



# PROJETTA

EFFETS DE L'ACCROISSEMENT DES ACTIVITÉS HUMAINES  
SUR LA FORÊT DU SUD-OUEST DE LA CÔTE D'IVOIRE

# NOUVEAU

Programme sur l'homme et la biosphère  
UNESCO

ARCHITECTURE  
ET  
DYNAMIQUE SPATIALE  
RACINAIRES

CHEZ LES PLANTES LIGNEUSES DES ZONES  
(FORESTIÈRES TROPICALES HUMIDES)

FRANCIS KAHN

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

CENTRE D'ADIPODOUMÉ - CÔTE D'IVOIRE

B.P.V 51 - ABIDJAN



30 NOV. 1978  
O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

no 9-471

ARCHITECTURE ET DYNAMIQUE SPATIALE RACINAIRES

FRANCIS KAHN

Laboratoire de Botanique

O.R.S.T.O.M.

BP V 51 ABIDJAN

N O T E

Ce travail fait l'objet d'un exposé pour le  
symposium sur les racines (CNRF-IUFRO).

NANCY, 11-15 septembre 1978

Il a été effectué dans le cadre du

"P R O J E T T A I"

Programme 03 : Evolution de la végétation  
Opérations 02 (Structure de la végétation)  
et 05 (Reconstitution globale).

## FICHE SIGNALITIQUE

Systemes racinaires de types primaire, mixte et secondaire. Phase orthotrope, macrorhizes plagiotropes. Axes d'exploration et d'implantation, axes d'exploitation. Enracinement des espèces arbustives pionnières ; des espèces forestières : espèces monocauls et ramifiées du sous-bois, espèces arborescentes. Dynamique spatiale racinaire, notion de réitérations plagiotropes arborescente, arbustive, frutescente et herbacée, réitération pivotante de l'état plagiotrope.

### RESUME

Le champ d'une investigation architecturale des systemes racinaires s'avère limité par le manque de marqueurs architecturaux et par la nature même des systemes racinaires. Une telle approche aboutit cependant à la définition de trois types de systemes racinaires qui représentent en fait trois modes morphogénétiques de mise en place du systeme plagiotrope, et conduit à définir les états de différenciation des axes racinaires selon leur fonction d'exploration et d'exploitation du milieu, ce qui permet d'appréhender les modalités de l'occupation de l'espace-sol.

Ces modalités seront envisagées d'une part pour les espèces arbustives pionnières qui présentent des systemes racinaires de types mixte et primaire mais qui, dans les deux cas, aboutissent à une occupation spatiale du sol superficielle, intense et précoce, et d'autre part, pour les espèces forestières : arbustes monocauls et ramifiés du sous-bois, formes arborescentes. Ces espèces forestières présentent des modalités spatiales d'autant plus complexes que l'on monte vers la voûte forestière.

L'auteur propose une analyse de la dynamique spatiale racinaire où il distingue différents processus réitératifs et précise leur signification dans l'occupation et l'exploitation du sol.

### ABSTRACT

The field of an architectural inquiry about root systems is limited by the lack of architectural marker and by the own nature of the root systems. However, such an approach results in defining, i) three types of root systems which are, in fact, three morphogenetic patterns of plagiotropic system realization, ii) the differentiation stages of root axis according to their exploring and exploiting functions, which permits to apprehend the patterns of the spatial occupation of soil.

This patterns are considered, i) on the one hand for the pioneer small trees, root systems of which are from primary and mixte types, but which, in these two cases, result in an superficial, intense and precocious spatial occupation of soil, ii) on the other hand for the forestry species -monocaulous and branching small trees of the underwood ; arborescent species. These forestry species present spatial root patterns which are more especially complex as we climb up to the canopy.

The author proposes an analysis of the spatial dynamic of the root systems in which he distinguishes different forms of root reiterations and their meanings in the occupation and the exploitation of soil.

## P L A N

### 1. LE CHAMP D'UNE ETUDE ARCHITECTURALE DES SYSTEMES RACINAIRES

#### 2. LES MODALITES DE L'OCCUPATION SPATIALE DU SOL p.2

##### 2.1. Enracinement des espèces arbustives pionnières

Macaranga hurifolia Beille

Cecropia peltata L. et Musanga cecropioides R.Br.

Anthocleista nobilis G.DON

Fagara macrophylla Engl.

Trema guineensis Ficalko

Les caractéristiques de l'enracinement de ces espèces. p.5

##### 2.2. Enracinement des espèces forestières

###### 1. Les petites monocauls du sous-bois

Pycnocomma macrophylla Benth. et Ouratea duparquetiana (Baill.)Gilg.

###### 2. Les arbustes ramifiés du sous-bois

Coffea ebracteolata (Hiern)Brenan

Tabernaemontana crassa Benth.

Memecylon guineense Keay

Drypetes aylmeri Hutch. et Dalz.

Diospyros manni Hiern

Remarques sur l'enracinement des arbustes du sous-bois. p.7

###### 3. Les arbres de la voûte forestière:

Ceiba pentandra Gaertn. ; Parinari excelsa Sabine ; Tarrietia utilis Sprague

Caractéristiques de l'enracinement des espèces forestières. p.9

### 3. LA DYNAMIQUE SPATIALE RACINAIRE p.10

## 1. LE CHAMP D'UNE ETUDE ARCHITECTURALE DES SYSTEMES RACINAIRES.

Une première approche architecturale des systèmes racinaires nous a conduit à définir trois types de systèmes racinaires, selon l'agencement de la production des axes racinaires (KAHN, 1977) :

PL.1

1. Le type primaire : Une "phase orthotrope" racinaire élabore un système plagiotrope.

2. Le type mixte : Tendence à la résorption du système primaire et développement d'un système secondaire issu de tige. Ce type de systèmes racinaires présente deux phases d'initiation plagiotrope : l'une à partir d'une "phase orthotrope" racinaire, l'autre à partir d'une "phase orthotrope" de tige.

3. Le type secondaire : Le système primaire avorte très tôt, ou même ne s'exprime pas. Le système plagiotrope est totalement issu de tige.

Ces types de systèmes racinaires correspondent en fait à des catégories de modèles architecturaux. La détermination pour chacune de ces catégories des modèles de croissance s'est heurtée à deux obstacles majeurs :

- L'absence de marqueurs architecturaux. Pour la détermination du modèle architectural aérien, les critères utilisés sont la situation des inflorescences qui détermine la continuité d'un axe, la phyllotaxie qui marque son état de différenciation, la rythmicité de ramification. Les deux premiers critères ne peuvent être utilisés pour les systèmes racinaires, seul le troisième peut être considéré.

- L'hétérogénéité du milieu. Si la détermination du modèle de croissance pour les parties aériennes est relativement aisée dans les conditions stables du sous-bois des forêts tropicales, et nettement plus délicate lorsqu'aux processus architecturaux se superposent des rythmes saisonniers, elle s'avère particulièrement difficile au niveau des systèmes racinaires qui évoluent dans un milieu hétérogène et réagissent à la nature et à la texture des sols.

Pour définir ces types de systèmes racinaires, nous avons envisagé deux états de différenciation : l'état orthotrope et l'état plagiotrope.

L'état orthotrope : Un axe qui présente l'état orthotrope est un organe dynamique dont le rôle essentiel (rôle architectural) est d'établir un système plagiotrope. Ce peut être un axe racinaire ou une tige, nous le qualifierons de "phase orthotrope". (Le terme "phase" souligne le dynamisme de l'élaboration du système plagiotrope ; l'adjectif "orthotrope" marque l'orientation généralement verticale de l'axe générateur, orientation nécessaire à l'élaboration

d'un système horizontal rayonnant. Le terme "pivot" ne sera utilisé que dans son sens descriptif, il ne sous-entend en aucune façon un dynamisme élaborateur, et se rapporte à tout macrorhize à géotropisme positif.)

L'état plagiotope : Il présente deux niveaux de différenciation hiérarchisés :

- des axes latéraux conducteurs, macrorhizes,
- qui produisent un système d'assimilation, les chevelus racinaires, constitués par des brachyrhizes.

Les axes racinaires peuvent alors se répartir en deux groupes :

- des axes conducteurs, les macrorhizes qui présentent soit l'état orthotope, soit l'état plagiotope, mais qui dans les deux cas sont des organes de production racinaire ; ce sont des axes d'implantation et d'exploration.
- des axes assimilateurs, les brachyrhizes, qui présentent une haute différenciation plagiotope ; ce sont des axes d'exploitation.

Une telle réflexion n'aboutissait pas à la définition de marqueurs architecturaux, mais permettait de mieux comprendre l'occupation de l'espace-sol, et jetait les bases pour une étude de la dynamique spatiale des systèmes racinaires.

## 2. LES MODALITES DE L'OCCUPATION DE L'ESPACE-SOL.

Nous proposerons une approche spatiale qui consiste à déterminer la dynamique d'enracinement et qui tient compte non seulement de l'agencement des axes (donnée architecturale) mais resitue leur développement dans le temps et dans l'espace.

Nous considérerons tout d'abord les enracinements des plantes arbustives pionnières qui aboutissent à une occupation superficielle, intense et rapide du sol, puis les enracinements des plantes ligneuses forestières dont la dynamique semble être fonction de la situation de la plante dans l'ensemble structural forestier.

Au niveau pratique, nous dégageons les systèmes racinaires à différents stades pour une espèce donnée, puis à partir de ces observations, nous reconstituons la progression de l'occupation spatiale du sol.

### 2.1. Enracinement des espèces arbustives pionnières.

Macaranga hurifolia Beille (12-15m de haut).

A 6 mois : Une phase orthotrope racinaire produit des macrorhizes plagiotropes superficiels selon un pseudoverticille.

A 3 ans : La production de nouveaux axes est limitée à un deuxième pseudoverticille. Le pivot s'accroît en diamètre et devient parfois multifide. Les premières racines échasses apparaissent.

A 7 ans : Il n'y a pas de nouvelle production de macrorhizes plagiotropes à partir de la phase orthotrope racinaire : les axes apparus dans les trois premières années s'épaississent, et progressivement éloignent les zones d'exploitation du tronc. L'espace proximal se trouve ainsi délaissé. Son exploitation est assurée par les racines échasses (macrorhizes issus d'une phase orthotrope de tige) qui y produisent de nombreux macrorhizes et brachyrhizes.

Le système pivotant s'est accru par la production de pivots de remplacement, conséquence du traumatisme de l'apex de l'axe initial, phénomène déjà observé à trois ans.

Au niveau architectural, un tel système racinaire est du type mixte : phase orthotrope racinaire de production plagiotrope limitée suppléée par la production de macrorhizes plagiotropes à partir d'une phase orthotrope de tige.

La stratégie d'enracinement du Macaranga hurifolia comprend deux phases complémentaires :

- D'une part, la production de macrorhizes plagiotropes à partir d'une phase orthotrope racinaire : ces axes explorent le sol et produisent de nombreux chevelus racinaires ; au cours de leur croissance, ils éloignent les zones d'exploitation du tronc.

- D'autre part, la production de racines échasses à partir du tronc dont le rôle est d'exploiter l'espace proximal délaissé par les macrorhizes du système primaire.

Cecropia peltata L. et Musanga cecropioides R.Br. "Parasoliers" américain et africain.

Une phase orthotrope racinaire élabore précocement des macrorhizes plagiotropes. La production en axes latéraux de cette phase orthotrope est très limitée et se trouve tôt suppléée par la production de macrorhizes plagiotropes à partir d'une phase orthotrope de tige. Le pivot est court, trapu, atrophié. Le maintien de la jeune plante est assuré par le départ des axes latéraux.

Ces deux espèces présentent un système racinaire de type mixte. II diffère du précédent par la production précoce de macrorhizes plagiotropes à

partir de la tige (particulièrement chez Cecropia peltata) le système primaire est très peu développé.

Les échasses au cours de leur croissance éloignent progressivement les zones d'exploitation du tronc et libèrent l'espace proximal qui peut être ainsi exploité par de nouvelles échasses.

Anthocleista nobilis G.DON (15-20m)

PL.4

Cette espèce présente également un système racinaire de type mixte. Le système primaire est constitué d'une phase orthotrope (pivot effilé, peu profond) qui produit, sous le collet, 3 ou 4 macrorhizes plagiotropes grèles verticillés. Ultérieurement apparaît un second pseudoverticille plagiotope. La production de tels axes se limite à la partie supérieure du pivot qui s'épaissit mais ne croit plus. Ce macrorhize orthotrope peut également prendre un comportement plagiotope. Dans un tel cas, il n'y a plus de pivot et l'arbuste ne présente plus qu'une couronne de macrorhizes plagiotropes superficiels.

Faible production de la phase orthotrope racinaire : le relais est assuré par la production à partir de la tige de racines échasses.

Fagara macrophylla Engl.(20-25m)

PL.5

Ce système racinaire est du type primaire. Il se caractérise par une abondante et précoce production de macrorhizes plagiotropes à partir d'une phase orthotrope racinaire.

Nous présentons le système racinaire d'un individu de 1,4m de haut, encore monocaule afin de souligner tant l'abondante et précoce production de macrorhizes plagiotropes que le caractère superficiel de cet enracinement.

Au cours du temps, les axes latéraux s'épaississent et éloignent les zones d'exploitation du tronc. La reconquête de l'espace proximal est assurée par des macrorhizes plagiotropes produits par la phase orthotrope racinaire mais qui se développent en dehors de toute séquence ordonnée.

Trema guineensis Ficalko(7-10m)

PL.6

Le système racinaire est du type primaire. Nous présentons ceux de trois pieds de hauteur respective 2m, 4m, 7m, ce qui suit l'évolution de la plante sur deux années.

La phase orthotrope racinaire est très prolifique en macrorhizes plagiotropes dont la croissance est spectaculaire (comparer les échelles des 3 dessins). Un tel système racinaire occupe très rapidement son espace maximal.

La reconquête de l'espace proximal est assurée par des macrorhizes produits par la phase orthotrope racinaire ou issus de la base des principaux axes latéraux.

Les caractéristiques de l'enracinement de ces espèces.

Nous avons considéré les systèmes racinaires de 6 espèces communes dans les friches et les végétations secondaires. Elles y sont fréquentes et généralement abondantes, elles offrent ainsi la possibilité de caractériser les qualités de l'enracinement dans ces végétations.

Nous avons rencontré deux types de systèmes racinaires :

PL.7

1. Le système racinaire de type mixte : tendance à la résorption du système primaire et développement d'un système secondaire plagiotrope issu de tige.

Cas des Macaranga hurifolia, Cecropia peltata, Musanga cecropioides, et Anthocleista nobilis.

2. Le système racinaire de type primaire : phase orthotrope racinaire élaborant un système plagiotrope.

Cas des Fagara macrophylla et Trema guineensis.

Ces deux types de systèmes racinaires correspondent à des architectures différentes mais présentent une même dynamique d'enracinement qui aboutit à une occupation du sol superficiel, intense et rapide.

Chez ces espèces, nous distinguerons trois phases d'enracinement :

1. Elaboration d'une phase orthotrope racinaire qui produit rapidement des macrorhizes plagiotropes.

2. Pour les systèmes de type primaire : croissance importante et rapide de ces axes ; pour les systèmes de type mixte : croissance des macrorhizes du système primaire ou, suivant l'état de résorption de ce système primaire, production et développement de macrorhizes issus de tige.

3. Enfin, pour les types mixtes, l'occupation secondaire de l'espace proximal est assurée par les échasses, et, pour les types primaires par des macrorhizes plagiotropes issus du pivot ou de la base des principaux axes latéraux.

Qu'il présente le type primaire ou le type mixte, l'arbuste de friche actualise rapidement son potentiel racinaire. Il se caractérise par la production précoce de macrorhizes plagiotropes et par leur développement rapide assurant ainsi une exploitation immédiate du milieu. Nous distinguerons cependant le cas de Fagara macrophylla qui, dans les jeunes stades présente effectivement la dynamique d'enracinement d'une espèce de friche, ce qui lui permet de s'implanter mais qui, ultérieurement évolue comme une espèce forestière ; cette espèce participe à des stades plus avancés dans la reconstitution forestière.

## 2.2. Enracinement des espèces forestières.

Nous présenterons les enracinements des arbustes du sous-bois, puis ceux des grands arbres et nous tenterons de dégager les principales modalités de l'occupation spatiale du sol forestier par les espèces ligneuses.

