; 202; 204; 213; 215
<i>Ficus maitin</i>	55; 208; 215; 218
<i>Ficus mathewsii</i>	83
<i>Ficus microcarpa</i>	25; 215
<i>Ficus nymphaeifolia</i>	55; 28; <b>71-81</b> ; 83; 143; 199; 201; 202; 203; 204; 207; 208; 211; 212; 215
<i>Ficus obtusifolia</i>	28
<i>Ficus pertusa</i>	20; 28; 95
<i>Ficus religiosa</i>	17; 27; 54; 69
<i>Ficus salomonensis</i>	69

- Ficus schumacheri* 95  
*Ficus spiralis* 69  
*Ficus stupenda* 27; 69  
*Ficus subulata* 69  
*Ficus sundaica* 69  
*Ficus tinctoria* 69  
*Ficus trigonata* 20; 28  
*Ficus tuerckheimii* 28  
*Ficus variegata* 69  
*Ficus xylophylla* 27  
*Gnetum* -Gnetaceae- 29  
*Goupia glabra* -Celastraceae- 198  
*Griselinia lucida* -Cornaceae 14  
*Hydnophytum* -Rubiaceae- 11  
*Iryanthera sagotiana* -Myristicaceae- 58  
*Lecythis idatimon* -Lecythidaceae- 58; 60; 62  
    *Lecythis persistens ssp. persistens* 58; 60  
    *Lecythis poiteaui* 60  
    *Lecythis zabucajo* 60  
*Licania alba* -Chrysobalanaceae- 58; 60; 62  
    *Licania granvillei* 60  
*Macaranga hurifolia* -Euphorbiaceae- 197  
*Melia azedarach* -Meliaceae- 19  
*Metrosideros* -Myrtaceae- 17; 21; 25; 68  
    *Metrosideros robusta* 14  
*Micropholis egensis* -Sapotaceae- 60  
    *Micropholis guyanensis ssp. duckeana* 60  
    *Micropholis guyanensis ssp. guyanensis* 60  
    *Micropholis obscura* 60  
*Musa* -Musaceae- 206  
*Musanga* -Cecropiaceae- 107  
*Myrianthus* -Cecropiaceae- 107  
*Myrmecodia* -Rubiaceae- 11  
*Nothopanax arboreum* -Araliaceae 14  
*Ocotea rubra* -Lauraceae- 60  
    *Ocotea tomentella* 60  
*Olea europea* -Oleaceae- 19

---

<i>Oreopanax</i> -Araliaceae-	20; 195
<i>Oreopanax capitatus</i>	28
<i>Parinari parvifolia</i> -Chrysobalanaceae-	60
<i>Peperomia</i> -Piperaceae-	14
<i>Phenakospermum</i> -Strelitziaceae-	206
<i>Philodendron</i> -Araceae-	29; 57; 221
<i>Philodendron goeldi</i>	12
<i>Philodendron solimoesense</i>	12; 55; 57; 208; 213
<i>Piper</i> -Piperaceae-	221
<i>Pittosporum kirkii</i> -Pittosporaceae	14
<i>Platanus hybrida</i> -Platanaceae-	200
<i>Platynerium</i> -Polypodiaceae-	11
<i>Poikilospermum</i> -Cecropiaceae-	107
<i>Pourouma</i> -Cecropiaceae-	17; 21; 107
<i>Pouteria egregia</i> -Sapotaceae-	60
<i>Pouteria eugeniifolia</i>	60
<i>Pouteria gonggrijpii</i>	60
<i>Pouteria</i> sp.18	60
<i>Pradosia cochlearia</i> -Sapotaceae-	60
<i>Pyrus</i> -Rosaceae-	17
<i>Pyrus granulosa</i>	12
<i>Qualea rosea</i> -Vochysiaceae-	196; 199
<i>Rhipsalis</i> -Cactaceae-	14
<i>Ruitzerania albiflora</i> -Vochysiaceae-	60; 196
<i>Sagotia racemosa</i> -Euphorbiaceae-	58
<i>Schefflera</i> -Araliaceae-	17
<i>Shorea curtisii</i> -Dipterocarpaceae-	198
<i>Sterculia pruriens</i> -Sterculiaceae-	60
<i>Strelitzia</i> -Strelitziaceae-	206
<i>Swartzia polyphylla</i> -Caesalpiniaceae-	60
<i>Symphonia globulifera</i> -Clusiaceae-	200
<i>Thuya plicata</i> -Cupressaceae-	54
<i>Tillandsia usneoides</i> -Bromeliaceae-	12
<i>Zamia</i> -Zamiaceae-	29



