

STRATÉGIES D'OCCUPATION DU MILIEU SOUTERRAIN PAR LES SYSTÈMES RACINAIRES DES ARBRES

Claire ATGER * et Claude EDELIN*

Dans la nature, les populations végétales sont soumises à un système de partage ou de concurrence pour l'espace vital et ses ressources (Caldwell, 1987). Dans le milieu souterrain, où le volume du sol explorable est contraignant, de telles interactions sont nombreuses et dépendent d'abord de la forme des systèmes racinaires ; celle-ci peut favoriser la complémentarité entre espèces ou provoquer leur compétition (Cody, 1986 ; Caldwell, 1987). Chez certaines espèces (*Aucoumea klaineana*, *Pinus strobus*), l'existence d'anastomoses entre racines permet même le regroupement d'individus. Elles instaurent entre eux une hiérarchie, ou favorisent la survie de souches dans un espace vacant au niveau aérien (Bormann & Graham, 1959 ; Leroy-Deval, 1973 ; Basnet *et al.*, 1993). D'une manière générale, le développement racinaire peut conduire à deux situations (Bungsen *in* Hermann, 1977 ; Caldwell, 1987) : une exploration extensive du sol qui s'effectue par la périphérie du système ou une exploration et une exploitation intensives du sol dans laquelle tout le système racinaire intervient.

Pour comprendre les stratégies d'occupation du milieu par les espèces, il faut tenir compte de toutes les interactions qui se produisent entre les racines et connaître notamment : leur mode de distribution dans le sol, la forme et l'évolution des systèmes racinaires, ainsi que leurs capacités de recouvrement, d'exclusion, ou de fusion. Parmi tous les paramètres à prendre en compte dans cette approche, l'aptitude à la réitération est importante. On sait en effet que lors de la mise en place de l'écotope d'un arbre, qui détermine la place et le rôle de l'individu dans la structuration et la dynamique forestière, la réitération joue un rôle essentiel (Oldeman, 1974). Par les changements considérables qu'elle induit sur la forme de l'arbre, elle modifie les caractéristiques de l'environnement, notamment au niveau des ressources en lumière, et affecte la compétition entre les individus.

Dans les systèmes racinaires, la production tardive de racines réexploitant la proximité du tronc a été mise en évidence par Lyford et Wilson (1964), Kolesnikov (1976), puis interprétée par Kahn (1983) et Oldeman (1990) comme le résultat de la réitération de l'appareil racinaire. Cependant les recherches récentes que nous avons effectuées sur les modalités réitératives des racines (Atger, 1992 ; Atger & Edelin, 1994) apportent des éléments nouveaux sur les possibilités d'interactions

* Laboratoire de botanique, Université Montpellier II, URA 327 du CNRS, 163 rue A. Broussonet, F-34000 Montpellier.
Publication n° 94-098 de l'Institut des Sciences de l'Evolution (URA 327 CNRS).

dans l'espace souterrain. L'objet de cet article est de faire état de ces nouvelles informations. Dans un premier temps nous montrerons comment peut se produire la réitération racinaire chez trois espèces arborescentes, puis nous discuterons du rôle de ces modalités réitératives dans l'occupation du milieu.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

1) MATÉRIEL

Les trois espèces étudiées sont *Laetia procera* Loeffl. (Flacourtiaceae), *Cecropia obtusa* Tréc. (Cecropiaceae) et *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae). Les deux premières appartiennent à la forêt tropicale humide de basse altitude du massif des Guyanes. Ces deux espèces pionnières sud-américaines germent en mélange dans les trouées (chablis en forêt, zones déforestées ou bords de piste). Nous avons étudié leur architecture sur la piste de Saint-Elie (5°N, 53°W), station de recherches ORSTOM-CIRAD Forêt en Guyane française. La troisième espèce est de région tempérée. Sa régénération est spontanée sur les bords des cours d'eau périodiquement inondés en région méditerranéenne. Nous l'avons étudiée sur les bords du Lez aux environs de Montpellier dans le midi de la France.

Nous avons choisi ces espèces parce que l'architecture de leur couronne avait déjà été analysée ou était en cours d'étude. Ce choix nous a permis :

— de sélectionner les individus en fonction du degré de développement et du stade architectural atteint par leur couronne,

— de comparer des architectures racinaires développées dans un même environnement,

— d'obtenir une vision intégrée de l'architecture et du développement de la plante entière

— de comparer les principes généraux d'édification des parties racinaires et caulinaires de ces arbres.