### 1. Les petites monocaulés du sous-bois.

Pycnocomma macrophylla Benth. et Ouratea duparquetiana (Baill.) Gilg. (0,5-1m)

PL.8

Leur système racinaire se caractérise par une phase orthotrope racinaire qui ne produit que quelques rares macrorhizes plagiotropes. Ces axes latéraux conservent un faible diamètre et élaborent peu de chevelus racinaires. L'axe initial pivotant est remarquablement développé et semble jouer un rôle déterminant dans l'assimilation.

### 2. Les arbustes ramifiés du sous-bois.

Coffea ebracteolata (Hiern) Brenan (1,5m)

PL.9

La phase orthotrope racinaire initie tout d'abord des brachyrhizes, puis produit des macrorhizes plagiotropes, préférentiellement dans la zone superficielle du sol. Ces axes plagiotropes conservent un faible diamètre.

PL.10

Le nombre de macrorhizes plagiotropes produits semble en relation avec le développement de l'appareil aérien comme le montre le cas d'un individu à la cime réitérée.

Tabernaemontana crassa Benth. (4-5m)

PL.11

Développement d'une phase orthotrope racinaire avec production limitée de macrorhizes plagiotropes. Le pivot est bien développé, les axes latéraux sont fins et portent quelques chevelus racinaires.

Memecylon guineense Keay (3-4m)

PL.12

Développement d'une phase orthotrope racinaire qui produit progressivement sur sa longueur de nombreux macrorhizes plagiotropes.

Le développement spatial d'un tel système racinaire est donc assuré par la croissance et la production progressive de la phase orthotrope qui se poursuivent jusqu'à ce que la plante ait atteint son extension maximale.

Drypetes aylmeri Hutch. et Dalz. (5m)

PL.13

Développement d'une phase orthotrope racinaire initiant des macrorhizes plagiotropes essentiellement dans la zone superficielle du sol. Au cours du temps, le pivot s'épaissit, souvent devient bifide, les macrorhizes plagiotropes s'accroissent en diamètre et en longueur éloignant les zones d'exploitation du tronc. L'espace proximal est secondairement exploité par de nouveaux macrorhizes plagiotropes issus de la base du pivot, donc produit par la phase orthotrope racinaire en dehors de toute séquence ordonnée.

Diospyros mannii Hiern (15-18m)

PL.14

Chez la plantule, développement d'un pivot portant de nombreux chevelus racinaires. Ce pivot s'accroît en profondeur et en épaisseur, quelques macrorhizes plagiotropes de faible diamètre en sont issus.

Ce pivot atteint sa taille maximale tandis que la production des macrorhizes plagiotropes est encore réduite et leur développement limité. L'arbre présente alors une hauteur de 4 à 5m.

La croissance ultérieure du système racinaire concerne les macrorhizes plagiotropes qui s'épaississent au fur et à mesure de leur extension, mais qui ne seront jamais produits en grand nombre.

Une nouvelle production de tels axes aura lieu pour exploiter l'espace proximal délaissé par la croissance des grands axes latéraux.

Remarques sur l'enracinement des arbustes du sous-bois.

Toutes les plantes présentées en exemple ont un système racinaire de type primaire, qui aboutit toujours à la formation d'un axe pivotant important, mais à un système latéral plagiotrope d'autant plus développé spatialement que l'on monte dans le sous-bois.

Chez les espèces monocauls, la production en macrorhizes plagiotropes est extrêmement réduite. Elle devient plus importante chez les espèces ramifiées. Nous distinguerons chez ces dernières une autre complication des processus d'enracinement :

Chez Coffea ebracteolata et Memecylon guineense, la plante conquiert son espace racinaire maximal avec une première vague de production de macrorhizes plagiotropes qui se réalise en fonction de la croissance de l'axe pivotant. Mais chez les espèces comme Drypetes aylmeri et Diospyros mannii, il y a deux vagues de production de macrorhizes plagiotropes : la deuxième vague assurant l'exploitation de l'espace proximal.

### 3. Les arbres de la voûte forestière.

Nous développerons l'exemple du "fromager" (40-50m).

#### Ceiba pentandra Gaertn.

PL.15

Chez la jeune plante : Une phase orthotrope racinaire élaborée, sous le collet, un pseudoverticille de macrorhizes plagiotropes grèles. On assiste ultérieurement à un accroissement en profondeur essentiellement dû à la production de pivots de remplacement, après traumatisme du méristème apical de l'axe initial, et corrélativement, à un épaississement de la base du pivot. L'accroissement diamétral des macrorhizes plagiotropes est peu sensible.

Chez le grand arbre : Le système latéral s'est considérablement développé. Chaque contrefort correspond à l'arrivée de plusieurs axes de diamètre important qui, après de nombreuses ramifications, exploitent le sol dans une périphérie de 15 à 25-30m autour du tronc. L'espace proximal est secondairement exploité par des macrorhizes plagiotropes issus des contreforts ou des principaux axes latéraux.

Généralement le tronc se poursuit dans le sol par un pivot fortement conique de 1,5 à 2m de profondeur, multifide, et de 0,5 à 1m de diamètre à la base. Sous les contreforts et à la base des principaux axes latéraux sont produites de nombreuses racines verticales, axes pivotants dépourvus de ramification latérale.

Evolution intermédiaire : les processus d'accroissement du pivot s'accroissent, alors que progressivement les axes latéraux se développent et s'épaississent, éloignant du tronc les zones d'exploitation. Leur développement, s'il est lent, est remarquable et le système latéral devient spatialement prépondérant. Une deuxième vague de production de macrorhizes plagiotropes à partir des axes existants assurera l'exploitation de l'espace proximal.

Ce sont là, les grandes lignes des processus d'enracinement des grands arbres. Le premier stade est marqué par le développement de la phase orthotrope racinaire qui initie les premiers axes latéraux plagiotropes mais surtout constitue un pivot de forte taille ; la deuxième phase correspond au développement très lent mais considérable du système plagiotrope.

Nous illustrerons cette première phase par l'exemple du Parinari excelsa Sabine qui souligne bien la croissance spectaculaire du pivot durant les jeunes stades de la plante. Alors que l'exemple du niangon (Tarrietia utilis Sprague) montre le développement spatial considérable du système latéral

PL.16

PL.17

plagiotrope. Nous noterons dans ce cas, l'abondante production de pivots à la face inférieure des contreforts et l'absence de pivot central qui nous laisse penser que la partie centrale "entre les contreforts-échasses" n'est pas le tronc, mais correspond bien à la base du pivot initial, donc que les structures en palette sont bien des contreforts et non pas des échasses, autrement dit, que le système racinaire du niangon est bien de type primaire.

Caractéristiques de l'enracinement des espèces forestières.

De ces observations ressortent les principales phases de développement des systèmes racinaires forestiers :

PL.18

1. Etablissement de la phase orthotrope racinaire qui, dans un premier temps, produit des chevelus racinaires. (Cette phase éphémère chez les espèces arbustives pionnières n'a pas été considérée alors.)
2. Production, à partir de cette phase orthotrope racinaire, des macrorhizes plagiotropes.
3. Développement considérable de ces axes qui éloignent les zones d'exploitation du tronc et délimitent ainsi une "couronne" d'exploitation distale.
4. Production d'une nouvelle vague de macrorhizes plagiotropes issus de la base du pivot, voire de la base du tronc, des contreforts, et/ou de la base des principaux axes latéraux, et qui ont pour rôle d'exploiter l'espace proximal délaissé.

Parallèlement à ces deux dernières phases le système pivotant s'accroît par la production à partir de l'axe initial de pivots de remplacement, et par la production, à la face inférieure des principaux axes latéraux, de macrorhizes à géotropisme positif.

Ces quatre phases regroupent l'ensemble des processus d'enracinement des grands arbres forestiers.

PL.19

Comme nous l'avons déjà noté, les plantes monocaules du sous-bois présentent la phase 1 et une phase 2 souvent réduite, les plantes ramifiées comme Memecylon guineense réalisent pleinement la phase 2, d'autres comme Drypetes aylmeri amorcent les phases 3 et 4... Les quatre phases étant totalement développées par les formes arborescentes.

Ainsi, on assiste à une complication des modalités de l'occupation spatiale du sol lorsque l'on monte vers la voûte forestière.

### 3. LA DYNAMIQUE SPATIALE RACINAIRE.

Les processus de l'occupation spatiale du sol se compliquent au fur et à mesure que l'on monte vers la voûte forestière, ce qui correspond également à une complication des modalités de l'occupation de l'espace aérien qui ont été analysées par OLDEMAN (1974).

L'occupation de l'espace aérien s'effectue en plusieurs phases :

- La réalisation du modèle de croissance.

- La multiplication dans l'espace de ce modèle qui se réalise par vagues successives, les réitérations du modèle étant à chaque nouvelle vague plus réduites spatialement mais corrélativement plus nombreuses.

OLDEMAN (1974) distingue par analogie de leur physionomie des réitérations arborescentes, arbustives, frutescentes et herbacées. On visualise ainsi aisément le déroulement de ces processus dans l'espace.

Seuls les arbres des ensembles structuraux supérieurs réalisent la série complète de ces vagues de réitérations. "Chez les arbres bas, la réitération n'est jamais arborescente, mais d'emblée arbustive. Dans la cime d'un arbuste, la première réitération est frutescente, et chez l'arbrisseau, il n'existe qu'une réitération herbacée"...

A partir des modalités d'enracinement précédemment définies, nous pourrions envisager la dynamique de l'occupation spatiale du sol en termes analogues.

L'occupation de l'espace-sol présente deux phases essentielles :

- Une phase d'établissement du système racinaire : développement d'une phase orthotrope de racine ou de tige qui produit des macrorhizes plagiotropes en ordre acropète. Cette phase est l'homologue de la réalisation du modèle de croissance de l'appareil aérien.

- Une phase d'accroissement spatial du système plagiotrope : Lors de la phase d'établissement, les axes plagiotropes sont produits de façon ordonnée. La phase orthotrope ne pouvant s'accroître indéfiniment, la production de nouveaux macrorhizes plagiotropes s'effectue en dehors de la séquence acropète.\* Ces axes correspondent alors à des réitérations du système plagiotrope.

Le système plagiotrope peut également s'accroître secondairement par la production de macrorhizes non plus issus de l'axe 1, mais issus d'axes d'ordre

---

\* que les méristèmes de ces axes soient initiés selon la séquence acropète et restent en attente (méristèmes préformés) ou qu'ils soient néoformés : ce qui importe pour notre démarche, c'est la réalisation spatiale de l'axe.

supérieur : nous parlerons de réitérations partielles du système plagiotrope.

PL.21

Ces réitérations, suivant leur ampleur spatiale, pourront être arborescentes, arbustives, frutescentes ou herbacées (ce dernier adjectif s'appliquera à la production non séquentielle de chevelus racinaires).

Nous tenterons maintenant de resituer ces ensembles structuraux plagiotropes dans l'espace et le temps, c'est-à-dire de préciser leur rôle dans la dynamique de l'occupation spatiale du sol et donc de son exploitation.

Le système plagiotrope, au cours de son développement, suit les processus suivants :

1. Production et extension des macrorhizes plagiotropes issus de l'axe 1, qui éloignent progressivement les zones d'exploitation du tronc.

Ces axes sont, dans un premier temps, émis selon la séquence acropète, puis ultérieurement, ils apparaissent de façon anarchique en dehors de toute séquence ordonnée, il s'agit alors de réitérations du système plagiotrope que l'on peut qualifier de réitérations plagiotropes arborescentes. De telles réitérations sont rares chez les arbustes du sous-bois et les arbustes pionniers, mais très fréquentes chez les arbres.

2. L'accroissement du système d'exploitation périphérique.

La progression du système plagiotrope est centrifuge, mais la répartition des zones exploitables ne suit pas un tel gradient : la matière végétale morte s'accumule sur toute la surface du sol où elle se trouve réagencée en fonction du ruissellement des eaux. On conçoit alors aisément qu'un système de ramification parfaitement séquentiel et d'orientation centrifuge s'avère inadapté à une exploitation efficace du milieu.

La réitération, c'est-à-dire la réalisation spatiale d'un axe hors d'une séquence ordonnée, apparaît alors comme une modalité essentielle de l'occupation spatiale du sol. Le processus réitératif traduit en fait "l'opportunisme" du système racinaire. :

Les nouveaux axes issus des macrorhizes plagiotropes existants sont produits en fonction des sites exploitables et leur émergence apparaît comme une réponse du système racinaire à de tels sites. Il peut s'agir de réitérations herbacées ou frutescentes (production de chevelus racinaires ou de macrorhizes de faible taille) ou arbustives (exploitation de branches tombées en voies de décomposition, de souches...) et suivant l'étendue du substrat, elles peuvent être arborescentes (envahissement et exploitation de troncs tombés...).

Les réitérations frutescentes et herbacées marquent la progression de proche en proche du système d'exploitation. Et les principaux axes latéraux apparaissent alors comme le résultat de vagues réitératives successives, successions de réitérations arborescente (si l'axe collecteur n'est pas séquentiel),

arbustives, et/ou frutescentes, et/ou herbacées.

### 3. La reconquête de l'espace proximal.

Elle est assurée par le développement de macrorhizes qui sont issus du tronc, des contreforts ou de la base des principaux axes latéraux. Il s'agit généralement de réitérations arborescentes ou arbustives, ou dans certains cas (cf. Drypetes aylmeri) de réitérations frutescentes ou même herbacées (production secondaire à partir du pivot ou de la base des macrorhizes latéraux de chevelus racinaires).

Dans le cas particulier des arbustes pionniers qui présentent un système racinaire de type mixte, des macrorhizes plagiotropes issus de tige assurent cette exploitation secondaire de l'espace proximal. Ces racines échasses sont souvent émises selon l'ordre acropète et morphogénétiquement ne peuvent être considérées comme des réitérations mais bien comme des axes séquentiels du "modèle architectural". Nous noterons cependant qu'elles réalisent la même fonction spatiale. Dans ce cas, l'arbuste pionnier reproduit avec son modèle architectural la même dynamique spatiale que le grand arbre avec l'ensemble des processus réitératifs, ce qui traduit une miniaturisation, une condensation dans l'espace et dans le temps des modalités d'enracinement.

Au bilan, la réitération plagiotrope paraît être un processus essentiel de la dynamique spatiale racinaire. Elle permet par les réitérations frutescentes et herbacées l'accroissement de proche en proche des zones d'exploitation, mais aussi par ses formes arborescentes et arbustives, l'envahissement de nouveaux sites. Enfin, elle assure la reconquête de l'espace proximal.

Jusqu'à présent, nous avons analysé l'extension horizontale du système racinaire, nous considérerons maintenant son extension verticale.

L'axe racinaire initial, outre son rôle fondamental de "phase orthotrope", constitue une pièce du squelette racinaire. Son accroissement en épaisseur est fonction de l'accroissement des axes latéraux, sa taille en profondeur semble liée à la profondeur de l'horizon pédologique de transit préférentiel de l'eau. Cette croissance en profondeur est rarement continue, généralement le méristème apical subit un traumatisme qui entraîne la production de pivots de remplacement. Ceux-ci ne produisent que très rarement des macrorhizes plagiotropes.

Par ailleurs, nous avons décrit, chez les arbres, la production tardive mais parfois abondante de pivots à la face inférieure des principaux axes latéraux (cf. l'exemple du niangon).

Nous considérerons ces macrorhizes à géotropisme positif produits hors d'une séquence ordonnée comme des réitération pivotantes. Ces axes n'élaborent pas de système plagiotrope, ce ne sont donc pas des "phases orthotropes". (La réitération d'une "phase orthotrope" serait une réitération totale du système racinaire.).

Ces réitérations pivotantes qui ont pour rôle d'atteindre et de drainer l'horizon pédologique où circule préférentiellement l'eau, doivent être comprises comme des macrorhizes à géotropisme positif de l'état plagiotrope\*.

Ainsi donc, la dynamique spatiale du système racinaire comprend :

1. Une phase d'établissement au cours de laquelle une "phase orthotrope" met en place un système plagiotrope. Les modalités de cette phase s'effectue selon trois catégories architecturales que sont les types de systèmes racinaires ( primaire, mixte et secondaire\*\*).

2. Une phase de production et d'extension du système plagiotrope :

- une extension horizontale où la réitération est une modalité essentielle pour l'expansion des zones d'exploitation et la reconquête de l'espace proximal.

- une extension verticale par réitération pivotante, à partir de l'axe initial ou des axes latéraux, qui est liée à l'exploitation des zones pédologiques aquifères.

---

\* de même que nous avons interprété le pneumatophore comme un macrorhize plagiotrope à géotropisme négatif. (KAHN, 1977).

