

7. Occupation spatiale du sol par les peuplements de *Macaranga hurifolia*

Francis KAHN

Botaniste ORSTOM,

ORSTOM, Adiopodoumé BP V 51 Abidjan, Côte d'Ivoire

RÉSUMÉ

L'enracinement du Macaranga hurifolia aboutit à une occupation spatiale du sol superficielle, intense et rapide. On analyse la stratégie d'enracinement de cette espèce en comparant les systèmes racinaires dans trois parcelles âgées respectivement de 6 mois, 3 ans et 7 ans.

Dès 3 ans, des anastomoses racinaires se forment entre les individus du peuplement quasi-monospécifique. L'utilisation de marqueurs radioactifs permet d'évaluer l'importance fonctionnelle de ces soudures. Leur rôle dans la dynamique structurale des peuplements de Macaranga hurifolia est envisagé.

MOTS-CLÉS : *Macaranga hurifolia* — Peuplements quasi-monospécifiques — Enracinement — Dynamique et stratégie — Anastomoses racinaires interindividuelles — Sud-ouest de la Côte d'Ivoire.

ABSTRACT

Rooting of Macaranga hurifolia results in a superficial, intense and precocious spacial occupation of soil. We propose an analysis of the root strategy of this species from the comparison between root systems in three parcels which are respectively 6 months, 3 and 7 years old.

From about 3 years, root grafts appear between the plants of the quasi-monospecific population. Radioactive tracers permit to evaluate the function of these root grafts. Their part in the structural dynamic of Macaranga hurifolia populations is considered.

KEY WORDS : *Macaranga hurifolia* — Quasi-monospecific populations — Rooting — Dynamic and strategy — Interindividual root grafts — South-West of Ivory Coast.

Nous suivrons l'évolution de l'enracinement du *Macaranga hurifolia* en peuplement en considérant trois friches âgées respectivement de 6 mois, 3 ans et 7 ans dont la structure aérienne a été étudiée (art. 7).

Ces parcelles se caractérisent toutes trois par un peuplement de *Macaranga hurifolia* qui monopolise tant l'espace aérien que souterrain. Nous étudierons en fait la dynamique de l'occupation spatiale du sol en considérant d'une part les caractéristiques du mode d'enracinement de l'espèce et, d'autre part, la formation et le rôle des anastomoses racinaires qui s'établissent entre les individus du peuplement.

De tels peuplements de *Macaranga hurifolia* dégènerent entre 7 et 10 ans, cette analyse de l'évolution de l'occupation spatiale du sol permettra d'envisager plusieurs causes à ce dépérissement (art. 8).

1. ENRACINEMENT DU *MACARANGA HURIFOLIA*

1.1. DANS UNE FRICHE DE 6 MOIS

Le système racinaire du jeune *Macaranga hurifolia* est constitué d'un pivot, axe orthotrope, s'enfonçant jusqu'à 20 cm de profondeur qui élabore un système latéral plagiotrope superficiel (photogr. 1).

Ces axes latéraux émergent selon un pseudoverticille étagé dans les quatre premiers centimètres sous le collet. Généralement à ce stade, un second pseudoverticille s'amorce entre 7 et 10 cm. Ces axes initiés plus profondément remontent en surface après un court trajet horizontal ou oblique (fig. 1 et 2). Ils produisent alors de nombreux chevelus racinaires et s'étendent,

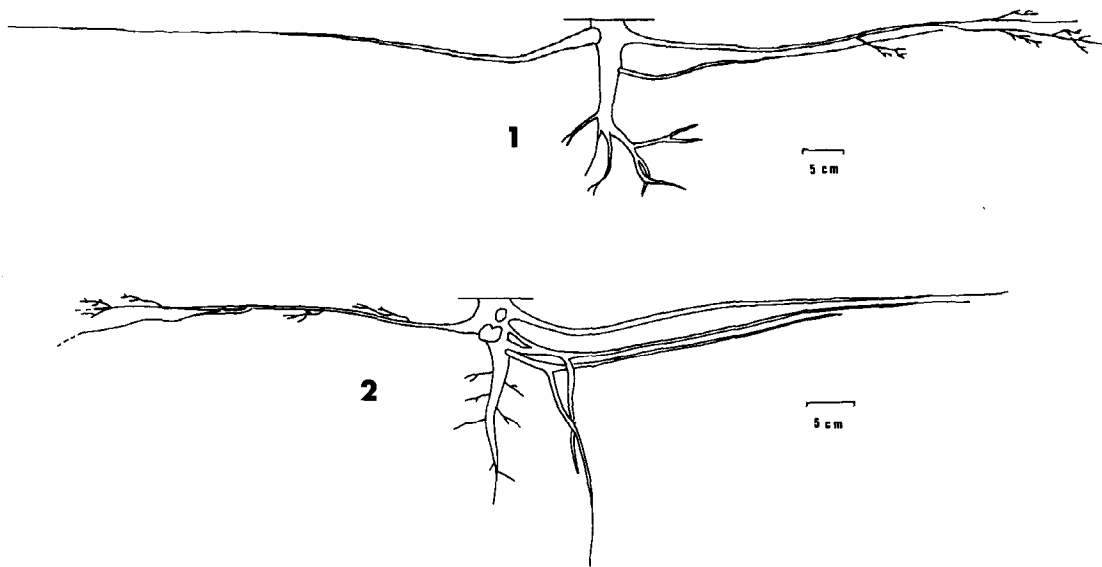


FIG. 1 et 2. — Friche de 6 mois : Système racinaire du *Macaranga hurifolia*. La hauteur des arbres est de 2 m à 2,5 m.

comme les macrorhizes issus du premier pseudover-ticille dans un rayon de 0,6 à 1 m autour de la tige.

Dans quelques cas, ces axes latéraux d'ordre 2 émettent à leur face inférieure des axes d'ordre 3 qui s'enfoncent verticalement.

Le système racinaire de cette espèce occupe un espace cylindrique de forte section (1 à 2 m de diamètre) et de faible hauteur (1 à 3 cm) avec à sa face inférieure, un cône renversé qui plonge à 20-25 cm et correspond au pivot et au départ des principaux axes latéraux. L'ensemble de la surface couverte par les axes latéraux plagiotropes ne représente en fait qu'une partie de la section du cylindre (fig. 3).

1.2. DANS UNE FRICHE DE 3 ANS

Les pivots atteignent une profondeur moyenne de 20 cm (fig. 4 à 8). Ils sont souvent multifides ce qui résultent probablement d'un traumatisme du méristème de l'axe initial qui a pour conséquence la production d'axes de même nature (réitérations traumatiques). Dans quelques cas (fig. 6), le pivot, après une phase verticale, suit un parcours oblique en remontant vers la surface du sol et se comporte alors comme un macrorhize plagiotrope; il semble bien qu'il s'agisse toujours de l'axe primaire, la racine ne présentant pas de cicatrice : le pivot aurait subi un transfert de différenciation, axe orthotrope, il acquière progressivement la différenciation plagiotrope.

Les axes plagiotropes sont produits rythmiquement (fig. 9). Les macrorhizes du pseudover-ticille inférieur

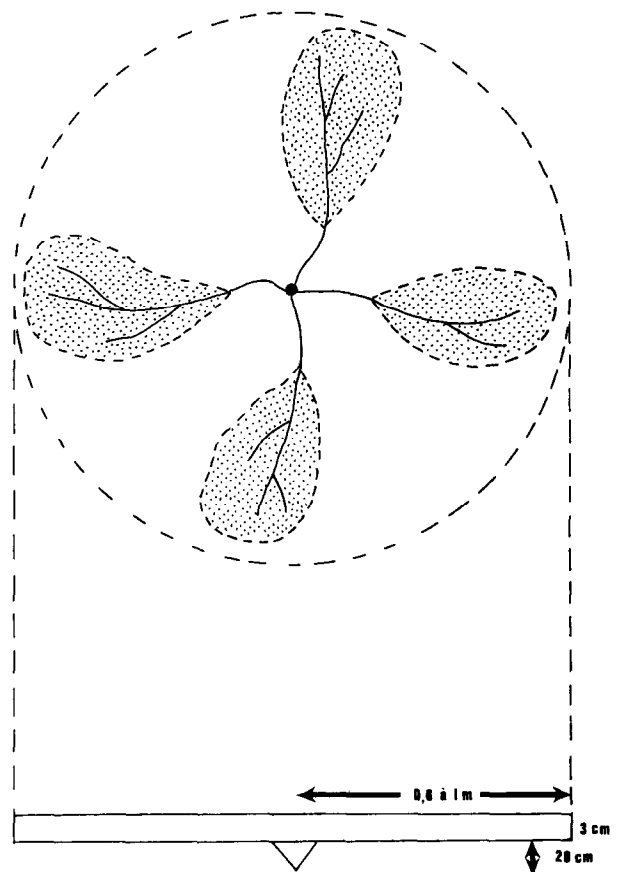


FIG. 3. — Friche de 6 mois : Schéma de l'occupation spatiale du système racinaire du *Macaranga hurifolia*.