Nous avons analysé, pour chaque espèce, une trentaine de sujets d'âge et de développement divers, de la plantule à l'arbre adulte portant éventuellement ses premières branches maîtresses.

2) MÉTHODES

L'excavation des systèmes racinaires

La méthode d'excavation se rapproche de celle utilisée par les archéologues. L'ensemble du système racinaire est dégagé, du pivot jusqu'à l'extrémité de chacune de ses racines latérales, par tranches horizontales successives. Ainsi chaque racine rencontrée est dégagée de son point d'insertion jusqu'à son apex, à l'aide d'outils rudimentaires (fourchette, grattoir de jardinier, piochon) ou plus sophistiqués (pompe à eau, nettoyeur haute pression).

L'analyse architecturale et ses concepts

L'analyse architecturale d'un appareil racinaire ou caulinaire consiste à mettre en évidence et à décrire d'une part sa structure élémentaire ou Unité Architecturale et d'autre part sa répétition éventuelle ou Rétération (Oldeman, 1974).

Pour connaître l'Unité architecturale du système racinaire on identifie les différentes catégories de racines qui le constituent et leur disposition relative. Les propriétés prises en compte pour identifier ces catégories sont leur longueur, leur diamètre, leur forme, les caractéristiques de leur écorce, leur direction de croissance, leur symétrie, leurs modalités de ramification. On prend également en compte la position de chaque racine (A_n) sur la section de la racine porteuse (A_{n-1}), l'angle qu'elles forment et la distance séparant leurs points d'origine.

Identifier la réitération dans le système racinaire consiste à y déceler une répétition, tout ou partie, de l'Unité architecturale. La portion réitérée ou « réitérat » est définie par l'architecture qu'elle reproduit et son ordre de génération : un réitérat reproduisant la totalité du développement et de l'architecture exprimés par la racine primaire (A_1) est appelé réitérat total (A_1'). Il peut porter des réitérats totaux de 2^e génération, (A_1''), ces derniers pouvant porter à leur tour des réitérats totaux de 3^e génération (A_1''') etc. Un réitérat reproduisant l'architecture d'une racine latérale A_2 est appelé réitérat partiel, A_2' , A_2'' , A_2''' etc. On prend en compte également sa localisation dans le système ramifié et le moment où il apparaît : lorsqu'un réitérat se forme sur une portion de racine déjà ancienne on parle de réitération proleptique ou différée ; quand il se développe en même temps que son axe porteur il s'agit d'un réitérat sylleptique ou immédiat.

L'ontogenèse du système racinaire et les processus de croissance qui l'accompagnent, sont déduits de l'étude comparée de l'architecture d'une série d'individus d'âge et développement croissants.

RÉSULTATS

Nous décrivons ici l'architecture élémentaire des appareils souterrains de ces trois espèces puis les principales modifications induites par la réitération de leur architecture élémentaire.

*L'architecture élémentaire du système racinaire de *Laetia procera**

Le système racinaire de cette espèce est pivotant, constitué de sept catégories racinaires.

Le pivot, A_1 , est ligneux, de forme conique (Fig. 1a). Son orientation de croissance est verticale. A une vingtaine de centimètres de profondeur, sa trajectoire devient brusquement horizontale et il s'interrompt rapidement. Sa symétrie est radiale. Il porte une couronne de racines latérales superficielles, A_2 , et, en profondeur des racines latérales faiblement développées distribuées de façon plus éparse.

Les racines de surface, A_2 , sont horizontales, ligneuses, et coniques dans leur région basale (Fig. 1b). Elles deviennent rapidement cylindriques à une cinquantaine de centimètres de leur point d'origine. Elles sont pérennes et couvrent un