\*\* nous n'avons pas donné d'exemple de système racinaire de type secondaire où le système plagiotrope est totalement produit par une phase orthotrope de tige. Ce type est rare chez les arbustes et arbres des forêts tropicales, il est plus fréquent chez les formes lianescentes et est général chez les Monocotylédones.

POUR FINIR

L'étude de la dynamique spatiale racinaire proposée permet d'envisager en de mêmes termes les évolutions spatiales des appareils aérien et racinaire.

Au niveau de l'ensemble forestier, il est remarquable de constater la complication croissante des modalités de l'occupation des espaces aérien et souterrain, du sous-bois à la voûte forestière.

Nous noterons également que certaines espèces pionnières (Macaranga hurifolia, Musanga cecropioides...) miniaturisent le comportement spatial racinaire des arbres, à partir uniquement des axes séquentiels des phases orthotropes, et que ces espèces réalisent également leur occupation de l'espace aérien sans réitérer !

BIBLIOGRAPHIE

- HALLE (F.), OLDEMAN (R.A.A.), 1970.- Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson Cie. Paris : 178p.
- KAHN (F.), 1977.- Analyse structurale des systèmes racinaires des plantes ligneuses de la forêt tropicale dense humide. Candollea, 32, (2) : 321-358.
- OLDEMAN (R.A.A.), 1974.- L'architecture de la forêt guyanaise. Mém. ORSTOM, 73 : 204p.

LEGENDES ET COMMENTAIRES DES PLANCHES

PLANCHES 1 à 7

- PL.1 : Les trois types de systèmes racinaires. Les types primaire et mixte sont représentés. Le type secondaire résulte du type mixte après résorption complète du système primaire.
- PL.2 : Evolution de l'enracinement du Macaranga hurifolia. Les taches en pointillés marquent les zones d'exploitation des macrorhizes plagiotropes du système primaire (élaborés à partir de la phase orthotrope racinaire), les taches rayées correspondent aux zones d'exploitation des macrorhizes plagiotropes du système secondaire (issus de tige).
- PL.3 : Evolution du système racinaire de type mixte chez Cecropia peltata qui se caractérise par une production précoce du système secondaire. Le système racinaire de Musanga cecropioides présente une évolution semblable, la production du système secondaire étant cependant plus tardive. Nous présentons le système racinaire d'un jeune individu de cette espèce pour montrer le caractère superficiel de cet enracinement et l'absence d'axe pivotant (comparer aux enracinements forestiers).
- PL.4 : Enracinement de Anthocleista nobilis. Le système racinaire est de type mixte.
- PL.5 : Système racinaire d'un jeune pied de Fagara macrophylla. Enracinement superficiel, les macrorhizes plagiotropes sont issus à partir d'une phase orthotrope racinaire, le système racinaire est du type primaire. L'occupation du sol est intense et rapide, cette espèce peut ainsi s'implanter et concurrencer les autres espèces arbustives pionnières.
- PL.6 : Enracinement du Trema guineensis. Les macrorhizes plagiotropes sont tous produits par une phase orthotrope racinaire, le système racinaire est du type primaire. Cet enracinement se caractérise par la croissance considérable des axes racinaires pour un développement plus modeste de l'appareil aérien.
- PL.7 : Modalités de l'occupation spatiale du sol par les types mixtes et primaire. Pour le type mixte, nous avons distingué les cas de production précoce et tardive du système secondaire, ce qui correspond à un gradient de résorption du système primaire au sein du type mixte, donc à l'évolution du type mixte vers le type secondaire. Dans le cas du Macaranga hurifolia, les macrorhizes du système primaire assurent l'exploitation distale, les échasses exploitant secondairement l'espace proximal ; dans le cas du Cecropia peltata et du Musanga cecropioides, l'essentiel de l'exploitation tant distale que proximale est assurée par les échasses. Anthocleista nobilis présente un comportement racinaire intermédiaire.

PLANCHES 8 à 14

PL.8 : Enracinement des petites monocauls du sous-bois.

Pycnocomma macrophylla et Ouratea duparquetiana : Systèmes racinaires de type primaire où la phase orthotrope est très peu prolifique en macrorhizes plagiotropes. L'enracinement est essentiellement constitué par un pivot d'orientation généralement verticale (le pied de Pycnocomma macrophylla dessiné était implanté dans un sol fortement gravillonnaire et s'est orienté selon les zones de moindre résistance).

PL.9 : Enracinement de Coffea ebracteolata : petit arbuste ramifié.

et La phase orthotrope racinaire produit des macrorhizes plagiotropes grèles,  
PL.10 leur nombre est plus important (PL.10) chez un individu dont la cime est réitérée (après traumatisme de l'apex caulinaire). L'enracinement se caractérise par la formation d'un fort pivot. Le recouvrement racinaire (représenté PL.10) est nettement inférieur au recouvrement aérien.

PL.11 : Enracinement de Tabernaemontana crassa.

Production d'un fort pivot d'où partent des macrorhizes plagiotropes grèles. L'évolution entre l'enracinement de la plantule et celui d'un individu haut de 6m concerne principalement l'accroissement du pivot. L'accroissement diamétral des macrorhizes plagiotropes entre ces deux stades est faible.

PL.12 : Enracinement de Memecylon guineense. La phase orthotrope par sa production et son développement (d'où résulte un fort pivot) assure l'enracinement de la plante avec une seule "vague de production" d'axes plagiotropes. L'évolution entre les deux systèmes racinaires présentés concerne la production et le développement du système latéral plagiotope.

PL.13 : Chez Drypetes aylmeri : Les deux individus représentés ont respectivement 3 et 5m de haut.

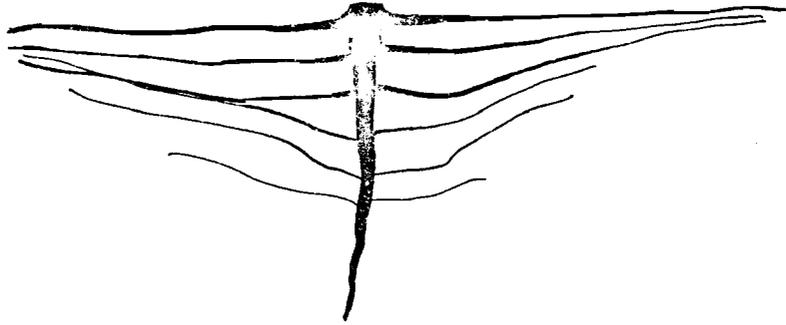
Une phase orthotrope racinaire produit des macrorhizes plagiotropes dans la zone superficielle du sol et constitue un fort axe pivotant. L'accroissement ultérieur est marqué par l'épaississement diamétral du pivot et celui, moindre, de la base des macrorhizes latéraux. Chez cette espèce, de nouveaux macrorhizes plagiotropes sont secondairement produits à partir de l'axe initial (2ème vague de production plagiotope). Ces axes exploitent l'espace proximal délaissé par les macrorhizes de la 1ère vague.

PL.14 : Chez Diospyros manni : Nous n'avons représenté que les premiers stades de l'évolution de l'enracinement de cette espèce. Chez la plantule, la phase orthotrope ne produit que des brachyrhizes et ce n'est que secondairement qu'elle émet les premiers macrorhizes plagiotropes. L'enracinement de ces jeunes stades se caractérise surtout par le fort développement de l'axe pivotant pour un très faible épaississement des axes latéraux.

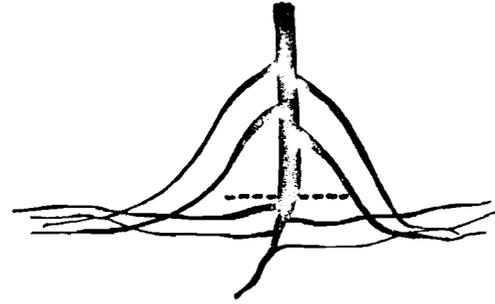
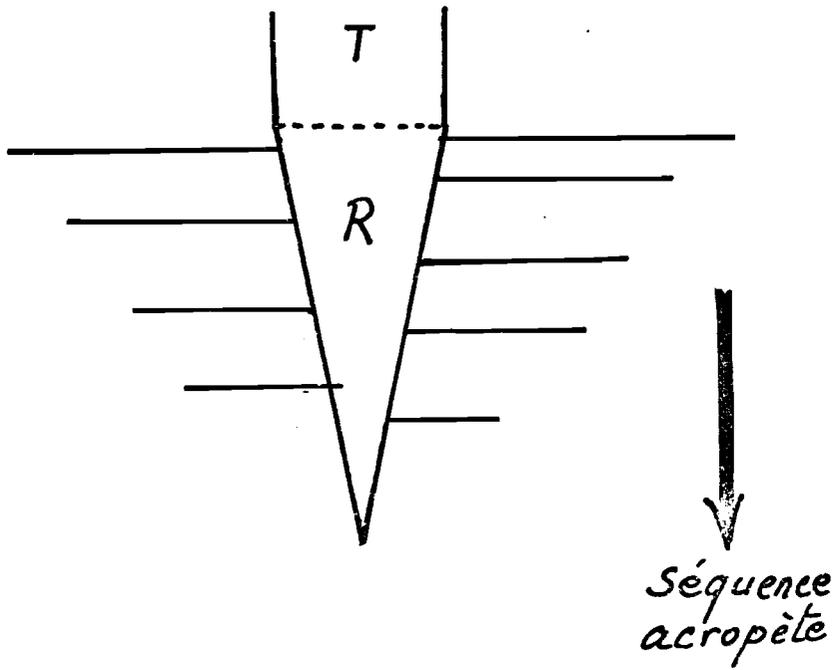
Diospyros manni est un petit arbre (18m), l'évolution de son système racinaire sera semblable à celle décrite chez Drypetes aylmeri avec un développement spatial plus important.

PLANCHES 15 à 21

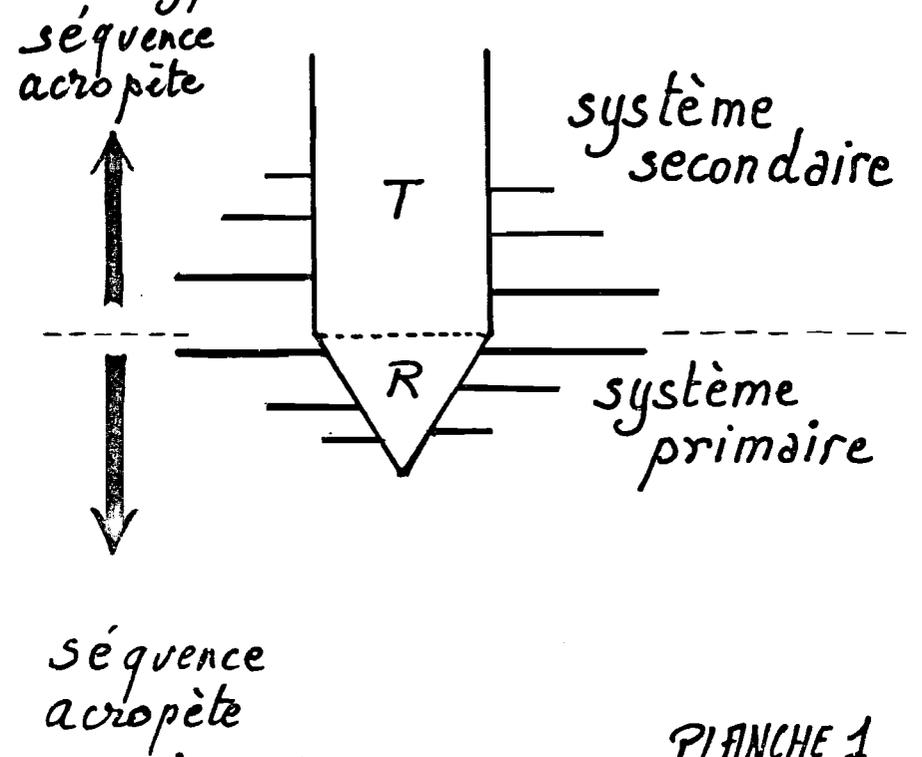
- PL.15 : Enracinement des grands arbres : Ceiba pentandra.  
Dans les premiers stades, l'accroissement du pivot (déjà remarquable dans les cas précédents) est considérable. Des macrorhizes plagiotropes sont produits en faible nombre et restent grêles. C'est principalement la phase de développement de l'axe pivotant.  
La deuxième phase, par contre, sera celle du développement des macrorhizes plagiotropes qui aboutira aux gigantesques structures racinaires des arbres tropicaux. La reconquête de l'espace proximal sera assurée par la production de nouveaux macrorhizes plagiotropes à partir de la base du système racinaire.
- PL.16 : Parinari excelsa. L'évolution entre deux jeunes plantes se caractérise par le fort développement de l'axe pivotant. Le stade le plus âgé présente une production plagiotrope relativement abondante : peut-être est-ce en rapport avec un appareil aérien réitéré et au fait que ce pied était implanté dans un bas-fond.
- PL.17 : Tarrietia utilis. Comparaison entre les systèmes racinaires de jeunes plantes et celui d'un arbre haut de 25m dont nous n'avons représenté que quelques uns des axes latéraux plagiotropes.
- PL.18 : Schématisation des quatre principales phases d'enracinement des formes arborescentes :
1. Etablissement de la phase orthotrope racinaire qui produit des brachyrhizes.
  2. Production, à partir de cette phase orthotrope racinaire, des macrorhizes plagiotropes.
  3. Développement considérable de ces axes qui éloignent progressivement les zones d'exploitation du tronc.
  4. Production d'une nouvelle vague de macrorhizes plagiotropes pour exploiter secondairement l'espace proximal.
- Nous noterons encore l'important développement spatial du système pivotant durant les deux premières phases.
- PL.19 : Comparaison de l'évolution des modalités d'enracinement observées chez les arbustes du sous-bois à l'évolution de l'enracinement des arbres.  
Au cours de son évolution, le système racinaire des formes arborescentes reproduit les modalités spatiales des ensembles structuraux inférieurs :  
Ainsi, la phase 2 des formes arborescentes : phase d'établissement du système plagiotrope par la phase orthotrope racinaire (phase homologue de la réalisation du modèle de croissance aérien) présente le même stade de développement que l'enracinement des espèces du sous-bois qui s'épanouissent entre 1 et 2m. Notons toutefois le décalage dans l'espace et dans le temps d'une telle comparaison : en effet, la phase 2 des formes arborescentes peut se poursuivre chez des individus qui atteignent 10m de haut...
- PL.20 : Dynamique spatiale de l'appareil aérien selon OLDEMAN (1974).
- PL.21 : Réitération et occupation spatiale du sol. a-Réitération plagiotrope : production de macrorhizes plagiotropes en dehors de toute séquence ordonnée. b-Accroissement du système d'exploitation par les différentes formes de réitérations : arborescente, arbustive, frutescente et herbacée. c-Exploitation secondaire de l'espace proximal par réitération plagiotrope arborescente.



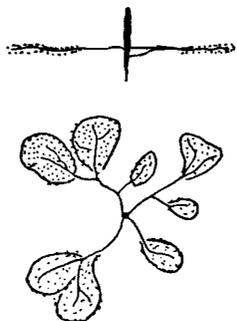
type primaire



type mixte



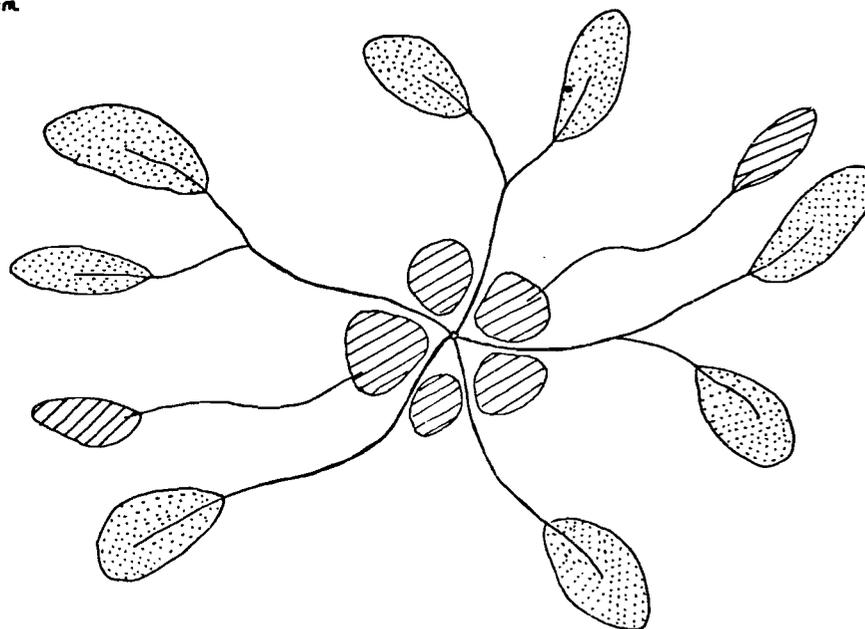
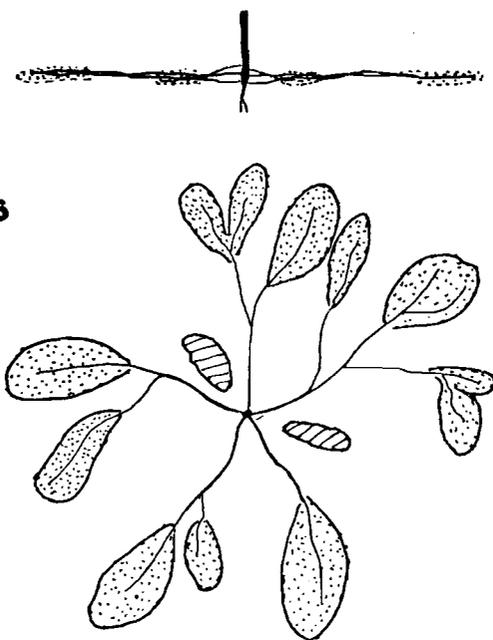
6 mois



7 ans

50 cm.