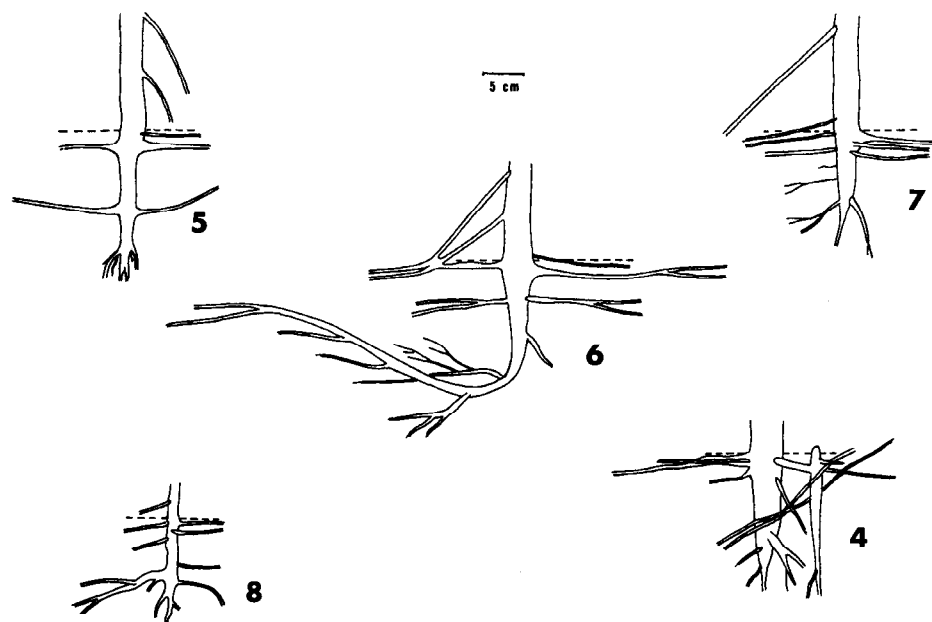


FIG. 4 à 8. — Friche de 3 ans : Système racinaire du *Macaranga hurifolia*. Les arbres de la voûte atteignent une hauteur de 7 m.

remontent et produisent les chevelus racinaires en surface. De nombreux arbres possèdent des échasses (jusqu'à 4), leur production semble également rythmique.

L'espace occupé par ce système racinaire peut être schématisé par un cylindre de 5 cm de hauteur et de 3 à 4 m de diamètre, avec un cône renversé en son centre de 20 cm de profondeur correspondant au pivot et au départ des axes latéraux.

1.3. DANS UNE FRICHE DE 7 ANS

Le système racinaire du *Macaranga hurifolia* présente à 7 ans son expansion maximale (photogr. 2) :

Les pivots atteignent 40 cm de profondeur. L'axe 1 dont le diamètre peut avoisiner 20 cm, s'enfonce sur 15-20 cm et se poursuit par des pivots de remplacement beaucoup plus fins (réitérations traumatiques) de 3 à 5 cm de diamètre qui produisent quelques rares macrorhizes grêles élaborant peu de chevelus racinaires.

Les macrorhizes plagiotropes issus du pivot initial s'étendent jusqu'à 5 m du tronc. Leur diamètre peut atteindre 10 cm et leur section, au départ de l'axe 1, présente une forme plus haute que large.

A la face inférieure de ces axes et à proximité du tronc partent quelques racines verticales qui se comportent comme des phases pivotantes et que nous interpréterons comme des réitérations du système racinaire. Notons que ces réitérations ne sont pas traumatiques et qu'il ne leur correspond pas de réitération aérienne.

Les axes plagiotropes se ramifient plusieurs fois et produisent l'essentiel des chevelus racinaires à la périphérie, sous les enracinements des autres arbres et au niveau des accumulations de matière végétale en décomposition (souches, bois tombés...). Le trajet suivi par ces axes semble d'ailleurs déterminé par de tels sites.

Ainsi un macrorhize plagiotrope présente une double fonction :

- (1) l'exploration des zones superficielles du sol,
- (2) l'exploitation des sites riches en matière organique par la production de chevelus racinaires.

Les racines échasses sont bien développées, leur diamètre de base avoisine celui des macrorhizes plagiotropes souterrains. Leur section basale est également ovale, plus haute que large. La production d'échasses en ordre acropète est rythmique et aboutit le plus souvent à la formation de deux pseudoverticilles. Certaines sont initiées hors de la séquence acropète (déduction d'après leur faible diamètre et leur situation basse dans un pseudoverticille ou entre deux pseudoverticilles) et correspondent à des réitérations partielles du système racinaire.

Une échasse peut se ramifier avant d'atteindre le sol où elle produit (photogr. 2 et 3) :

- (1) De nombreux axes obliques s'enfonçant à 45° sur 30 cm qui initient de nombreux chevelus racinaires, d'autant plus que l'échasse est produite au voisinage d'un site riche en matière organique.

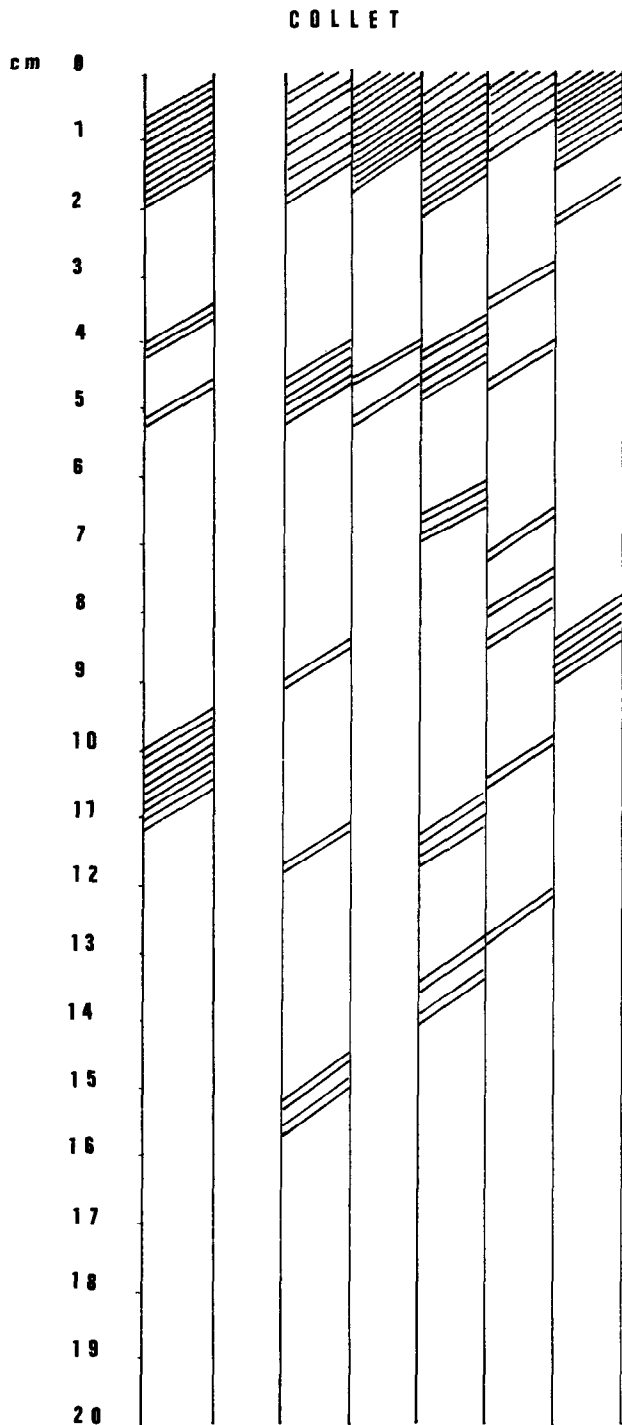


FIG. 9. — Friche de 3 ans : Illustration de l'initiation rythmique des macrorhizes plagiotropes à partir de la phase orthotrope racinaire. (Chaque racine latérale est représentée par deux traits).