*Index des figures*

Figure 1 : Les types biologiques .....	7
Figure 2 : <i>Dischidia rafflesiana</i> (Asclepiadaceae) .....	11
Figure 3 : <i>Coussapoa latifolia</i> (Cecropiaceae) héli-épiphyte -Guyane- .....	12
Figure 4 : Un héli-épiphyte "nomade" selon Warming. ....	13
Figure 5 : Quelques héli-épiphytes de Nouvelle Zélande et de Nouvelle Calédonie .....	16
Figure 6 : Canevas racinaire d'un figuier héli-épiphyte étrangleur -Gabon- .....	18
Figure 7 : L'anastomose racinaire .....	22
Figure 8 : Le lignotuber chez <i>Ficus guaranitica</i> .....	23
Figure 9 : Dendrogramme des ordres d'Angiospermes .....	30
Figure 9 bis : Vue de la canopée d'une forêt primaire -Crique Voltaire, Guyane- .....	32
Figure 10 : Localisation de la Guyane, avec les différents lieux d'étude .....	36
Figure 11 : Vénézuéla, avec les différents lieux d'étude .....	37
Figure 12 : Photographie aérienne de la parcelle étudiée -St Elie, Guyane- .....	39
Figure 13 : Quelques caractères morphologiques utilisés dans l'analyse architecturale de l'appareil caulinair .....	43
Figure 14 : L'orthotropie et la plagiotropie. Types d'unités de croissance .....	45
Figure 15 : Quelques caractères morphologiques utilisés dans l'analyse architecturale de l'appareil racinaire .....	47
Figure 16 : Les système racinaires primaire et adventif .....	49
Figure 17 : La réitération .....	52
Figure 18 : Le concept de plan d'organisation .....	54
Figure 18bis : <i>Ficus guianensis</i> héli-épiphyte à St. Elie -Guyane- .....	56
Figure 19 : Répartition spatiale des trois principaux genres d'héli-épiphytes en forêt primaire de St. Elie -Guyane- .....	59
Figure 20 : Répartition des héli-épiphytes en fonction des diamètres des arbres supports ...	61
Figure 20 bis : Surface de la canopée en forêt primaire de St. Elie -Guyane- .....	63
Figure 21 : Aire de répartition du genre <i>Ficus</i> et des espèces étudiées .....	69
Figure 22 : Jeunes stades de <i>Ficus nymphaeifolia</i> .....	73
Figure 23 : <i>Ficus nymphaeifolia</i> au stade de l'unité architecturale .....	75
Figure 24 : <i>Ficus nymphaeifolia</i> adulte .....	77
Figure 25 : Les différents stades de développement de <i>Ficus nymphaeifolia</i> .....	80
Figure 26 : Jeunes stades de <i>Ficus guianensis</i> .....	85
Figure 27 : <i>Ficus guianensis</i> au stade de l'unité architecturale .....	87
Figure 28 : <i>Ficus guianensis</i> adulte .....	91
Figure 29 : Les différents stades de développement de <i>Ficus guianensis</i> .....	93
Figure 30 : La plantule de <i>Ficus leiophylla</i> .....	97
Figure 31 : <i>Ficus leiophylla</i> au stade de l'unité architecturale .....	100