3 ans



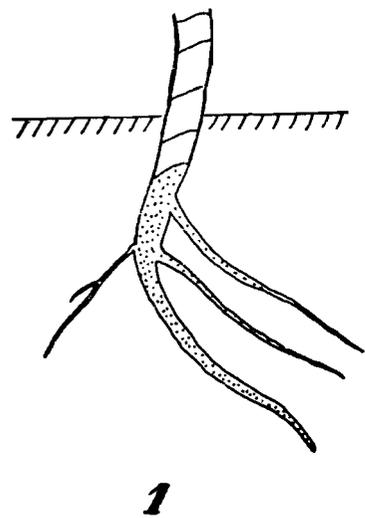
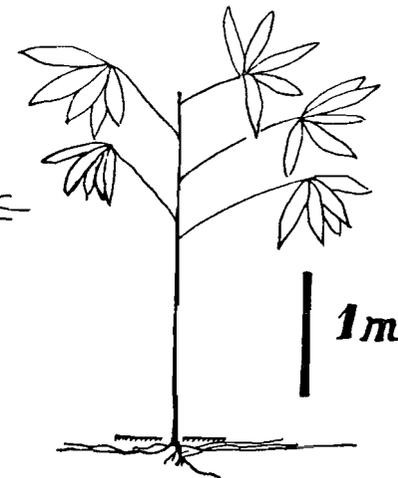
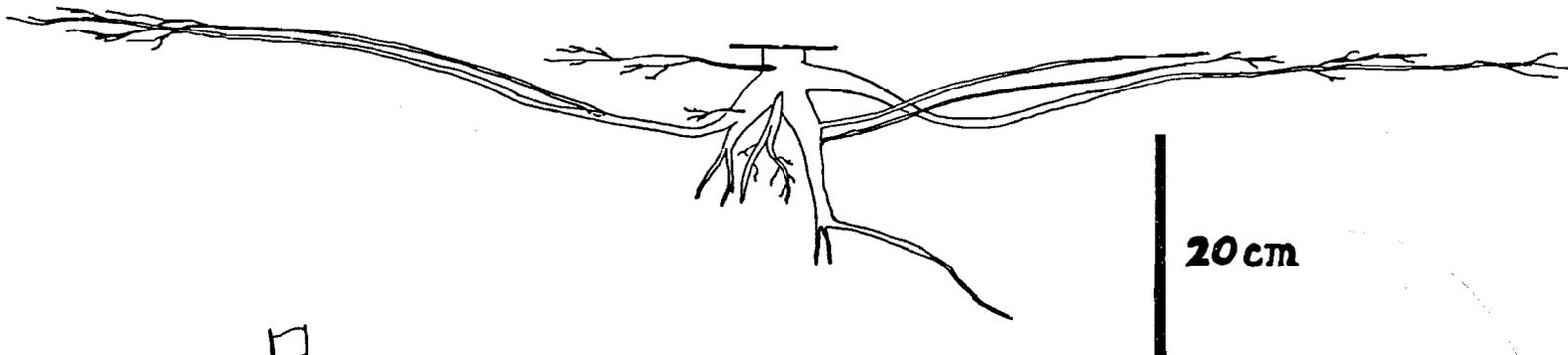
 échasses

 macrorhizes du système primaire

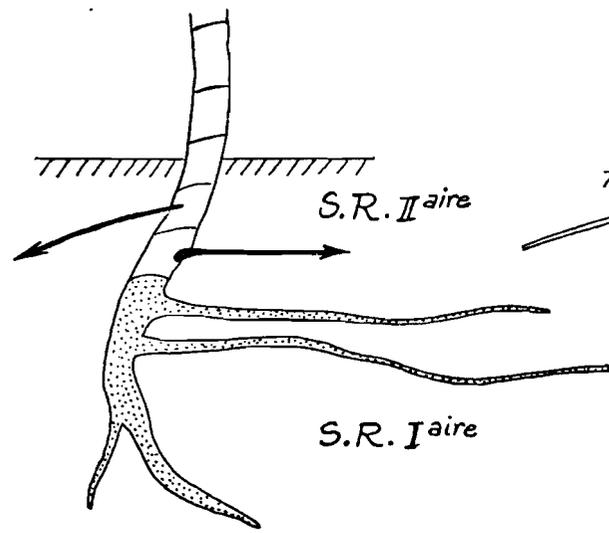
Macaranga hurifolia

PLANCHE 2

*Musanga cecropioides*

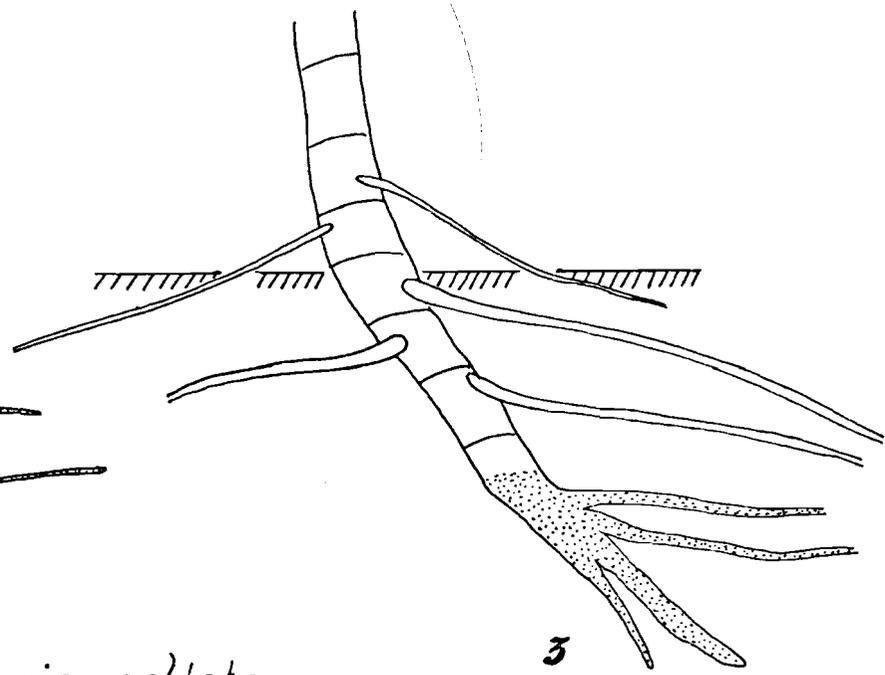


1



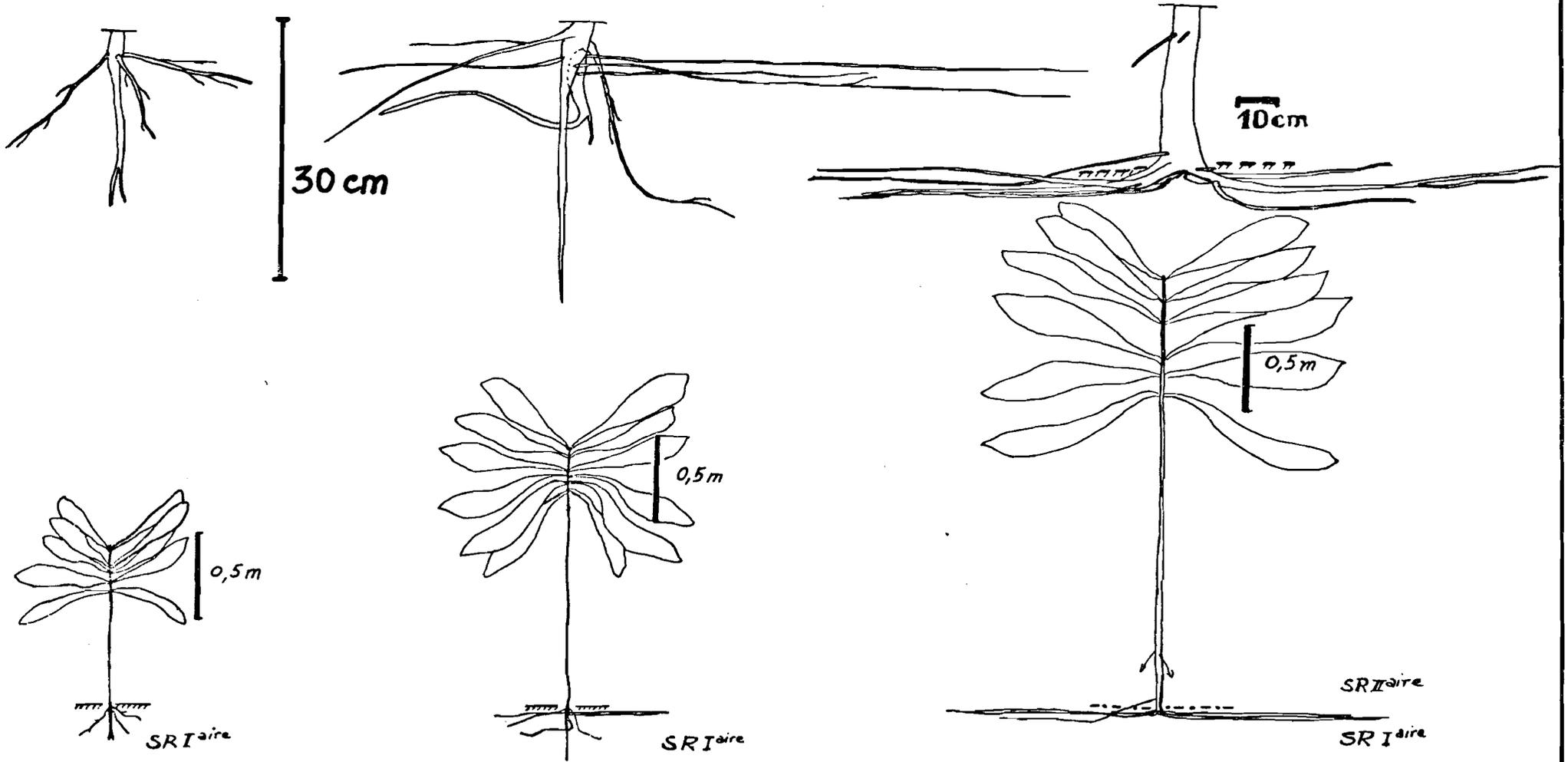
2

*Cecropia peltata*

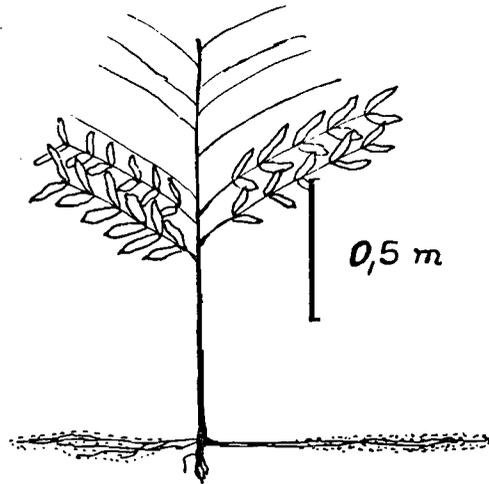
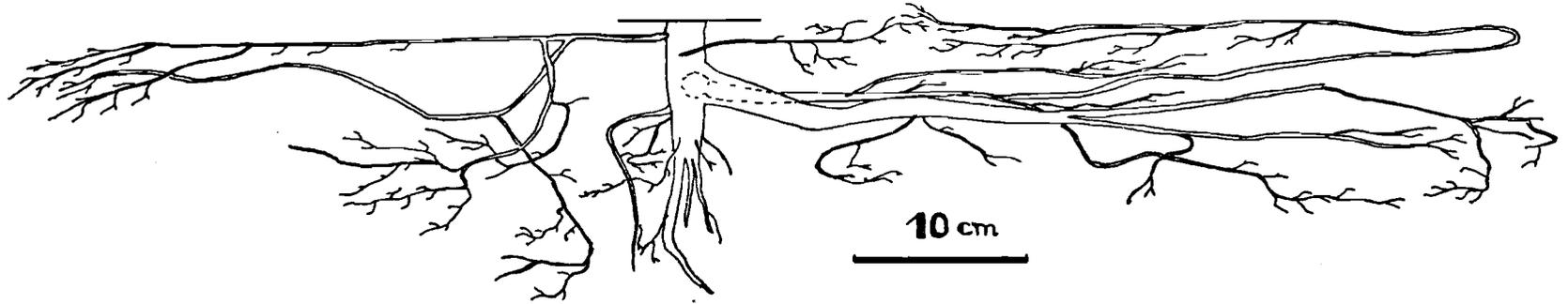