(2) Quelques racines verticales qui s'enfoncent et se soudent aux racines verticales produites à la face inférieure des axes plagiotropes souterrains issus du pivot initial.

(3) Des axes horizontaux assez rares dont le comportement mime celui des axes plagiotropes souterrains.

Enfin, il est fréquent que l'échasse se soude à la face supérieure des macrorhizes souterrains et peut ainsi en accroître le débit (photogr. 3).

L'espace occupé par le système racinaire du *Macaranga hurifolia* peut être schématisé comme suit (fig. 10) :

Le système racinaire initial constitué par le pivot et les macrorhizes qui en sont issus, s'inscrit approximativement dans un cylindre d'environ 10 m de diamètre sur une hauteur de 10 cm avec, en son centre, un cône renversé de 40 cm de profondeur et 1 m de section basale correspondant au pivot et au départ des axes latéraux.

Les zones d'exploitation de ces racines s'étalent selon une couronne située entre 2 et 5 m du tronc (fig. 11).

A ce schéma s'ajoute l'espace du sol occupé par les échasses. Celles qui s'épanouissent dans le sol envahissent un volume de 50 cm de diamètre pour une profondeur de 30 cm (photogr. 2 et 3). Ces volumes se disposent entre les axes latéraux souterrains à proximité du tronc (fig. 11).

Enfin, la densité des réseaux racinaires est accrue par la présence de nombreuses anastomoses racinaires tant au niveau de l'individu qu'entre les individus.

1.4. EVOLUTION DE L'ENRACINEMENT

Sur le plan architectural, ce système racinaire se caractérise par un axe primaire orthotrope produisant de façon rythmique des axes secondaires plagiotropes. L'évolution de l'enracinement indique nettement que la production de tels axes est relativement limitée et est suppléée par la production de racines échasses à partir d'une phase orthotrope de tige. Le système racinaire du *Macaranga hurifolia* est donc du type *mixte* (Kahn, 1977) : phase racinaire orthotrope de production plagiotrope limitée, complétée par la production d'axes plagiotropes issus de tige.

Entre 6 mois et 3 ans, la profondeur des enracinement dans les deux friches reste voisine, légèrement inférieure dans la friche de 3 ans ce qui peut être dû à la nature des sols. Les différences les plus notoires entre ces deux stades sont les suivantes :

(1) Accroissement du diamètre des pivots qui, à 3 ans, sont plus trapus.

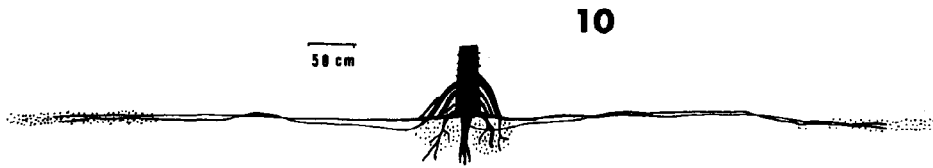


FIG. 10. — Friche de 7 ans : Schéma de l'occupation spatiale du système racinaire du *Macaranga hurifolia*. En pointillés sont représentées les zones de densité maximale en chevelus racinaires.

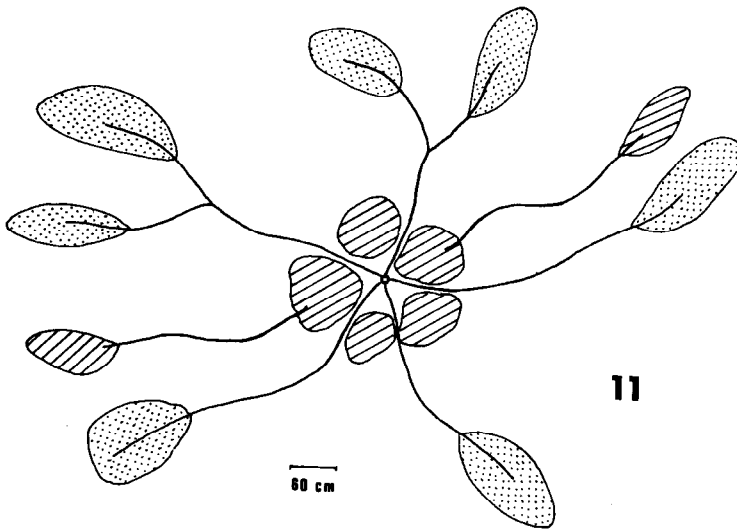


FIG. 11. — Friche de 7 ans : Représentation en plan des zones d'expansion et d'exploitation du sol par les échasses.

(2) Ces pivots, à 3 ans, sont souvent multifides ce qui résulte de la destruction du méristème apical initial et de la production de méristèmes de remplacement.

(3) Les macrorhizes plagiotropes s'épaississent et s'étendent jusqu'à 2 m du tronc, cependant que la production de tels axes s'avère limitée et se réduit à la formation d'un 2^e pseudoverticille.

(4) Des racines échasses sont produites; leur nombre, à 3 ans, est encore réduit et leur diamètre de l'ordre du centimètre.

(5) Des anastomoses racinaires interindividuelles s'établissent, ce qui est la conséquence de l'expansion des axes latéraux plagiotropes dans un peuplement quasi-monospécifique dense (cf. 2).

Au bilan, de 6 mois à 3 ans, l'enracinement se complique selon trois modes :

(1) Formation de pivots multifides par initiation de nouvelles phases racinaires orthotropes de remplacement et ainsi, possibilités nouvelles d'accroissement en profondeur.

(2) Accroissement de l'occupation spatiale, d'une part par extension des axes latéraux qui éloignent les zones d'exploitation du tronc, et d'autre part par la production de racines échasses.

(3) Formation des anastomoses racinaires qui augmente la densité de l'occupation spatiale du sol de la friche.

Ces processus s'accroissent jusqu'à 7 ans et aboutissent à une occupation maximale du sol par les systèmes racinaires :

— L'enracinement est plus profond, ce qui résulte du développement des pivots de remplacement. Le pivot initial, canalisant ces derniers s'est considérablement épaissi.

— Les macrorhizes plagiotropes du système primaire ont atteint leur taille maximale, la production de tels axes entre 3 et 7 ans, est très réduite.

— Enfin, les échasses se sont développées en taille et en nombre et envahissent l'espace proximal du tronc.

Il résulte du développement d'un tel système racinaire une occupation spatiale du sol importante qui est accrue par la formation de nombreuses soudures racinaires.

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

D'une part, la production d'axes latéraux 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 ; par ailleurs, la production de macrorhizes par cette phase orthotrope est limitée.

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

Une telle stratégie limite l'occupation spatiale du sol par les systèmes racinaires. La capacité d'élaboration d'axes latéraux par la phase orthotrope racinaire est limitée, et entre 3 et 7 ans, on assiste à un accroissement de ces axes mais non à une production de nouveaux axes. L'espace proximal du tronc ainsi libéré est conquis secondairement par les échasses, mais tant la considérable production racinaire d'une échasse (photogr. 2 et 3) que les nombreuses anastomoses racinaires entre les macrorhizes ont pour conséquence une occupation maximale de cet espace proximal qui interdit l'épanouissement de nouvelles échasses*.

Le système primaire ne croît plus et le système secondaire n'a plus de place pour s'épanouir. On atteint avec le *Macaranga hurifolia* les limites d'un enracinement de type mixte.

2. SOUDURES RACINAIRES INTERINDIVIDUELLES

2.1. DANS UNE FRICHE DE 3 ANS

Les premières anastomoses racinaires se rencontrent dans la friche de 3 ans. Le sol est abondamment parcouru par les macrorhizes plagiotropes des *Macaranga hurifolia* qui constituent un réseau où ces axes s'enchevêtrent les uns aux autres. Ce réseau n'a pas une

* La production des racines échasses semble dépendre des possibilités d'exploitation. Ainsi l'espace proximal étant saturé de racines, de nouvelles échasses ne sont pas élaborées. Par contre, si à proximité de la base du tronc, il y a des bois ou une souche en voie de décomposition, l'arbre peut présenter un pseudoverticille d'échasses supplémentaire dont les axes exploitent ces sites riches en matière organique.

densité constante sur toute la surface de la friche, il forme des taches de densité plus importante qui correspondent à des groupes d'arbres, la répartition des pieds de *Macaranga hurifolia* n'étant pas régulière.