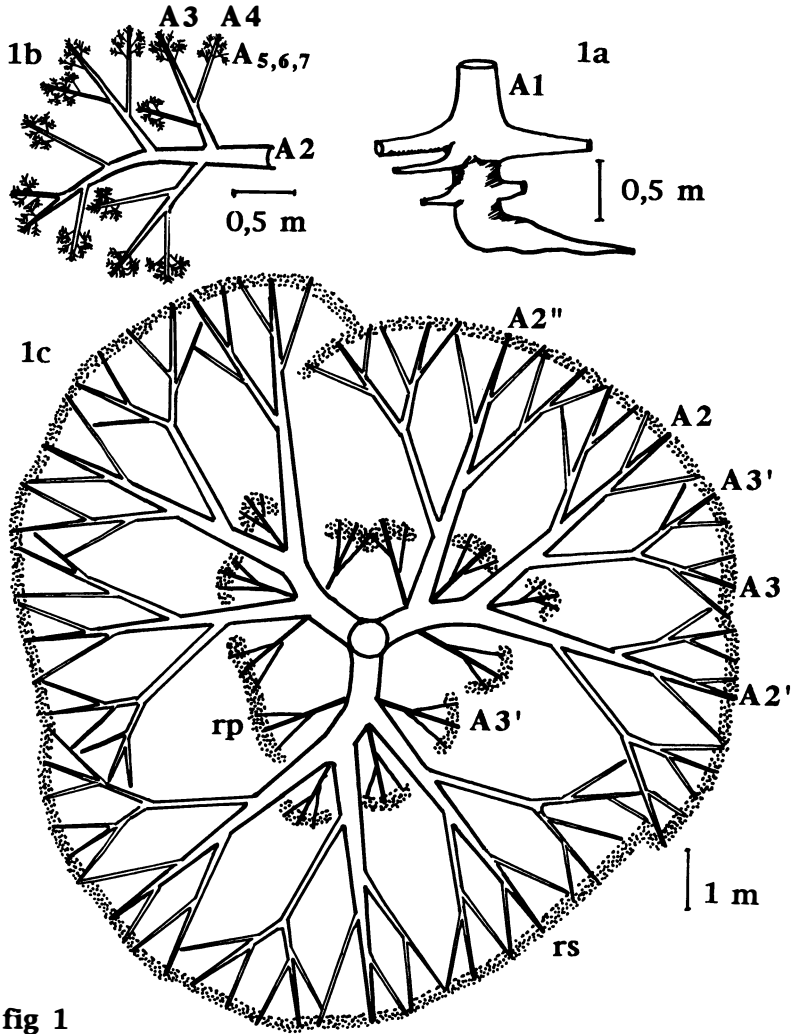


fig 1

Figure 1. — Unité architecturale et réitération racinaire chez *Laetia procera*. 1a : Représentation de profil de la région centrale du système racinaire. 1b : Projection plane des racines horizontales du jeune arbre. 1c : Projection plane du système racinaire réitéré de l'arbre adulte. La réitération proleptique est représentée en noir. rp : réitération proleptique. rs : réitération sylleptique. La zone grisée figure la localisation des racines absorbantes les plus périphériques A5, A6, A7.

rayon de trois mètres environ autour de la racine primaire. Leur symétrie est bilatérale et elles portent deux rangées de racines latérales éparses, A3, distantes d'une cinquantaine centimètres au plus, les unes des autres. Ces A3 s'élaguent à long terme et la région centrale du système en est dépourvue dans un rayon de cinquante centimètres à un mètre autour du pivot.

Ces formations latérales A3, s'étendent à l'horizontale sur un mètre de longueur. Elles forment avec l'axe porteur un angle légèrement supérieur à 45°. Elles sont ligneuses, de un centimètre de diamètre et ont la forme d'une corde. Elles portent deux rangées de racines latérales éparses, A4, distantes d'une vingtaine de centimètres au plus les unes des autres.

Les A4, horizontaux, d'une cinquantaine de centimètres de longueur, sont caducs. Ils sont ligneux, grêles, de 3 à 4 millimètres de diamètre. Ils portent deux rangées de racines latérales, A5, densément réparties vers leur extrémité distale.

Ces racines, A5, sont courtes, dépourvues de bois et d'écorce. Elles s'étendent à l'horizontale sur une quinzaine de centimètres de longueur. Elles donnent naissance à deux rangées de radicelles blanches de quelques centimètres de longueur portant latéralement de petits apex très courts et non ramifiés. Ces trois derniers types racinaires forment des ensembles densément ramifiés, non ligneux constituant le chevelu racinaire caduc de cette espèce.