3

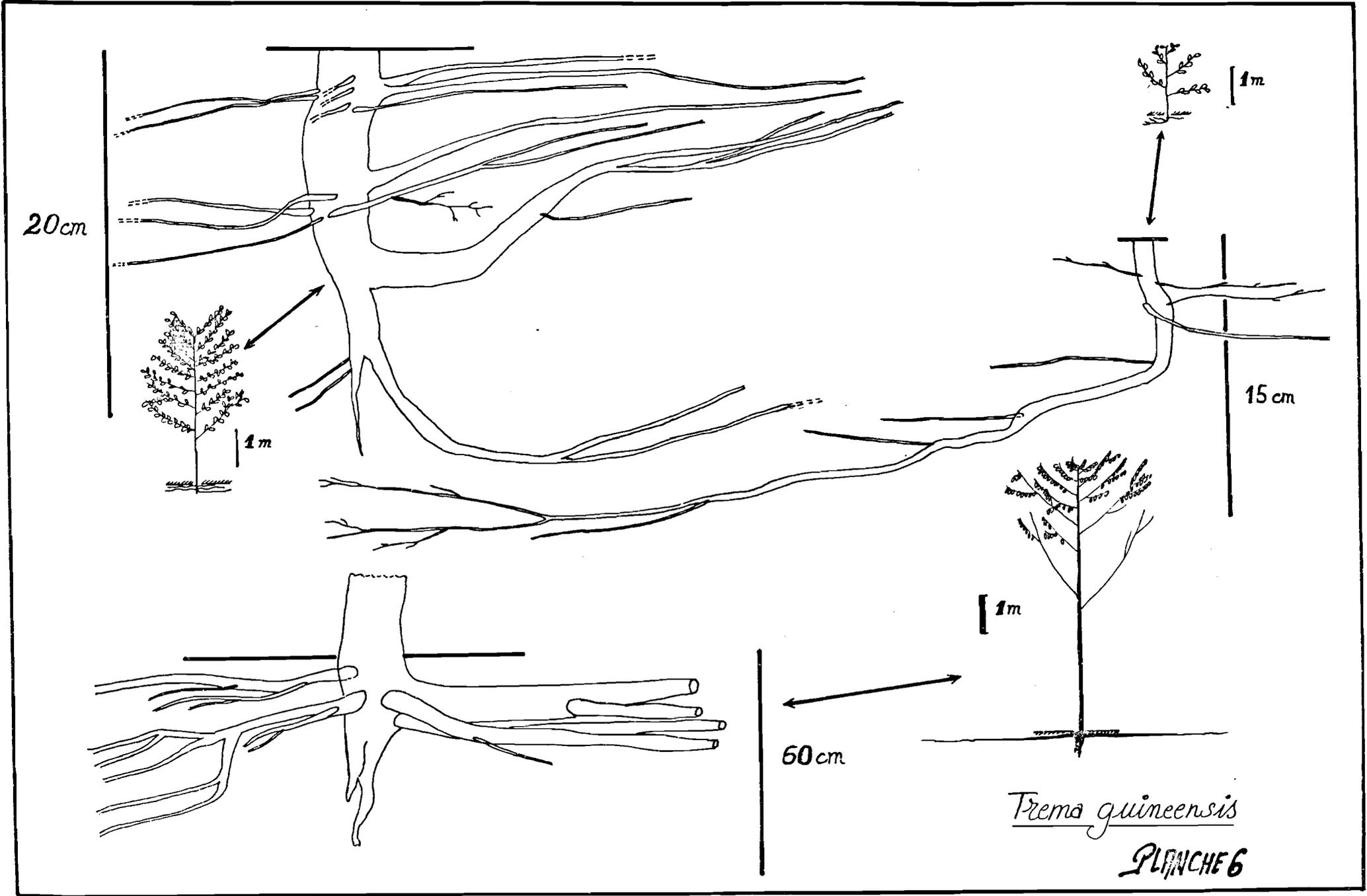
PLANCHE 3



*Anthocleista nobilis*



Fagara macrophylla



20cm

1m

1m

15cm

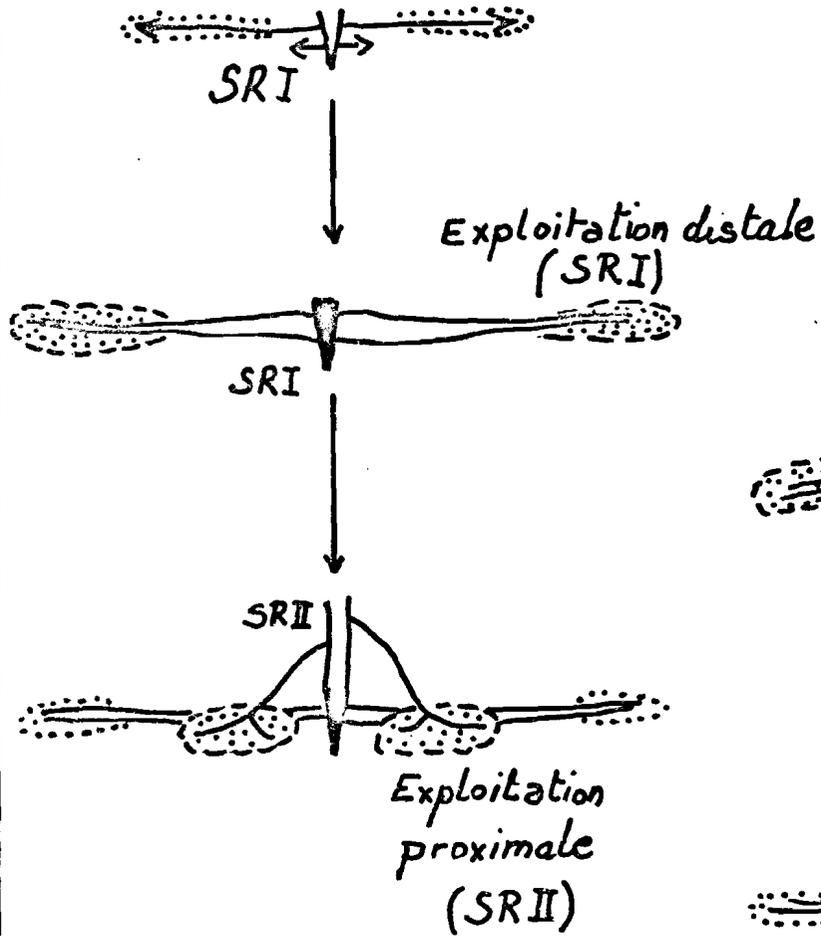
1m

60cm

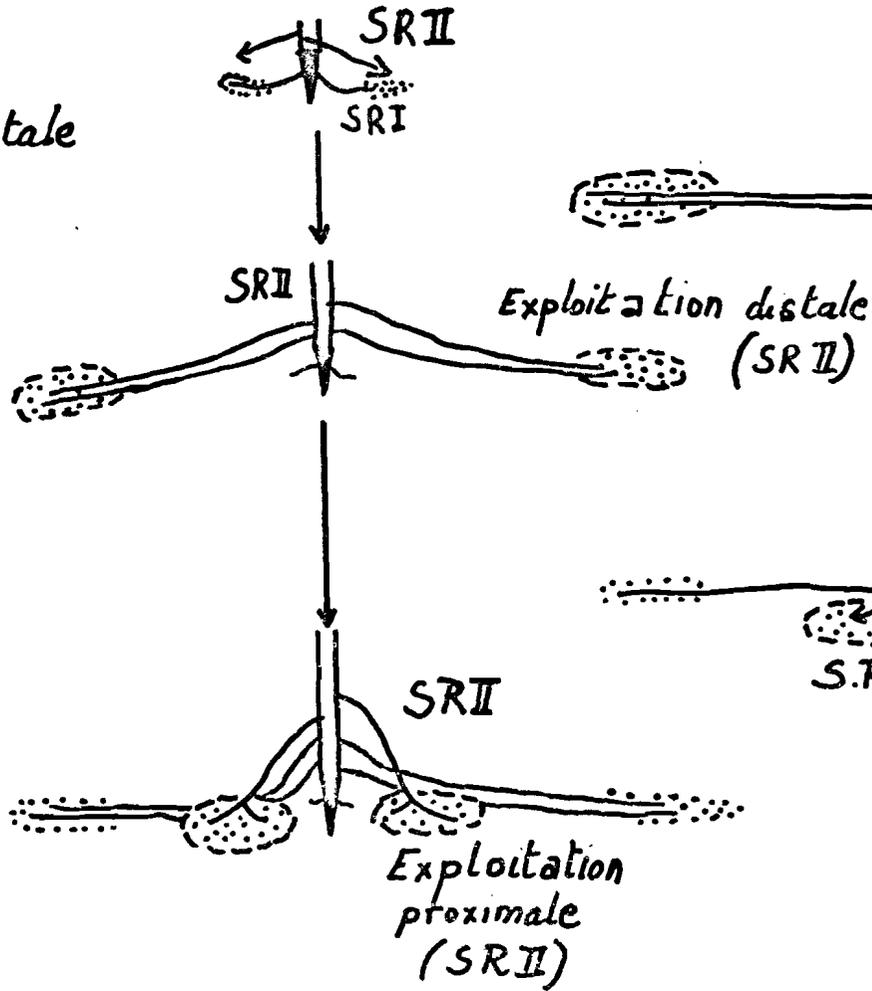
*Trema guineensis*

PLANCHE 6

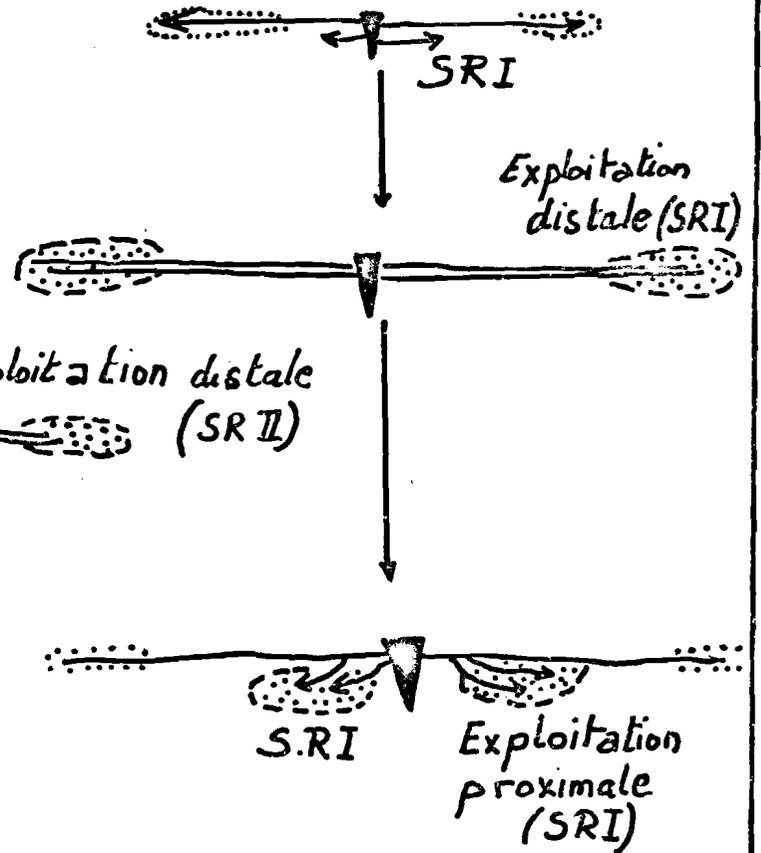
TYPE MIXTE  
(*Macaranga hurifolia*)



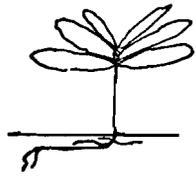
TYPE MIXTE  
(*Cecropia peltata*)



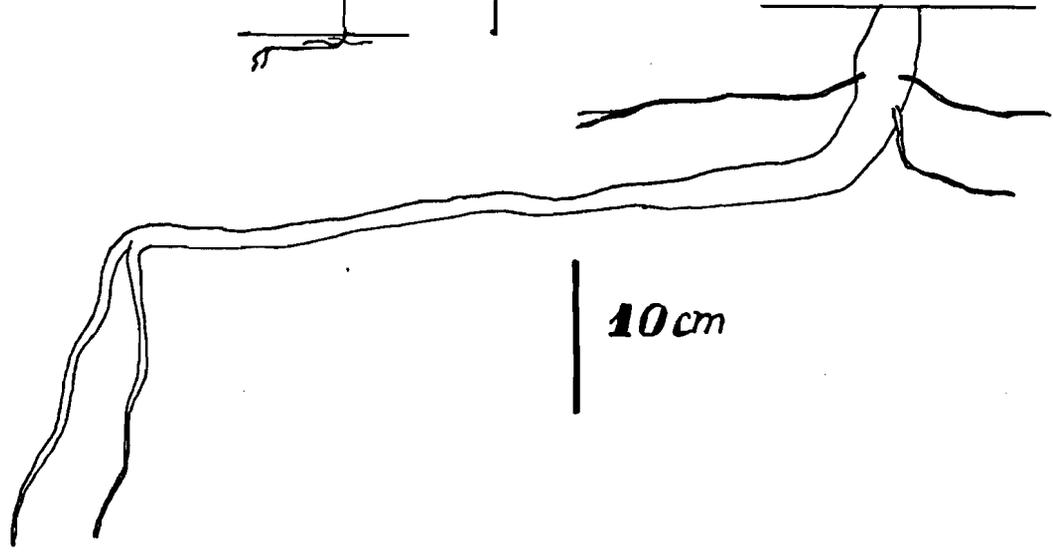
TYPE PRIMAIRE  
(*Trema guineensis*)