Au niveau de ces zones plus denses, des anastomoses entre macrorhizes peuvent s'être formées. Le plus souvent, à ce stade, les axes s'enchevêtrent, s'attouchent mais ne sont pas encore soudés. Les îlots d'arbres reliés par des anastomoses racinaires seront appelés « cellules »*.

De l'analyse morphologique de ces réseaux, nous distinguerons deux types d'anastomoses :

(1) Les soudures racinaires précoces.

Il s'agit des premières soudures réalisées entre les différents systèmes racinaires des *Macaranga hurifolia*, elles correspondent donc à la formation des premières cellules.

La différence de taille entre l'arbre dominant et les arbres dominés dont la partie aérienne est généralement morte permet d'appréhender le rôle de drain de ces soudures racinaires et de décider de leur formation précoce (fig. 12 et 13). La partie aérienne des arbres dominés est morte, par contre leur système racinaire semble encore vivant (aspect du bois, chevelus racinaires), ce qui peut témoigner de leur assujettissement fonctionnel au système racinaire drainant.

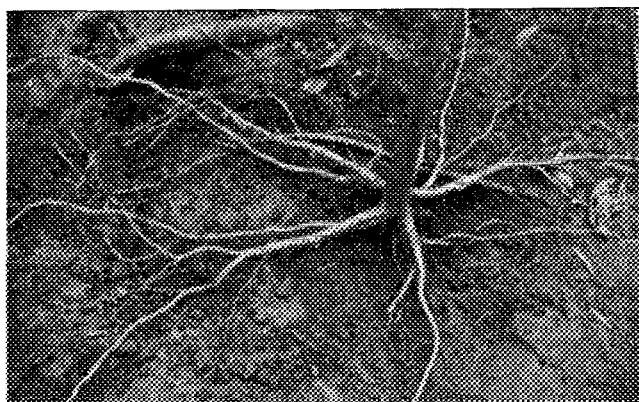
(2) Les soudures racinaires tardives.

Il s'agit d'anastomoses de formation récente ou en voie de constitution. Leur formation récente est évidente lorsque ces anastomoses concernent des racines échasses qui apparaissent postérieurement aux axes souterrains, et se développent alors même que des anastomoses entre ces derniers sont déjà constituées (fig. 14). D'autre part, pour les cellules où les arbres sont plus distants les uns des autres, il est probable que les anastomoses soient plus tardives comme l'indiquent leur faible nombre et leur développement limité ; dans ces cas, elles se réalisent principalement entre les arbres les plus proches (fig. 15).

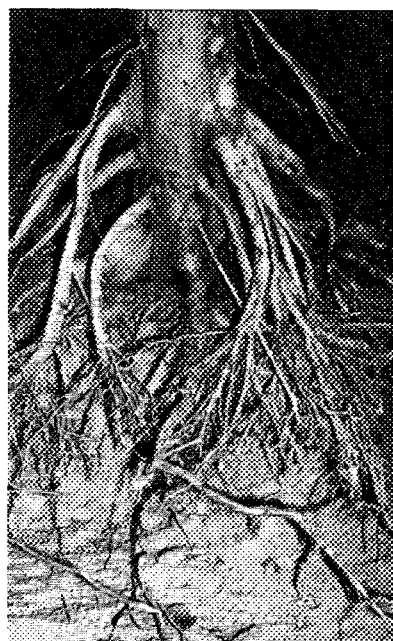
Enfin, la plupart des arbres à 3 ans ne présentent pas encore d'anastomose racinaire, mais d'étroits contacts entre les macrorhizes plagiotropes correspondent à la formation prochaine de telles soudures (fig. 16).

Au bilan, la formation des soudures racinaires résulte de la densité initiale du peuplement de *Macaranga hurifolia* et de l'aptitude des macrorhizes à s'anastomoser, ce caractère semble bien spécifique.

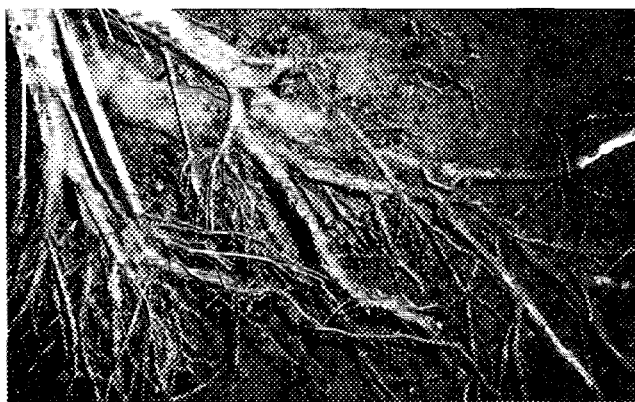
* Le terme « cellule » a été utilisé par Leroy-Deval (1973) pour décrire des phénomènes identiques dans les plantations de *Aukoumea gabonensis*. Nous l'employons donc ; il ne s'agit en aucun cas d'une définition, nous ne lui attribuons qu'une valeur descriptive.



1 : Système racinaire du *Macaranga hurifolia* dans la friche de 6 mois. (5 cm pour 0,8 m).



2 : Système racinaire du *Macaranga hurifolia* dans la friche de 7 ans. (3 cm pour 0,5 m).



3 : Comportement spatial des échasses et des macrorhizes souterrains du *Macaranga hurifolia* (1 cm pour 10 cm).

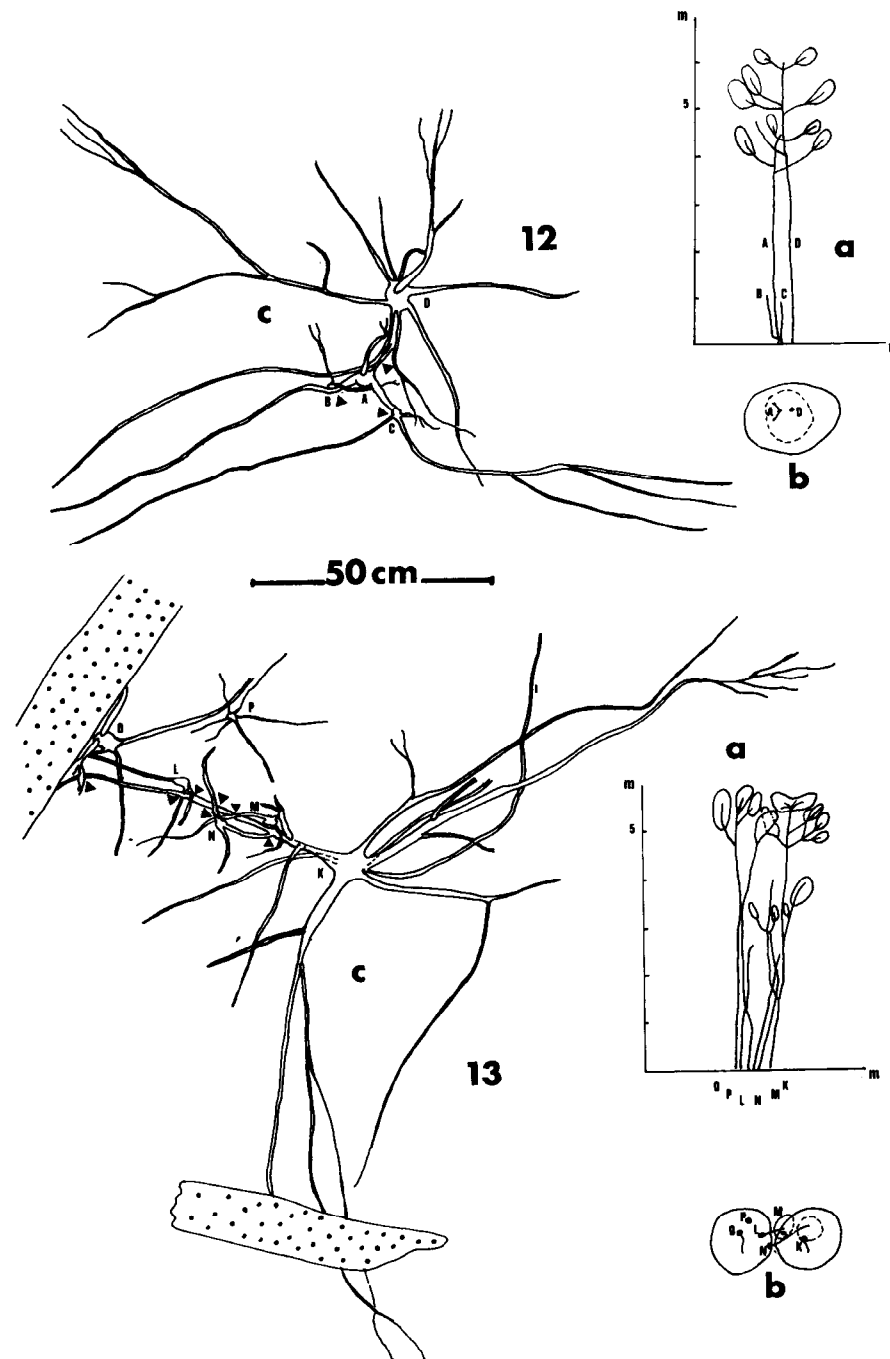


FIG. 12 et 13. — Anastomoses racinaires dans la friche de 3 ans : Cellule présentant des anastomoses racinaires précoces. a - structure aérienne; b - recouvrement foliaire; c - structure racinaire. La cellule de la fig. 12 est constituée d'un arbre A relié à deux souches B et C. Ces deux souches s'incorporent sur les axes latéraux de A. De même pour la cellule de la fig. 13, l'arbre K draine O,L,N,M, par un de ses axes latéraux, ce qui semble nettement bénéfique pour K au détriment de ces voisins.