La réitération dans l'appareil racinaire de Laetia procera

L'appareil racinaire de l'arbre adulte couvre un rayon de 5 à 6 mètres autour du collet (Fig. 1c). Il se déploie largement dans toutes les directions du plan horizontal. Les A2 de 6 à 8 centimètres d'épaisseur à l'origine ont un diamètre qui diminue considérablement sur leur 2 à 3 premiers mètres. Dans cette zone chaque racine A2, donne naissance à une ou deux fourches. Chaque fourche est constituée de l'axe A2 et d'une de ses racines latérales. Cette dernière montre un diamètre, une longueur et un degré de ramification supérieurs à ceux des autres A3 du système. Sa forme est conique, ses racines latérales en forme de corde développent des axes ligneux grêles portant le chevelu. Cette formation latérale réitère l'architecture de l'axe qui lui donne naissance. Ce processus de réitération reposant sur la différenciation d'une formation latérale touche également la périphérie du système. Un petit nombre des A4 les plus périphériques forment des fourches avec les A3 qui leur donnent naissance et en réitèrent l'architecture.

Une autre forme de réitération affecte également la région centrale du système racinaire. Une nouvelle génération de racines, A3, apparaît *de novo* à la face supérieure des A2 au niveau de leurs fourches. Ces réitérats partiels, A3', forment avec l'axe porteur un angle fermé et sont entourés d'une cicatrice profonde témoignant de leur développement tardif.

L'architecture élémentaire de Cecropia obtusa

Le système racinaire de cette espèce est pivotant, constitué de sept catégories de racines.

Le pivot, A1, est ligneux, trappu, conique, vertical (Fig. 2a). Il ne dépasse pas soixante centimètres de longueur. Sa symétrie est radiale et il porte en surface une couronne de racines horizontales, A2 et en profondeur des racines verticales distribuées de façon plus éparses.

Les racines de surface A2, sont ligneuses, coniques, de trois centimètres de diamètre (Fig. 2b). Elles s'étendent sur trois à quatre mètres autour du pivot en montrant une diminution progressive de leur section. Leur symétrie est radiale et elles sont dorsiventrals. Elles portent sur leur premier mètre, une rangée de petits axes verticaux largement espacés et insérés à leur face inférieure. Ces racines

pivotantes faiblement ramifiées sont identiques à celles portées en profondeur par la racine primaire. Au delà de cette zone, les A2 portent deux rangées de racines latérales horizontales, A3, souvent groupées par deux, de façon sub-opposées. Ce