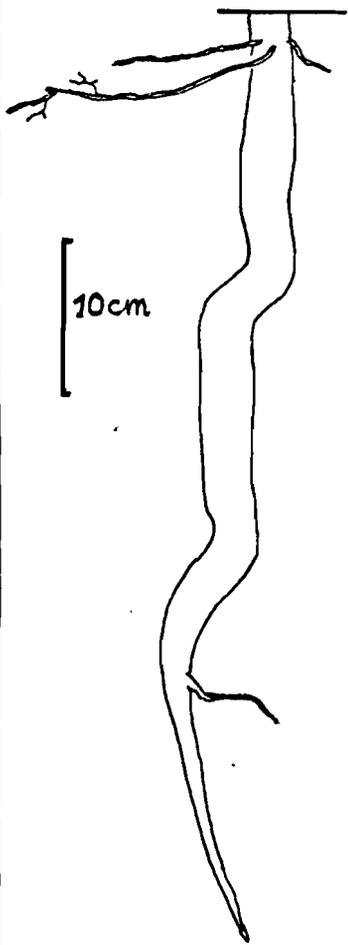
Pycnocoma macrophylla



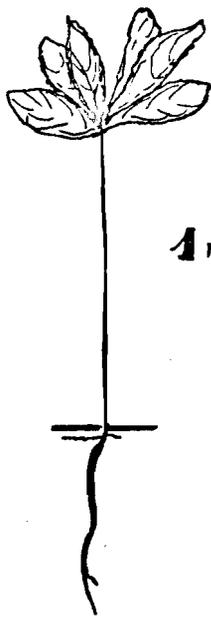
1m



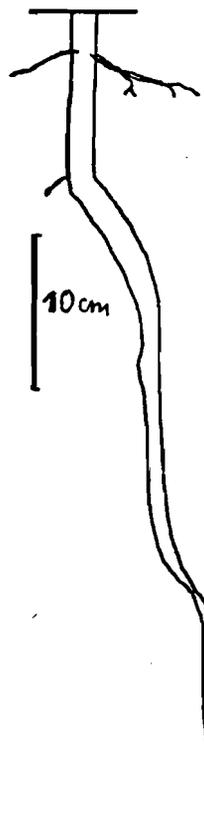
10cm



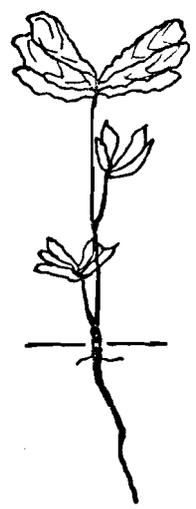
10cm



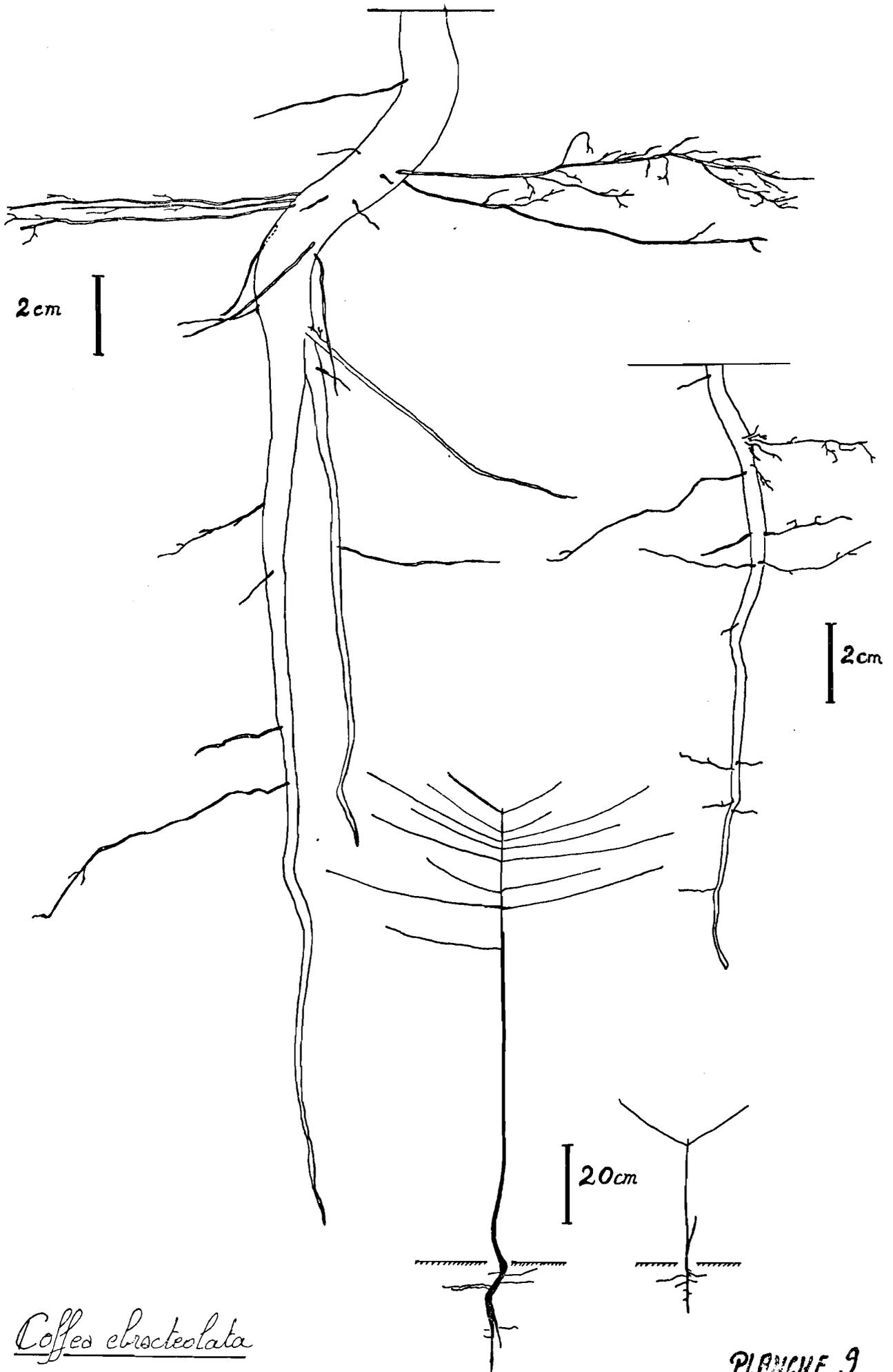
1m



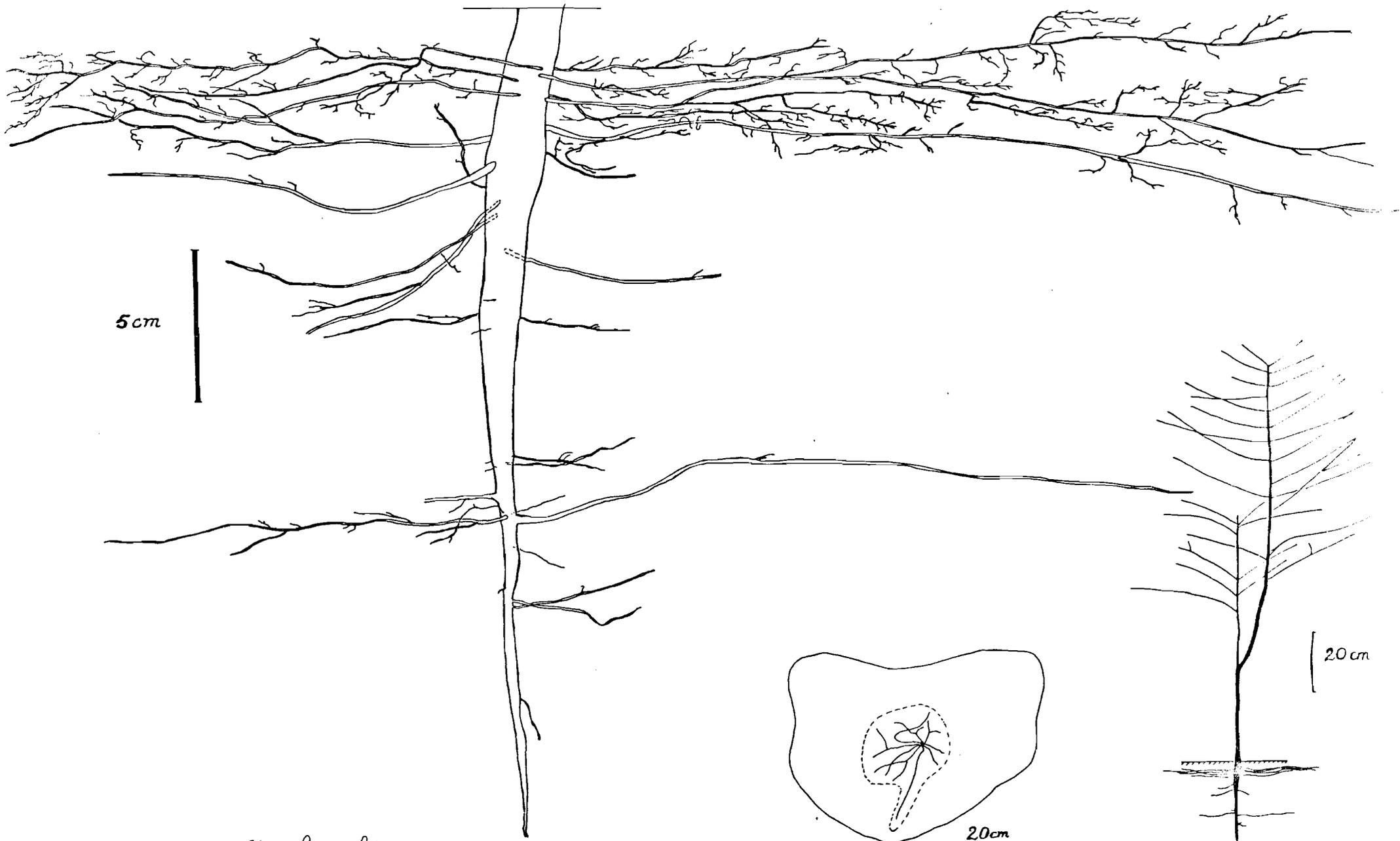
10cm



Ourates duparquetiana



*Coffea chrosteolata*



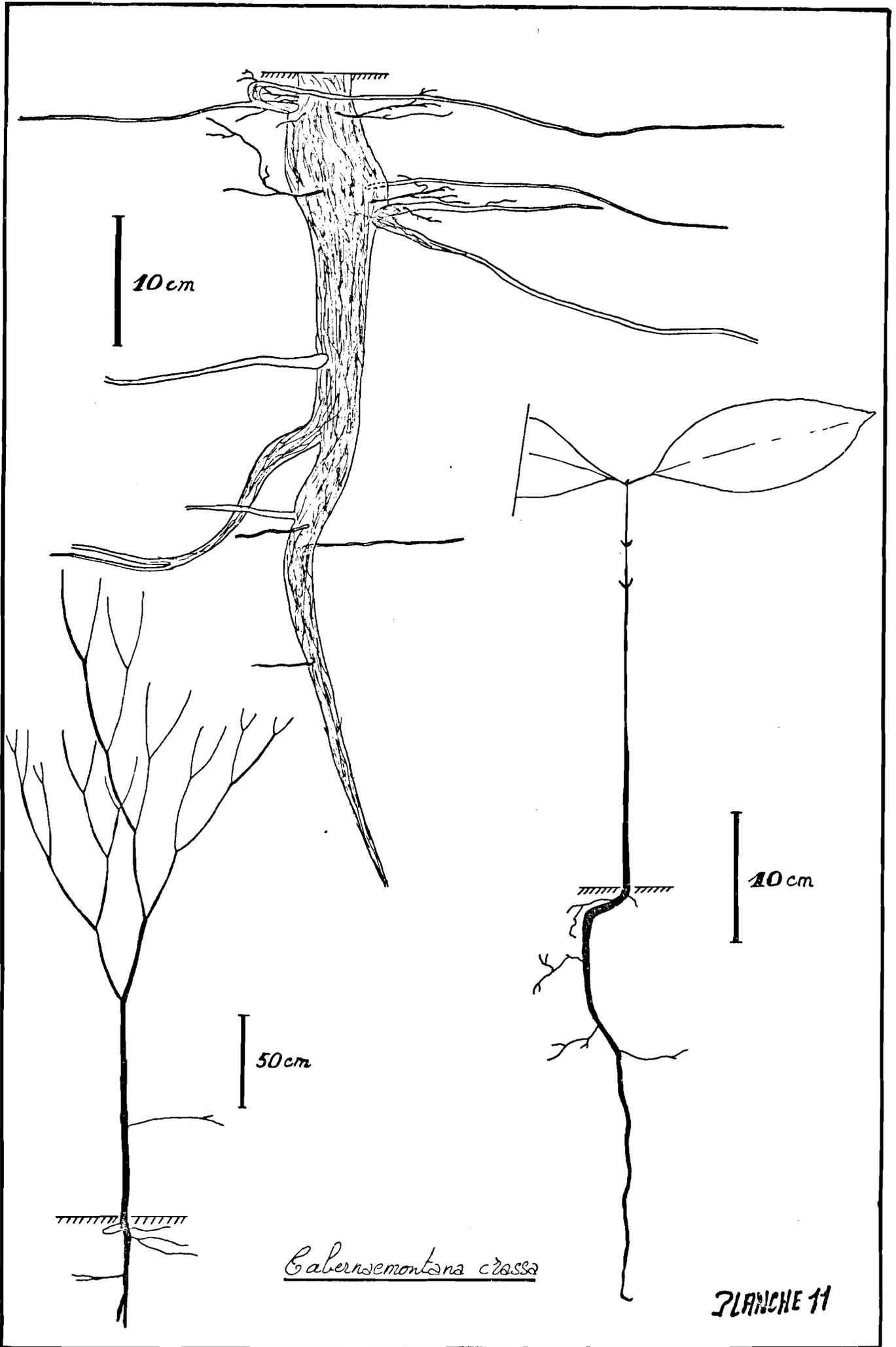
5 cm

*Coffea ebracteolata*

20 cm

20 cm

PLANCHE 10



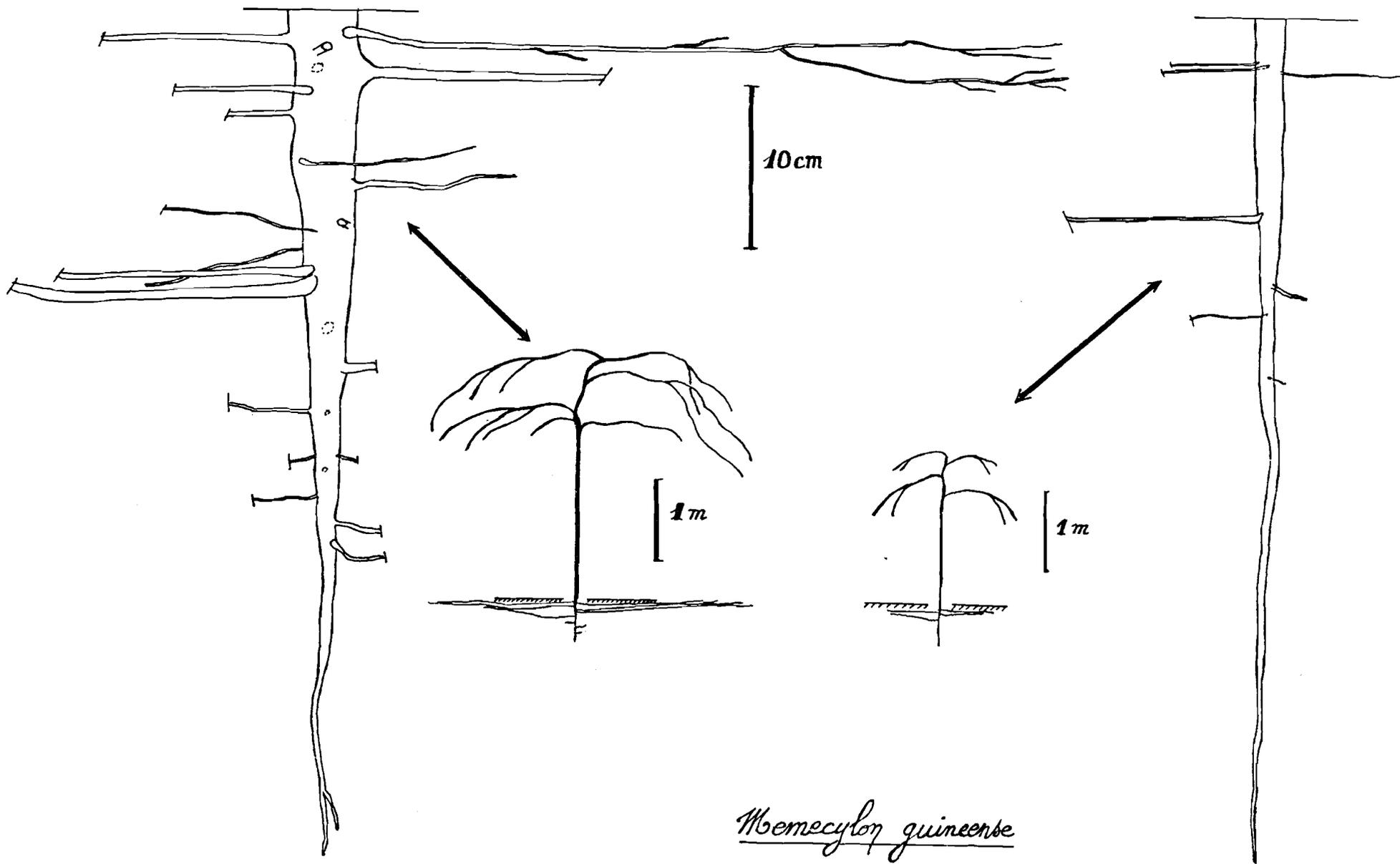
10 cm

50 cm

10 cm

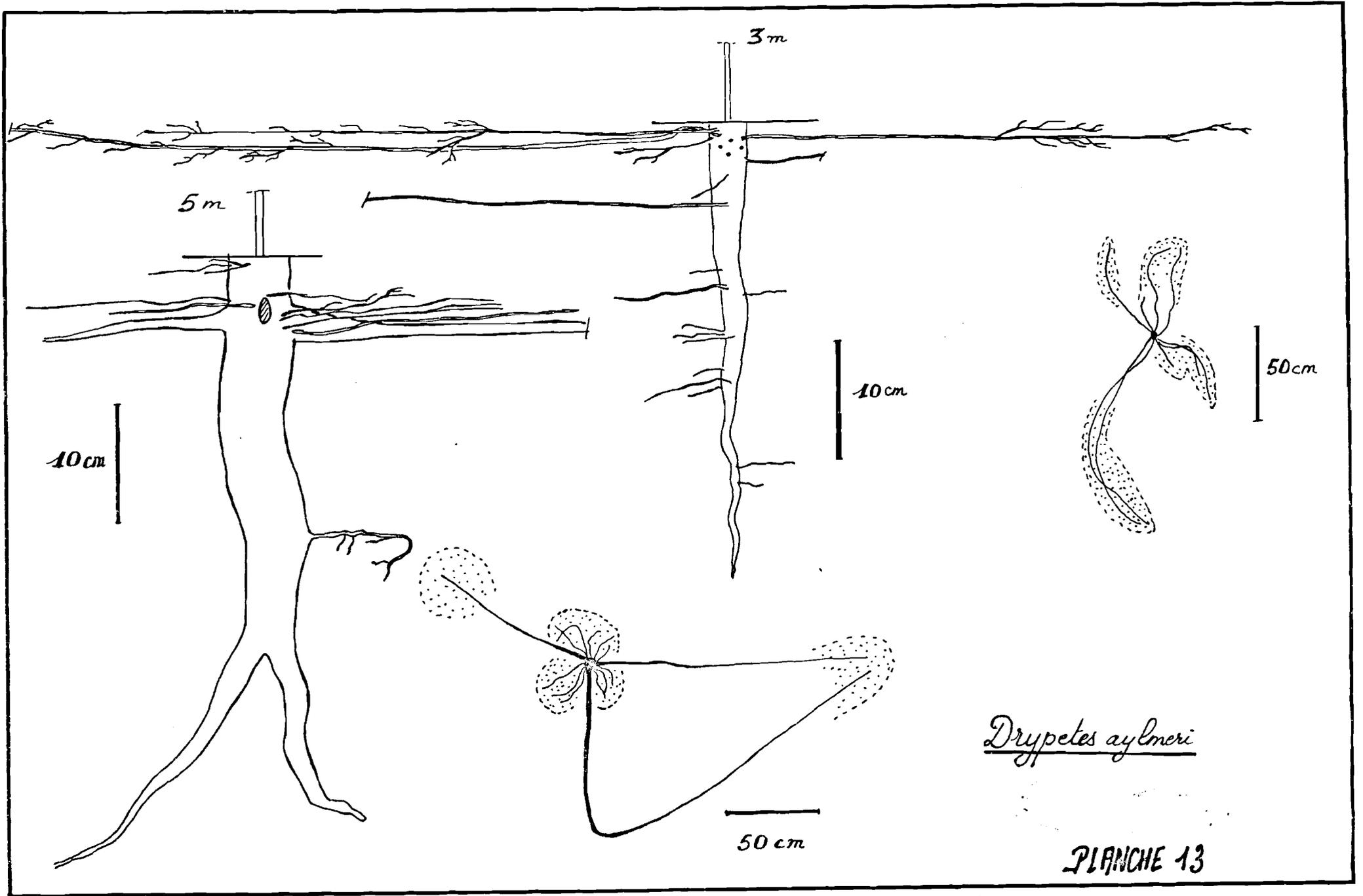
Cabernsemontana crassa

PLANCHE 11