Ces soudures racinaires sont d'autant plus précoces que les arbres sont plus rapprochés et par conséquent, elles sont liées non seulement à la densité du peuplement mais aussi à sa structure (répartition des arbres en îlots) (tabl. 1).

A 3 ans, la structure du peuplement est hétérogène bien que les arbres soient de même âge. La compétition résultant de la densité initiale du peuplement se traduit par la dominance de certains individus (art. 7).

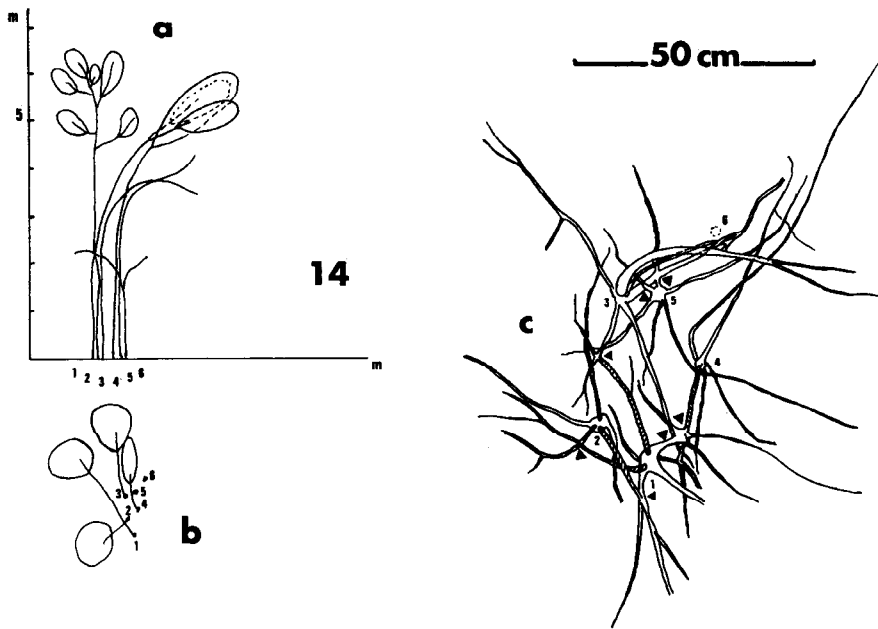


FIG. 14. — Anastomoses racinaires dans la friche de 3 ans : Cellule montrant des anastomoses précoces et tardives. La formation récente de ces dernières est évidente lorsque ces anastomoses concernent des racines échasses qui apparaissent postérieurement aux axes souterrains et se développent alors que des anastomoses entre ces derniers sont déjà constituées (les échasses sont marquées par des hachures).

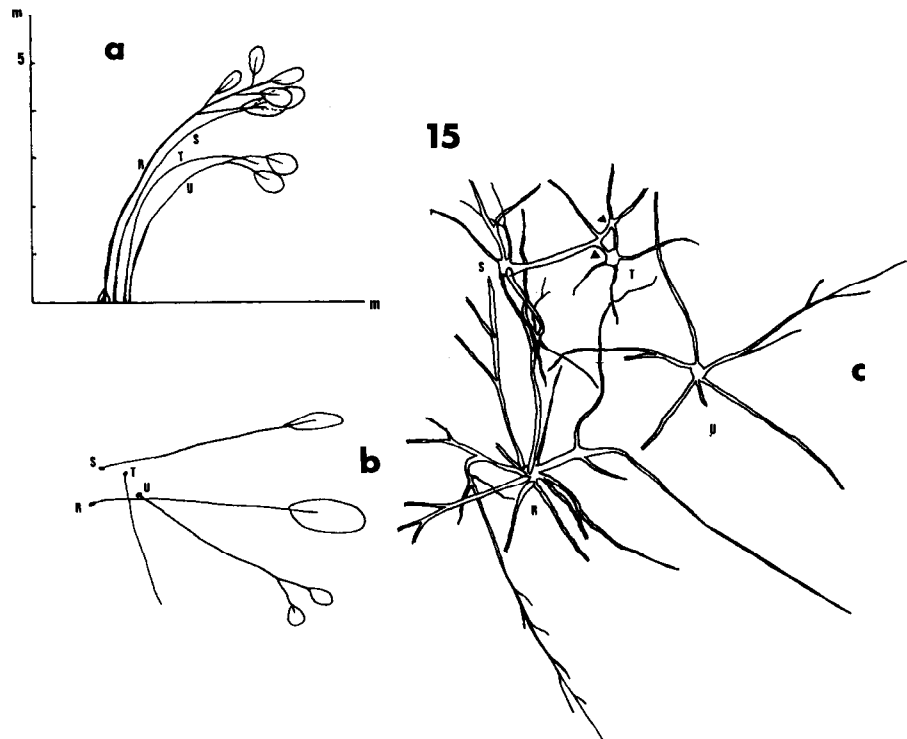


FIG. 15. — Cellule en voie de constitution ne présentant que très peu d'anastomoses racinaires. Les arbres sont plus distants les uns des autres, il est probable que ces anastomoses soient tardives comme l'indiquent leur nombre réduit. Ces quelques soudures sont cependant réalisées entre les arbres les plus proches de la cellule.

La présence de soudures racinaires accentue cette hétérogénéité structurale en favorisant le développement de certains arbres au détriment de ceux qu'ils drainent

par leur système racinaire. Ceci est particulièrement net dans le cas des anastomoses précoces où des arbres sont réduits à l'état de souche.

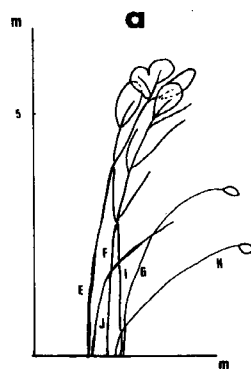
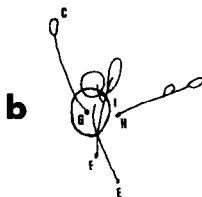


FIG. 16. — Friche de 3 ans. Formation d'une cellule : il n'y a pas d'anastomose racinaire mais de simples accolements entre macrorhizes. Dans ce cas, les arbres sont également plus éloignés les uns des autres que dans les cellules à soudures précoces (tabl. 1).



Notons que dans les cellules des fig. 15 et 16, bien qu'il n'y ait pas ou peu d'anastomoses racinaires, la structure des îlots de *Macaranga hurifolia* est déjà fortement hétérogène. Ces anastomoses racinaires vont amplifier les effets de la compétition intense qui résulte de l'importante densité initiale du peuplement.