Figure 32 : <i>Ficus leiophylla</i> adulte .....	103
Figure 33 : Les différents stades de développement de <i>Ficus leiophylla</i> .....	105
Figure 34 : Aire de répartition du genre <i>Coussapoa</i> et des espèces étudiées .....	108
Figure 35 : Le jeune <i>Coussapoa trinervia</i> .....	111
Figure 36 : <i>Coussapoa trinervia</i> adulte .....	113
Figure 37 : Jeunes stades de <i>Coussapoa angustifolia</i> .....	119
Figure 38 : Le jeune <i>Coussapoa angustifolia</i> au stade de l'unité architecturale, terrestre et en condition héli-épiphyte .....	121
Figure 39 : <i>Coussapoa angustifolia</i> adulte en condition terrestre, aux différents stades de la métamorphose architecturale .....	123
Figure 40 : <i>Coussapoa angustifolia</i> adulte .....	126
Figure 41 : Dynamique de croissance de <i>Coussapoa angustifolia</i> .....	129
Figure 42 : Jeunes stades de <i>Coussapoa asperifolia</i> .....	133
Figure 43 : <i>Coussapoa asperifolia</i> adulte en condition terrestre .....	136
Figure 44 : Bouquet de drageons de <i>Coussapoa asperifolia</i> dans une formation cotière du Rocher de Montravel, Guyane .....	138
Figure 45 : <i>Coussapoa asperifolia</i> adulte héli-épiphyte .....	140
Figure 46 : Jeunes stades de <i>Coussapoa latifolia</i> .....	145
Figure 47 : <i>Coussapoa latifolia</i> au stade de l'unité architecturale. ....	147
Figure 48 : <i>Coussapoa latifolia</i> adulte .....	149
Figure 49 : Séquence de développement de <i>Coussapoa latifolia</i> .....	153
Figure 49bis : Drageon formé sur le pivot d'un <i>Coussapoa latifolia</i> .....	154
Figure 50 : Aire de répartition du genre <i>Clusia</i> et des espèces étudiées .....	156
Figure 50bis : <i>Clusia rosea</i> se développant sur la roche -La Gran Sabana, Vénézuéla- .....	158
Figure 51 : <i>Clusia rosea</i> aux jeunes stades .....	163
Figure 51bis : Le marcottage des branches chez <i>Clusia rosea</i> .....	161
Figure 52 : La métamorphose architecturale chez <i>Clusia rosea</i> .....	165
Figure 53 : <i>Clusia rosea</i> adulte .....	167
Figure 54 : Le marcottage chez <i>Clusia rosea</i> .....	169
Figure 55 : Séquence de développement de <i>Clusia rosea</i> .....	171
Figure 56 : <i>Clusia cuneata</i> aux jeunes stades .....	173
Figure 57 : <i>Clusia cuneata</i> au stade de l'unité architecturale .....	175
Figure 58 : <i>Clusia cuneata</i> adulte .....	177
Figure 59 : Le marcottage chez <i>Clusia cuneata</i> .....	180
Figure 60 : Le marcottage chez <i>Clusia cuneata</i> (suite) .....	183
Figure 61 : Les différents stades de développement de <i>Clusia cuneata</i> .....	185
Figure 62 : La plantule de <i>Blakea</i> terrestre .....	188
Figure 63 : Jeunes <i>Blakea</i> en condition héli-épiphyte et la plante adulte .....	191

---

Figure 64 : Différents stades de développement de <i>Blakea</i> .....	193
Figure 65 : Quelques aspects des héli-épiphytes rappelant les plantes pionnières .....	199
Figure 66 : Schéma de la zone concernée par l'enracinement adventif chez les héli-épiphytes lors de jeunes stades .....	204
Figure 67 : La réitération totale différée, racinaire et caulinaire chez <i>Coussapoa cf microcephala</i> .....	209
Figure 68 : <i>Dendropanax</i> sp. héli-épiphyte à port buissonnant .....	210
Figure 69 : <i>Philodendron solimoense</i> , héli-épiphyte à cime fragmentée .....	214
Figure 70 : Propagation végétative chez <i>Coussapoa</i> sp. -Sierra de Lema, Venezuela- .....	216

## **Biologie du développement des héli-épiphytes ligneux. Le cas de quelques espèces d'Amérique du Sud**

Par une approche architecturale, cette étude explore les modalités de croissance des héli-épiphytes ligneux d'Amérique du Sud -Guyane et Venezuela-, appartenant à 4 genres : *Ficus* (Moraceae), *Coussapoa* (Cecropiaceae), *Clusia* (Clusiaceae) et *Blakea* (Melastomaceae).