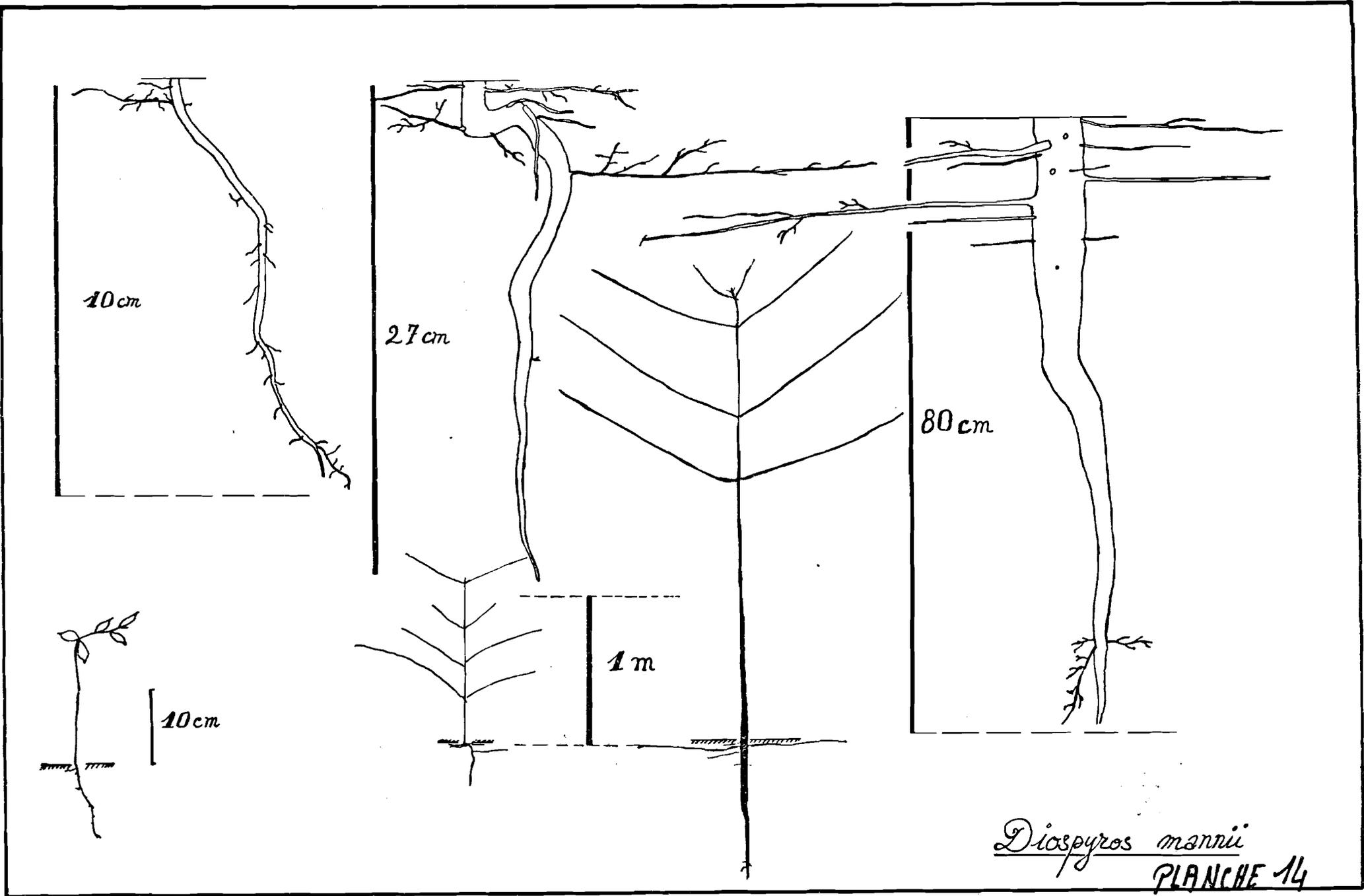
*Moemecylon guineense*

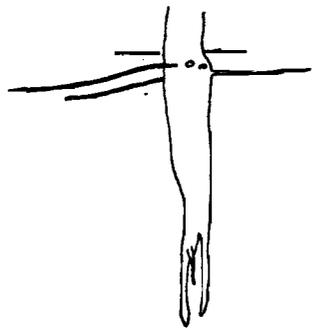
PLANCHE 12



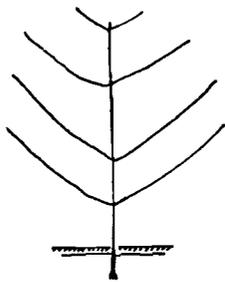
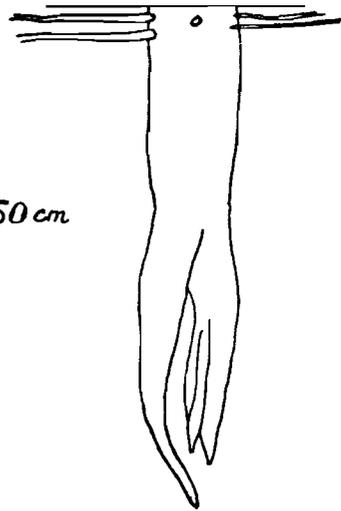
*Drypetes aylmeri*

PLANCHE 13

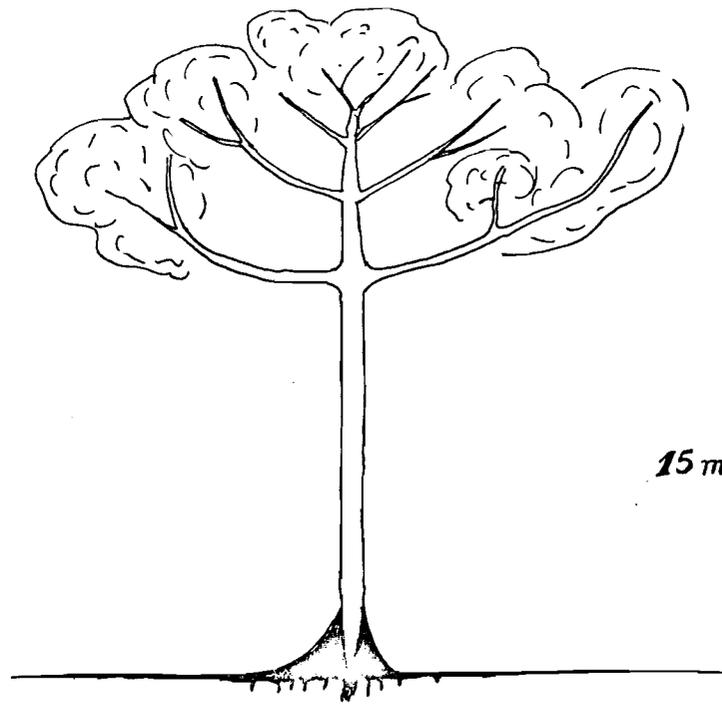
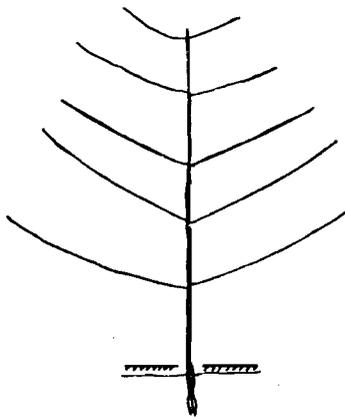




50 cm



2 m



15 m

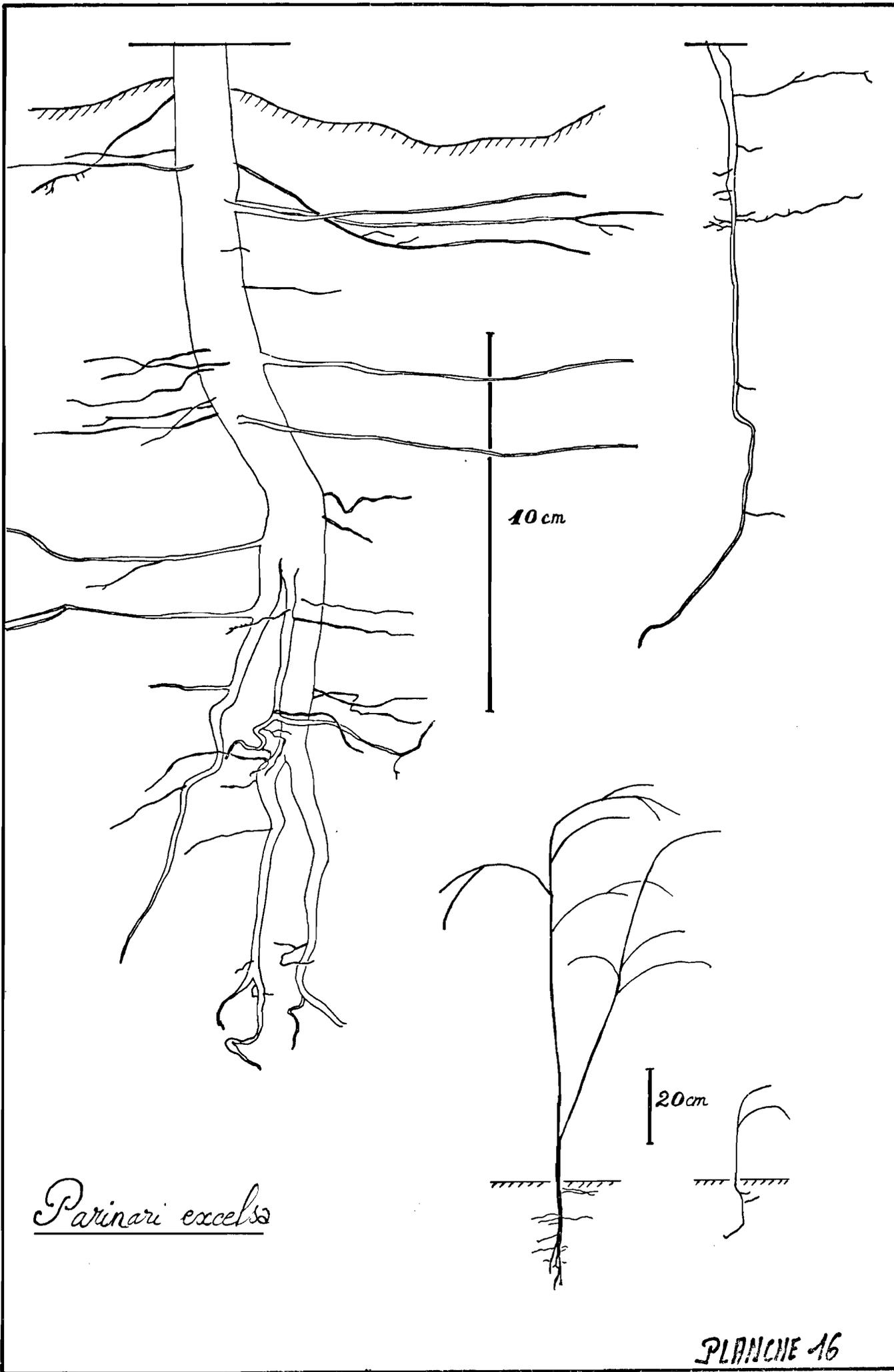


2 m

Exploitation distale      exploitation proximale

Ceiba pentandra

PLANCHE 15



*Parinari excelsa*

*Carrieta utilis*

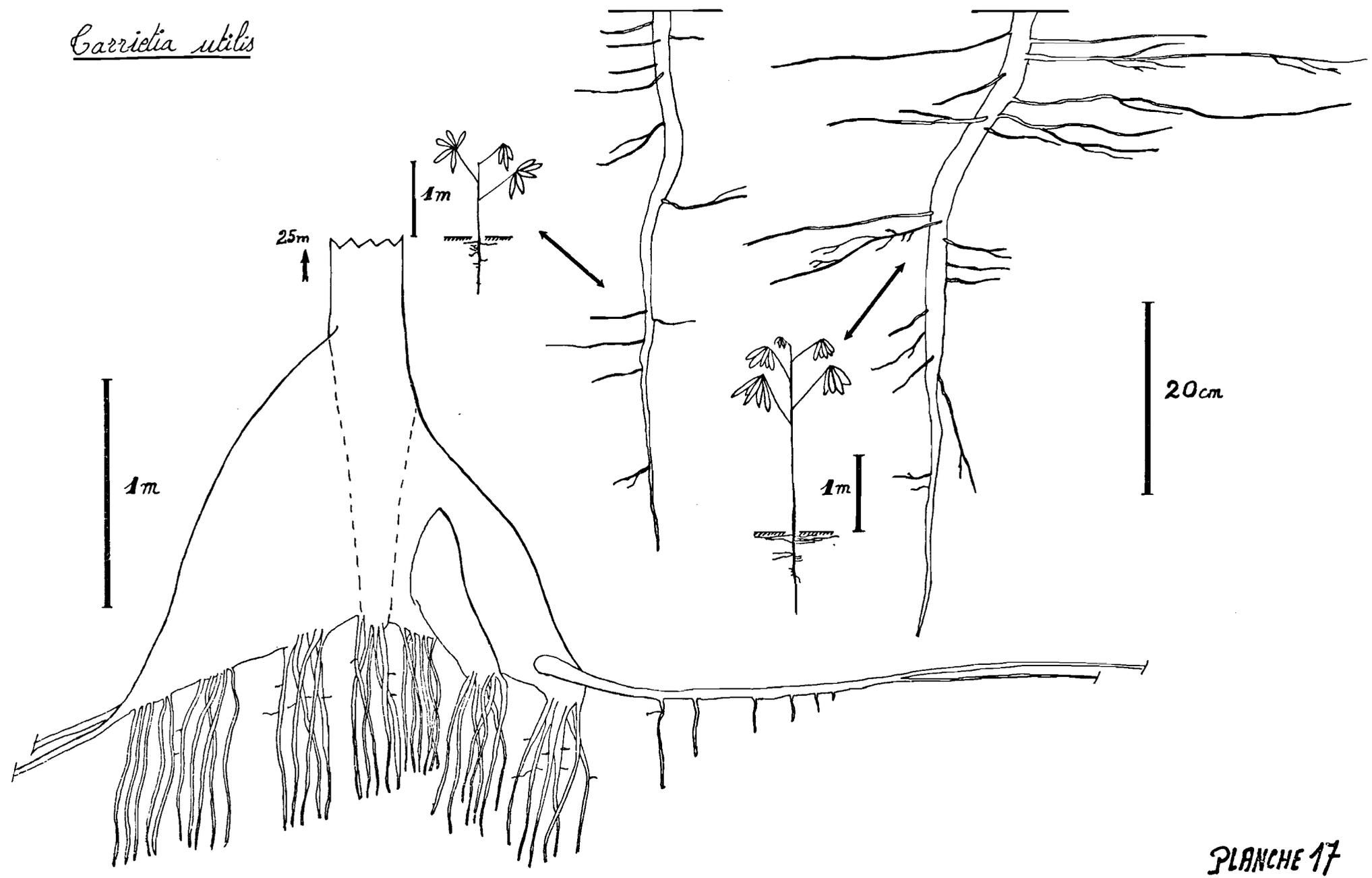
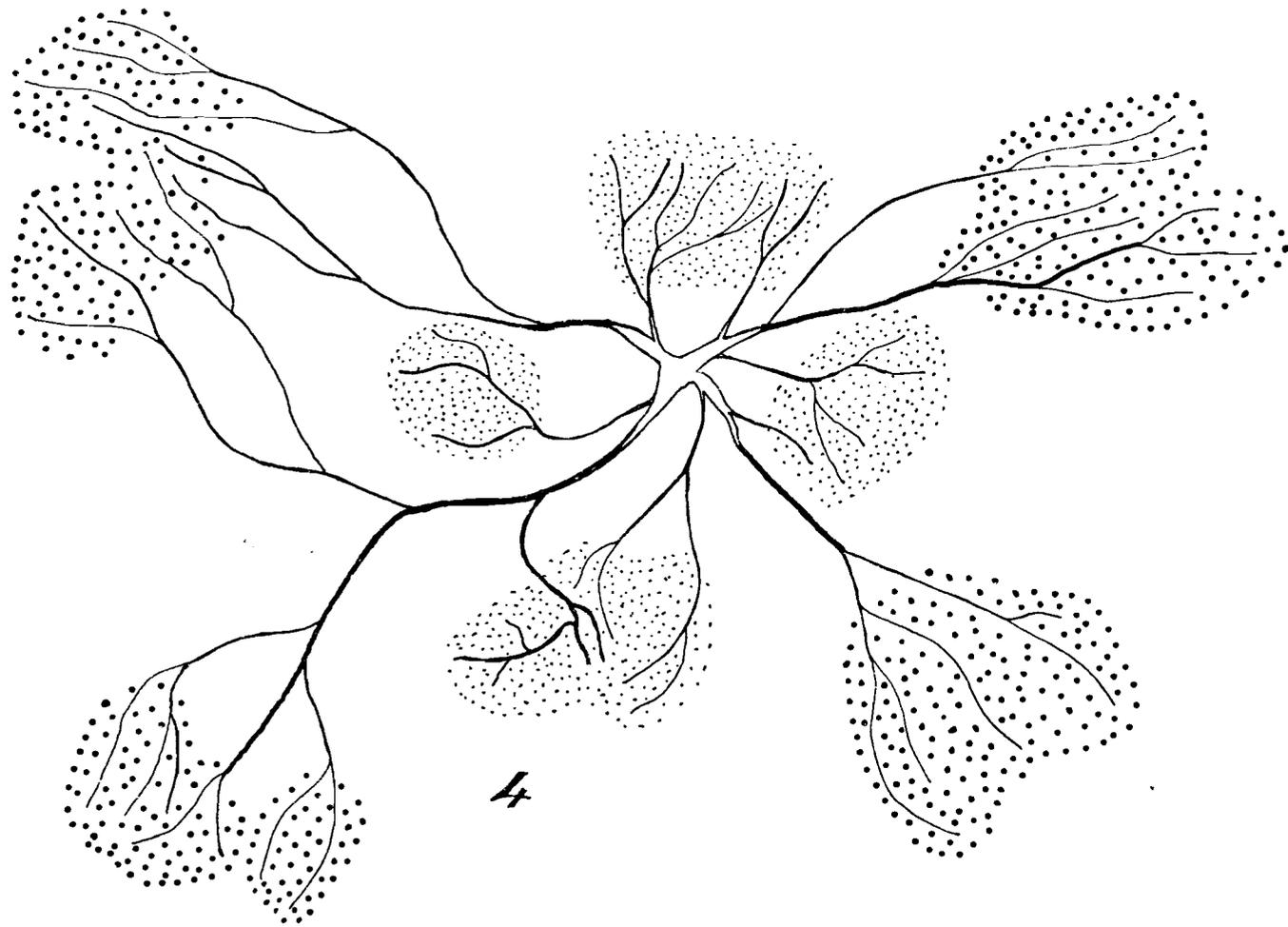