2.2. DANS UNE FRICHE DE 7 ANS

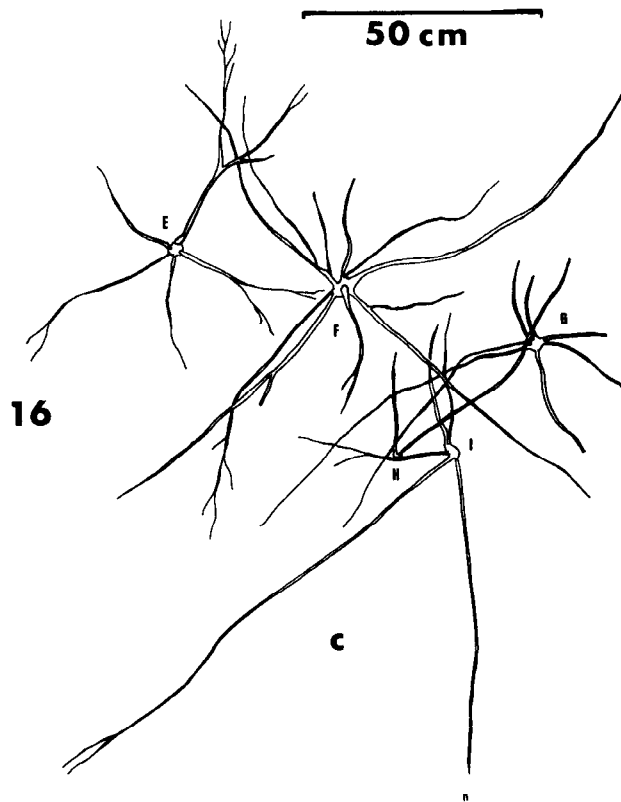
Ce peuplement de *Macaranga hurifolia* présente des cellules complexes* avec des troncs de forte taille reliés entre eux par de nombreuses anastomoses racinaires, des cellules simples* constitué d'un arbre de bon diamètre relié à un ou deux pieds de diamètre plus faible, parfois morts, et enfin, des arbres isolés, vivants ou morts, de fort ou de faible diamètre.

(1) Cas des cellules complexes.

Ces cellules semblent résulter de soudures précoces (réalisées entre macrorhizes souterrains) compliquées de soudures tardives (réalisées entre échasses, et, entre échasses et macrorhizes souterrains) dont l'évolution aboutit à un enchevêtrement racinaire important et une intense occupation spatiale du sol, en particulier dans l'espace proximal des troncs (photo 5).

Tant la complexité de la trame racinaire que l'hétérogénéité de la structure aérienne de ces cellules ren-

* Les termes « cellule complexe » et « cellule simple » ne sont pas des définitions, nous les utilisons pour agencer la description et atteindre une meilleure compréhension des phénomènes.

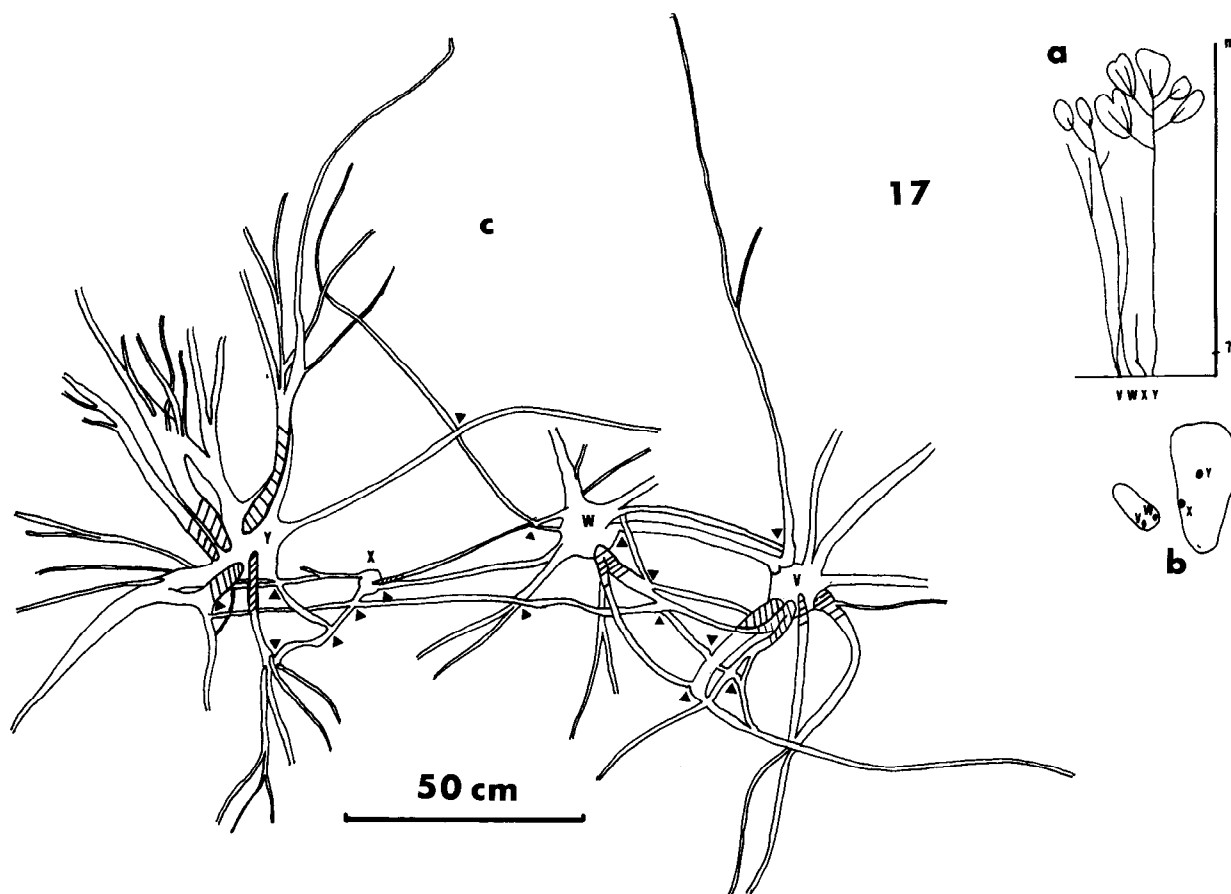


dent impossible la déduction des sens des drainages d'un arbre à l'autre (fig. 17).

(2) Cas des cellules simples.

Ces cellules sont constituées de deux individus au stade observé, à 7 ans. Elles ont pu antérieurement comporter un plus grand nombre d'arbres qui par la suite ont périclité (à 3 ans, certaines cellules (fig. 13) incorporaient déjà plusieurs souches). Dans certains cas (fig. 18), les deux individus sont vivants, l'un de taille plus importante; dans d'autres cas (fig. 19), l'un des individus est mort et réduit à l'état de souche.

Pour ces cellules, tant la différence de taille et de vigueur entre les arbres que la physionomie des anastomoses racinaires permettent de décider de l'exploitation d'un arbre par un autre. Cependant, lorsque les arbres s'anastomosent réciproquement, il paraît difficile d'affirmer la dominance fonctionnelle de l'un sur l'autre. Le bénéfice des anastomoses est plus ou moindre pour l'un ou l'autre des deux antagonistes dont les diamètres, s'ils sont inégaux, sont toujours inférieurs à ceux des plus grands arbres de la friche. Il en résulte que de telles anastomoses à bénéfices réciproques (peut-être inégal) limite l'expansion de chacun des individus.



Anastomoses racinaires dans la friche de 7 ans (fig. 17 à 21).

FIG. 17. — Cellule complexe. a - structure aérienne; b - recouvrement foliaire; c - structure racinaire.

Cette cellule complexe est constituée de quatre arbres dont les racines s'anastomosent tant et si bien qu'il est difficile de concevoir les sens des flux de sève : Les axes racinaires de V interceptent ceux de W, de X et de Y. Des relations s'établissent entre W et X, et X et Y, et il existe une soudure entre W et Y. Les systèmes racinaires les plus développés sont ceux de V et de Y. Ce dernier élabore un important système latéral sur la face externe de la cellule. Au niveau aérien, Y est dominant, V est mort, W dégénère (port penché, arbre très peu feuillé), X est réduit à l'état de souche. Y est l'individu le plus isolé de la cellule et le mieux développé : les nombreuses anastomoses entre V et W et la compétition qui s'ensuit entre ces deux arbres semble avoir joué au profit de Y. (Les hachures marquent la base des racines échasses).

Au bilan, l'étude morphologique des cellules complexes ne nous permet pas de conclure sur la signification fonctionnelle des soudures racinaires. Alors que celle des cellules simples indique un drainage efficace ou qui a été efficace quand l'un des arbres anastomosé est mort, et à un drainage faible ou réciproque, quand les deux arbres sont vivants.

Ces cellules simples constituées de deux arbres permettaient de tester ces conclusions par l'utilisation de marqueurs radioactifs.

Le marqueur radioactif utilisé en raison de sa courte période est l'isotope P32 du phosphore. Nous disposions d'une solution de 25 mCu pour un volume de 25 cm³.