L'étude comporte d'une part, l'analyse de leur répartition en forêt primaire et d'autre part une description architecturale, de la germination jusqu'au stade adulte, de l'appareil caulinaire et du système racinaire aérien, de dix espèces les plus représentatives des héli-épiphytes, en portant une attention particulière aux processus réitératifs.

Les héli-épiphytes présentent une tendance générale à la faible différenciation morphologique des axes qui s'oppose à une différenciation fonctionnelle marquée en ce qui concerne les sites d'apparition des racines adventives. Une autre originalité concerne le remplacement précoce du système racinaire primaire, et la présence d'une zone basale de la tige fortement renflée qui pourrait contribuer à l'émission des racines adventives pendant les phases d'installation.

L'auteur montre le rôle de la réitération caulinaire et racinaire dans l'édification de la plante, et dans ses relations spatiales avec la cime de l'arbre hôte. Les modalités réitératives conduisent à la formation de différents formes de croissance : arborescente, buissonnante et lianescente, permettant aux héli-épiphytes d'occuper différemment l'espace aérien. La survie de l'organisme dans la canopée, est résolue par la réitération différée -drageonnement, marcottage- qui permet à la plante de se maintenir et de se propager végétativement, notamment en cas de stress.

Plusieurs aspects des héli-épiphytes -architecture stéréotypée, mode de reproduction, diversité de niches écologiques- ont permis de dresser un parallèle avec les plantes pionnières.

Quelques réflexions sont émises par rapport au concept classique du type biologique et à la valeur sélective de la réitération dans l'évolution des angiospermes vers l'héli-épiphytisme.

**Mots-clés** : Architecture végétale - Héli-épiphyte - Canopée - Forêt tropicale humide- Types biologiques - Propagation végétative - Plantes pionnières - Evolution - *Ficus* - *Coussapoa* - *Clusia* - *Blakea* - Guyane française - Vénézuéla.

## **Life history of woody hemi-epiphytes. The case of some South American species**

Using an architectural approach this study explores the vegetative development of the following woody hemi-epiphytes from South America (French Guiana and Venezuela) : *Ficus* (Moraceae), *Coussapoa* (Cecropiaceae), *Clusia* (Clusiaceae) and *Blakea* (Melastomaceae). The study is divided into two major parts, the first pertains to the analysis of hemi-epiphyte repartition in primary rain forest and the second, and longest, provides an architectural description of the shoot and aerial root system, from seed germination to adult plant, of 10 representative species. Particular attention is paid to reiterative processes in the elaboration of the plant body.

Hemi-epiphytes exhibit a tendency to weak morphological differentiation of axes, however, this is compensated by a great capacity to differentiate roots most anywhere on the plant. Another novelty is the precocious replacement of the primary root system by the adventitious one and the presence in the seedling of a special inflated basal zone, that can contribute to the adventitious root system of the juvenile plant.

In hemi-epiphytes the greatest expression of vegetative development is by means of reiteration, both in the shoot and root. Reiterative options allow the expression of three different plant forms : arborescent, shrubby and lianescent.

Hemi-epiphytes exhibit all known reiterative modes and, not surprisingly, express several forms of propagation -suckering, layering-.

Several characteristics of hemi-epiphytes such as mode of growth, mode of reproduction, habitat preferences, etc. find parallels in pioneer plant species, and some comments are made regarding this.

The fact that hemi-epiphytes have recourse to these different options is vital to their success both within a single generation and over evolutionary time.

Finally the classical concept of life form and the selective value of reiteration in the evolution of the hemi-epiphytes habit is reconsidered.

**Key words** : Vegetal architecture - Hemi-epiphyte - Canopy - Rain forest - Life forms - Suckering - Layering - Pioneer plant - Evolution - *Ficus* - *Coussapoa* - *Clusia* - *Blakea* French Guyane - Venezuela.