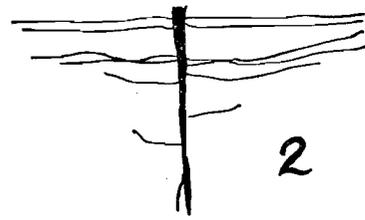
PLANCHE 17



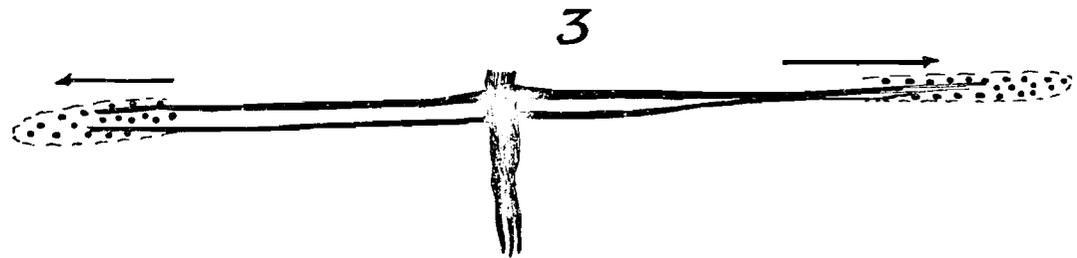
4



1



2



3

PLANCHE 18

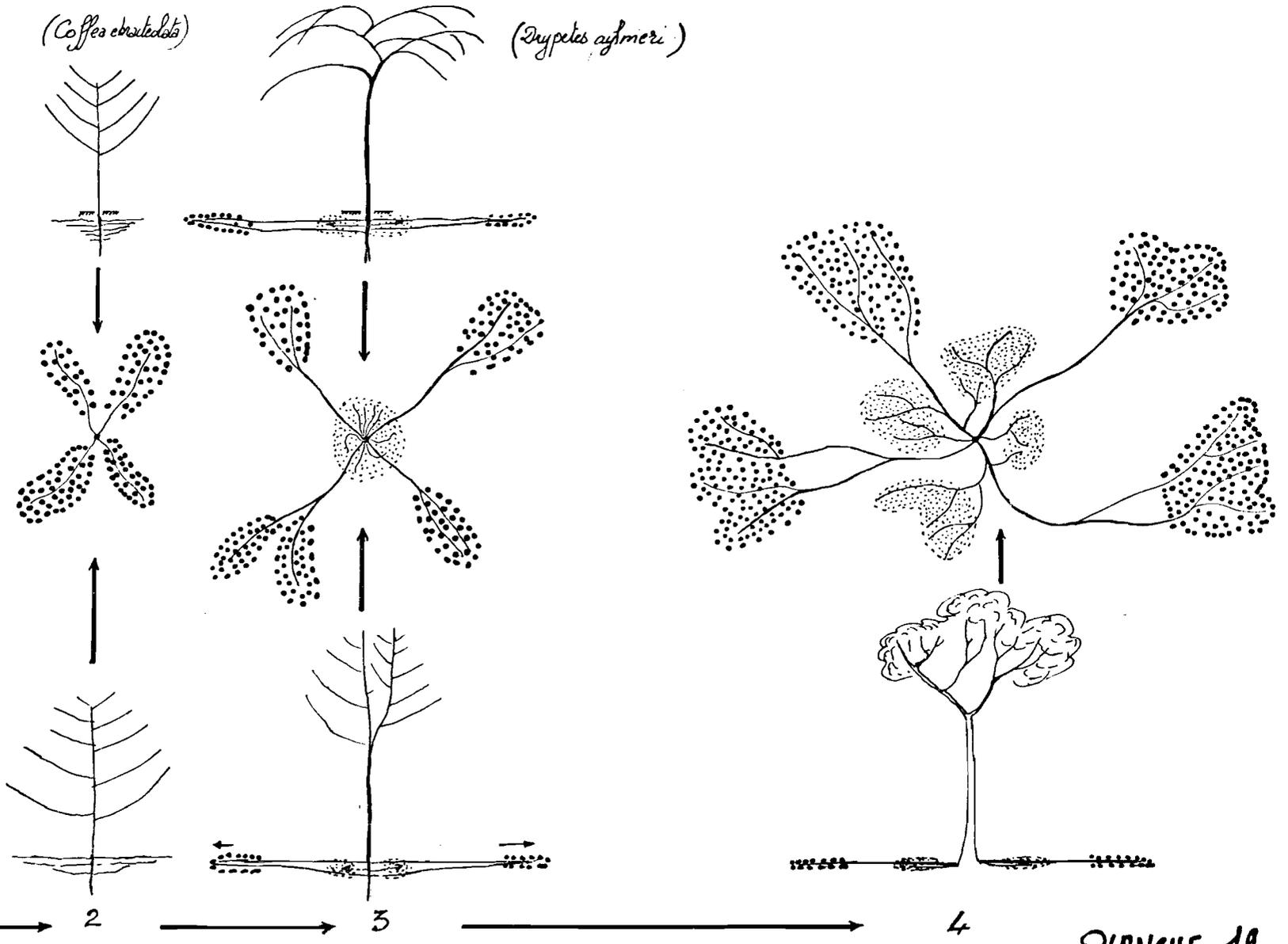
arbrustes du sous-bois

(*Coffea arabica*)

(*Drypetes aymeri*)

monocaulé

(*Pyrenocoma macrophylla*)



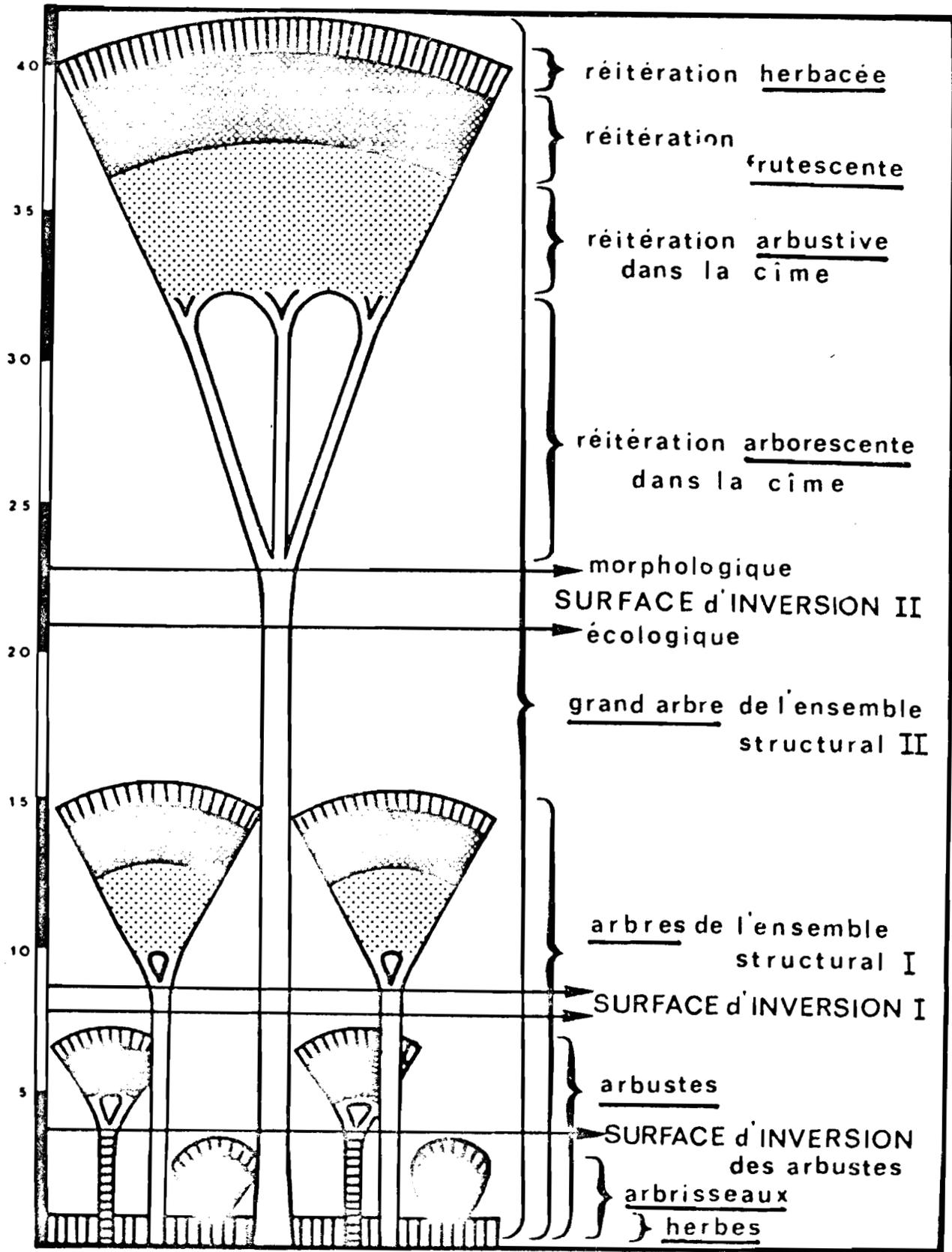
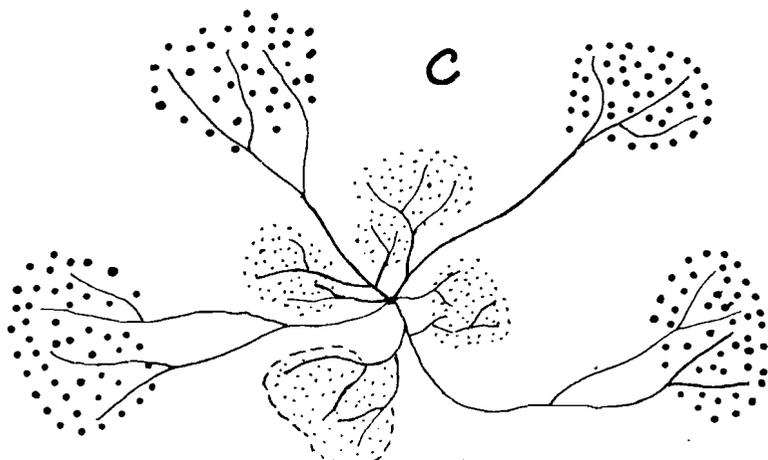
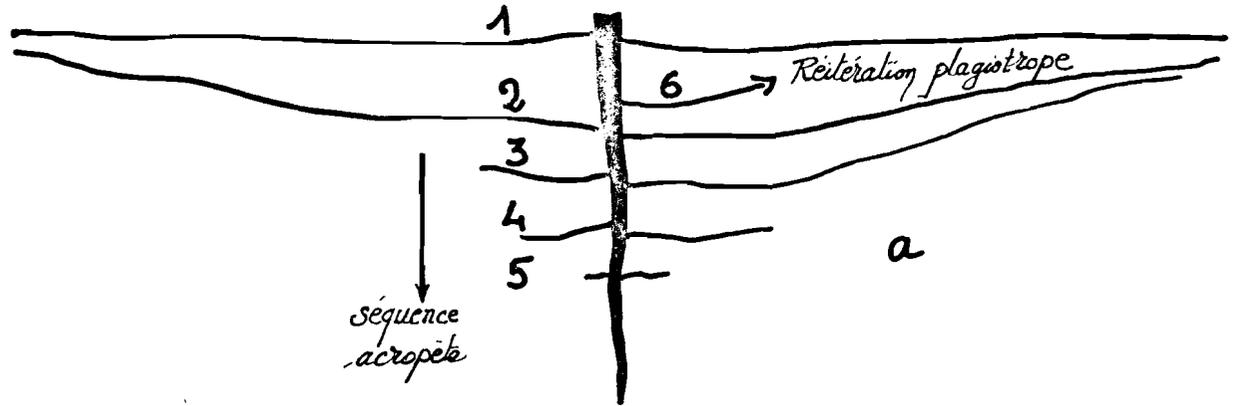


PLANCHE 20 d'après OLDEMAN (1974)

Réitération  
et  
occupation spatiale du sol.



Réitération plagiotrope  
 arborescente

↓  
 Exploitation secondaire  
 de l'espace proximal.

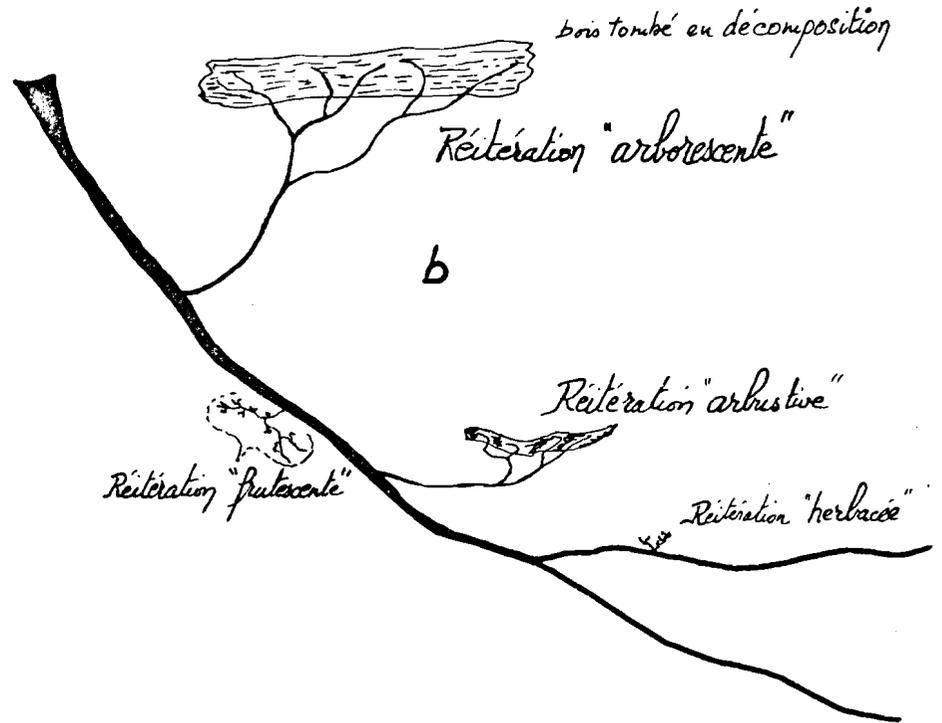


PLANCHE 21