Un dégagement de l'anastomose permet de reconnaître l'arbre drainant de l'arbre drainé. L'injection se fait dans la ou les racines de l'arbre drainé, au-delà de l'anastomose. Elle est pratiquée à l'aide d'une seringue de 10 cm³, un fin scalpel permet de faire une ouverture dans la racine qui, après l'injection, est bouchée avec de la pâte à modeler. Le prélèvement a lieu 24 heures après l'opération.

Ce test a été pratiqué sur deux cellules :

(1) Une cellule constituée de deux arbres vivants, de même hauteur, l'un (A) de 12 cm de diamètre, l'autre (B) de 6 cm de diamètre. Une échasse de (A) capte deux racines de (B). Le diamètre plus important du premier ainsi que la forte taille de son échasse

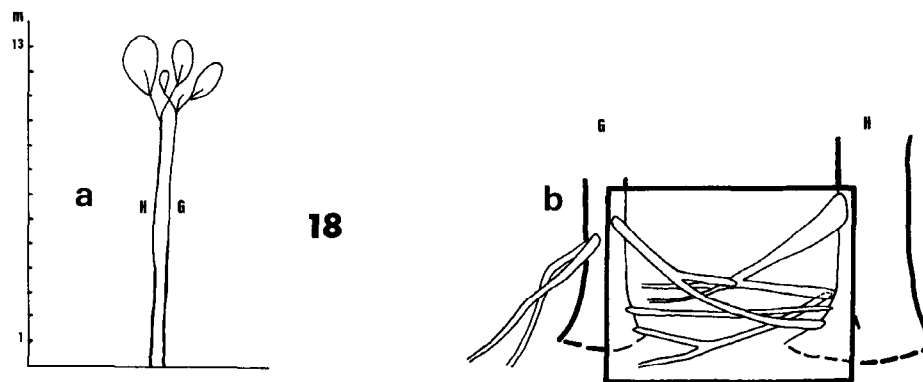


FIG. 18. — Cellule simple. a - structure aérienne; b - relations entre les axes racinaires des deux arbres. Cette cellule est constituée de deux arbres reliés d'une part par les macrorhizes du système primaire et d'autre part par les échasses. La morphologie des axes racinaires indique que H draine G par ses macrorhizes souterrains tandis que G puise dans H par ses échasses. Il est évidemment délicat de conclure sur la chronologie de ces processus, seules la taille des racines et la physionomie de l'impact au niveau des soudures permet cette approximation. Toujours est-il que H a un diamètre supérieur à celui de G et que les deux arbres sont vivants. Nous pensons que H en drainant G a ralenti sa croissance cependant que ce dernier puisant dans H par ses échasses a pu survivre.

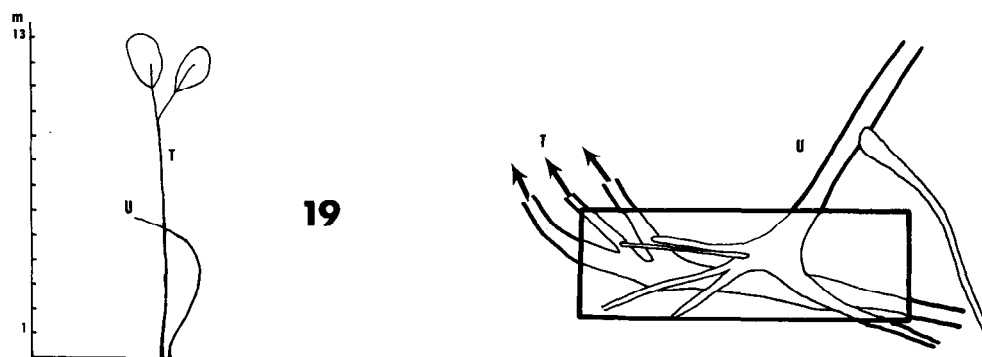


FIG. 19. — Cellule simple constituée de deux arbres : U est mort, drainé à sa base par les macrorhizes de T.

nous ont conduit à considérer cette racine comme drain des deux axes de (B). En conséquence, l'injection a été pratiquée dans les deux racines de (B) (fig. 20). Nous avons injecté 15 cm³ de solution. Au bout de 24 heures, les prélèvements ont été effectués comme suit :

- sur l'échasse en deçà de la soudure;
- sur le tronc de (A) à 50 cm, 100 cm et 150 cm de l'émergence de l'échasse (fig. 20).

Lors de l'analyse, les fragments ont été répartis en deux lots, ceux provenant du tronc et ceux provenant de la racine.

(2) Une cellule (fig. 21) constituée de deux arbres, l'un vivant (C), et l'autre mort (D) de diamètres respectifs 9 et 5 cm. (C) draine (D) directement au niveau du collet par un macrorhize plagiotrope. L'injection

est donc pratiquée dans le pivot de (D), à 5 cm sous l'anastomose racinaire. Cet axe pivotant par l'aspect de son bois paraît bien vivant. 10 cm³ de solution sont injectés et les prélèvements sont effectués comme précédemment.

Les résultats portent sur deux séries de comptage effectués respectivement sur deux lots d'échantillons :

Cas de la cellule 1

Coups/mn	Moyenne des comptages Lot 1	Moyenne des comptages Lot 2	Total Lot 1 et Lot 2
TRONC	1908	1195	3103
RACINE	1705	1209	2914

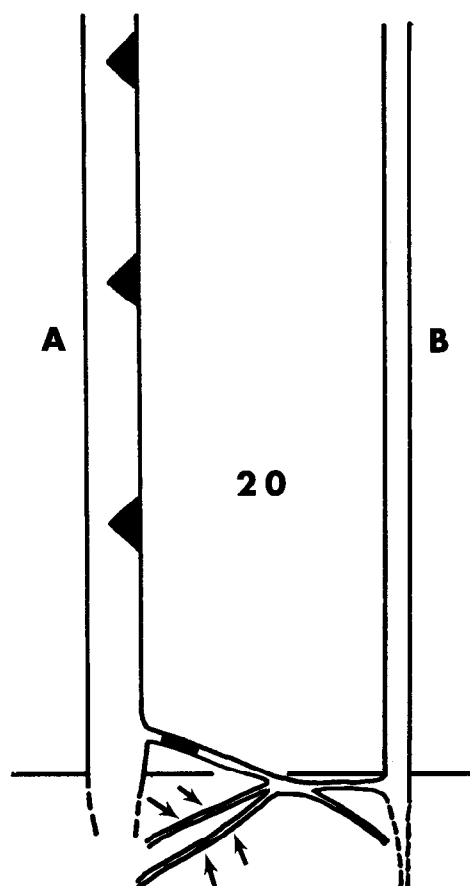


FIG. 20. — Cellule 1 : injection et prélèvements.

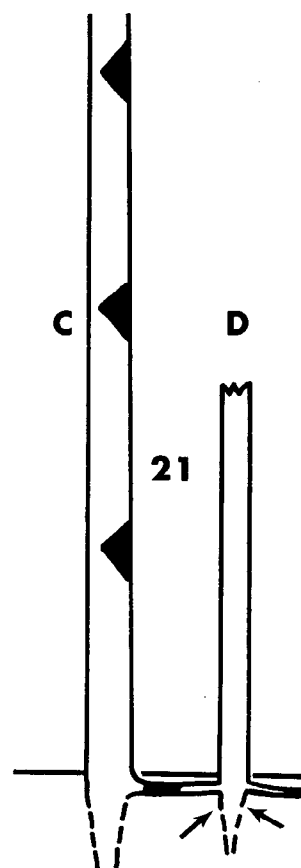


FIG. 21. — Cellule 2 : injection et prélèvements.

Le taux de radioactivité mesurée est faible. Le passage des flux de sève dans l'anastomose, s'il est possible, n'est pas efficace. Le drainage de (B) par (A) existe donc, mais est faible.

Cas de la cellule 2

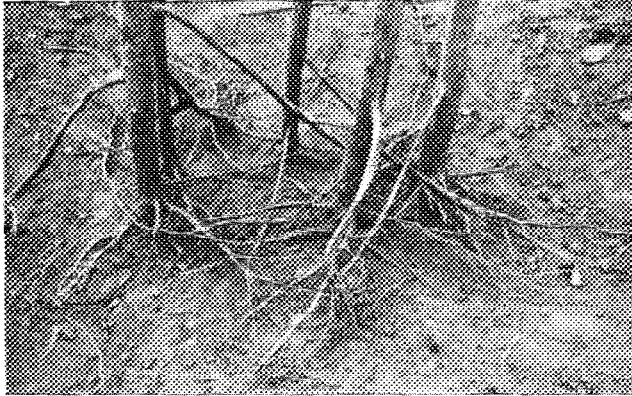
Coups/mn	Moyenne des comptages Lot 1	Moyenne des comptages Lot 2	Total Lot 1 et Lot 2
TRONC	11525	7625	19150
RACINE	64937	94024	158961

Le taux de radioactivité mesurée dans (C) est très fort : au niveau de la racine, il est 50 fois supérieur à celui recueilli dans (A), et 6 fois supérieur au niveau du tronc.

Il en résulte :

- (1) Que la souche (D) assure le transfert des éléments.
- (2) Que (C) incorpore le système racinaire de la souche (D) à son propre système. Leroy-Deval (1973) a trouvé le même phénomène chez l'okoumé.
- (3) Qu'après un délai de 24 heures, la solution radioactive est essentiellement concentrée dans la racine de (C). Une fraction de cette solution est en transfert au niveau du tronc. La lenteur de ce transfert peut résulter du fait que la manipulation a été effectuée durant la pleine saison des pluies (juin 1976).

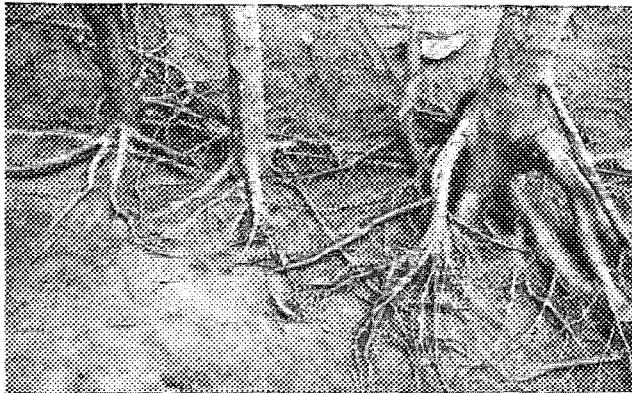
Au bilan, les anastomoses racinaires sont fonctionnelles et l'intensité des flux de sève varie selon les rapports entre les individus : elle est extrêmement faible dans la cellule 1 constituée de deux arbres vigoureux où les drainages respectifs se concurrencent au niveau de l'anastomose, très forte pour la cellule 2 où un arbre exploite le système racinaire d'une souche.



4



5



6



7

4 : Cellule de *Macaranga hurifolia* dans la friche de 3 ans (cf. fig. 14). (4 cm pour 50 cm).

5 : Cellule de *Macaranga hurifolia* dans la friche de 7 ans (cf. fig. 17). (5 cm pour 1 m).

6 et 7 : Densité des réseaux de macro-rhizes anastomosés dans la friche de 7 ans. (1 cm pour 10 cm).

Il faut souligner que cette différence peut être accentuée du fait que, dans la cellule 1, les anastomoses concernent les axes du système latéral, alors que, dans la cellule 2, le drainage de (C) s'effectue à la base du pivot de (D).

Enfin, nous n'avons pas procédé à une étude histologique de ces soudures racinaires. Cependant, plusieurs observations anatomiques nous conduisent à penser qu'il existe de nombreux intermédiaires, du simple accollement de deux racines à la fusion de leur bois. Lorsque les soudures interviennent entre deux macrorhizes de bonne taille, elles sont toujours intimes, ce qui se traduit d'ailleurs sur la physionomie externe de l'anastomose. C'est le cas des structures testées par les traceurs radioactifs.

2.3. RÔLE DES SOUDURES RACINAIRES DANS LA DYNAMIQUE STRUCTURALE DU PEUPEMENT

Ces peuplements de *Macaranga hurifolia* se caractérisent par leur densité et leur quasi-monospécificité. Ainsi, le fait essentiel de leur dynamique est la compétition intervenant précocement entre les arbres de cette espèce. Elle a pour conséquence l'élimination de nombreux arbres et donc une diminution de la densité initiale (tabl. I et II) ce qui permet aux individus d'acquérir une expansion racinaire plus vaste.

Le rôle direct des soudures racinaires dans ce processus se réalise à deux niveaux :

(1) Dans les stades jeunes, à 3 ans, et dans certaines cellules à 7 ans, un arbre peut drainer efficacement

TABLEAU I

DISTANCE ENTRE LES TRONCS DES ARBRES DE DIFFÉRENTES CELLULES DE LA FRICHE DE 3 ANS

Soudures précoces :		Soudures tardives :	
(1)	A-D : 15 cm	(2)	T-U : 32 cm
	A-B : 9 cm		U-R : 46 cm
	B-C : 10 cm		S-R : 45 cm
	C-A : 7 cm		S-T : 20 cm
	<u> </u>		<u> </u>
	m : 10 cm		m : 36 cm
	1-3 : 34 cm		E-H : 62 cm
	1-2 : 12 cm		H-I : 10 cm
	1-4 : 20 cm		G-I : 30 cm
	3-4 : 15 cm		F-G : 43 cm
1-5 : 8 cm	F-E : 37 cm		
<u> </u>	<u> </u>		
m : 18 cm	m : 36 cm		
	7-8 : 35 cm		
	8-9 : 46 cm		
	7-9 : 45 cm		
	<u> </u>		
	m : 42 cm		

TABLEAU II

DISTANCE ENTRE LES TRONCS DES ARBRES DE QUELQUES CELLULES DE LA FRICHE DE 7 ANS

Cellules complexes :		Cellules simples :	
(2)	V-W : 45 cm	(2)	H-G : 45 cm
	X-W : 42 cm		E-F : 55 cm
	W-Y : 65 cm		R-P : 56 cm
	X-Y : 30 cm		P-O : 110 cm
	<u> </u>		R-O : 92 cm
	m : 45,5 cm		<u> </u>
	B-C : 48 cm		m : 86 cm
	C-A : 38 cm		
	B-A : 88 cm		
	<u> </u>		
m : 58 cm			

(1) Cette cellule réalise des soudures tardives qui résultent non pas de l'éloignement des arbres mais de l'intégration des racines échasses au réseau anastomosé déjà existant.

(2) Ces cellules ne sont pas figurées.

son ou ses voisins et, après la mort de ces derniers, accroître son système racinaire par annexion de ceux des souches qui restent vivantes.

Ces anastomoses contribuent alors à accroître la rhizosphère d'un arbre et accentuent la dégénérescence de certains individus.

(2) Lorsque les anastomoses entre deux ou plusieurs arbres sont telles que les drainages s'effectuent à double sens (cas de certaines cellules simples et des cellules complexes), la compétition s'établit entre les arbres de la cellule au détriment de chacun des constituants dont le potentiel de croissance face à celui des arbres isolés peut être ainsi réduit, ce qui accuse l'hétérogénéité structurale du peuplement.

Les anastomoses racinaires ont également un rôle indirect dans la mesure où elles augmentent la densité des réseaux de macrorhizes au sein de la cellule (photogr. 6 et 7). Le sol est totalement occupé et les échasses ne peuvent s'y épanouir, ce qui limite d'autant plus cet enracinement de type *mixte*. En fait, les échasses ne s'épanouissent qu'à la périphérie de la cellule.

Cependant, ce rôle des anastomoses racinaires dans l'occupation spatiale du sol n'a pas qu'un effet négatif : les soudures qui s'établissent entre échasses et macrorhizes souterrains du système d'exploitation distale

contribuent à augmenter le drainage de ce système. Ces échasses soudées présentent alors un rôle analogue aux contreforts (Kahn, 1977) et peuvent dans une certaine mesure suppléer à la déficience de ces axes : elles participent indirectement au travers des anastomoses racinaires à l'extension du système distal en permettant un débit accru.

Manuscrit reçu au Service des Publications de l'O.R.S.T.O.M. le 4 décembre 1978.

BIBLIOGRAPHIE

Nous ne présentons pas ici une bibliographie relative aux anastomoses racinaires car elles ne constituent pas le sujet essentiel de ce travail. Nous nous sommes efforcés de saisir leur signification dans l'évolution de l'enracinement et de la structure du peuplement de *Macaranga huriifolia*.

KAHN (F.), 1977. — Analyse structurale des systèmes racinaires des plantes ligneuses de la forêt tropicale dense humide. *Candollea*, 32, (2) : 321-358.

LEROY-DEVAL (J.), 1973. — Les liaisons et anastomoses racinaires. *Bois et Forêt de Tropiques*, n° 192 : 37-49.