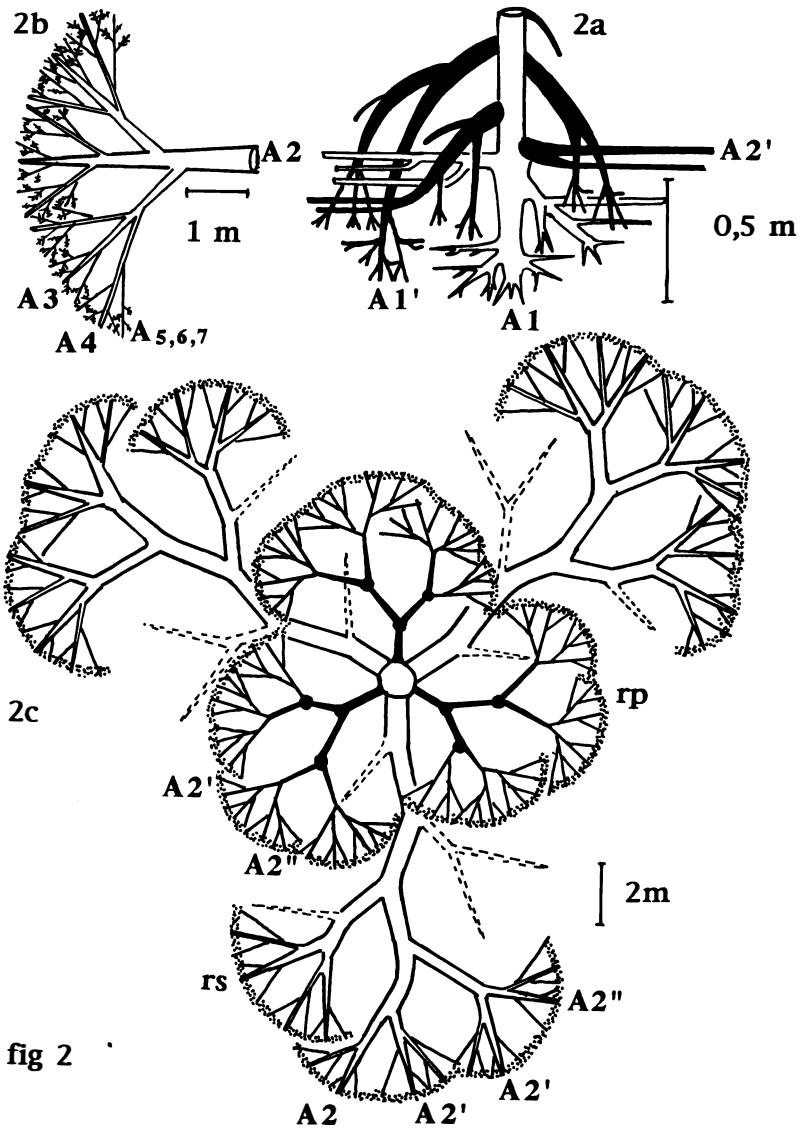


fig 2

Figure 2. — Unité architecturale et réitération racinaire chez *Cecropia obtusa*. 2a : Représentation de profil de la région centrale du système racinaire. 2b : Projection plane des racines horizontales du jeune arbre. 2c : Projection plane du système racinaire réitéré de l'arbre adulte. La réitération proleptique est représentée en noir. rp : réitération proleptique ; rs : réitération sylleptique. La zone grisée figure la localisation des racines absorbantes les plus périphériques A5, A6, A7.

mode de ramification donne aux A2 de cette espèce une forme en patte d'oie caractéristique. Ces groupes de racines, A3, peuvent être distants de un à deux mètres les uns des autres.

Ces racines latérales horizontales, A3, sont caduques et se sont élaguées à proximité de la racine primaire. Dans la partie médiane des A2, elles s'étendent sur deux mètres de longueur environ et ont une forme cylindrique de un centimètre de diamètre. Leur symétrie est bilatérale et elles donnent naissance à deux rangées de racines latérales, A4, espacées d'une vingtaine de centimètres les unes des autres.

Ces A4 horizontaux s'étendent sur un mètre de longueur environ. Ils sont ligneux, grêles, de cinq millimètres de diamètre. Ils portent deux rangées de racines latérales, A5, densément réparties dans leur région terminale.

Ces A5 dépourvues de bois et d'écorce s'étendent dans la litière sur une dizaine de centimètres de longueur en développant des radicules latérales blanches portant de petits apex très courts. L'ensemble forme un système ramifié non ligneux, caduc à court terme, constituant le chevelu racinaire de cette espèce.

La réitération dans l'appareil racinaire de Cecropia obtusa

L'appareil racinaire de l'arbre adulte montre une modification considérable de forme (Fig. 2c) :

La racine primaire, A1, se résout en profondeur en un ensemble de pivots portant chacun à sa base un étage de racines horizontales et en dessous de cette zone des racines latérales pivotantes. Le comportement des pivots est déterminé par leur niveau d'insertion sur la racine primaire : leur degré de développement et l'extension de leurs racines latérales horizontales sont d'autant plus faibles que ces pivots naissent en profondeur sur la racine primaire.

En surface les A2 s'étendent sur une quinzaine de mètres autour de la racine primaire. Ils se déploient dans toutes les directions du plan horizontal en formant des fourches. Ces dernières sont constituées de deux éléments, la racine A2 elle-même et une de ses racines latérales qui en réitère l'architecture. Le nombre de fourches formées par ces réitérats partiels, A2', augmentent avec leur ordre d'apparition vers la périphérie du système. Les catégories d'axes les plus périphériques, A3, A4, forment également des fourches constituées de deux racines homologues, une racine latérale répétant l'architecture de la racine qui lui donne naissance.

Le tronc donne naissance à un deuxième système racinaire composé de racines naissant en ordre acropète sur le tronc jusqu'à un mètre cinquante de hauteur. Les premières racines adventives ainsi formées reproduisent, dans la région du collet, l'architecture des principales racines horizontales A2 situées en surface. Elles forment de nombreuses fourches très rapprochées. Les suivantes ont une forme pivotante d'autant plus marquée et un développement horizontal d'autant plus réduit qu'elles naissent tardivement et loin du collet. Ces axes répètent l'intégralité de la séquence de développement du système racinaire né de la radicule et l'arbre adulte possède deux systèmes racinaires équivalents : un souterrain et un aérien.

L'architecture élémentaire du système racinaire de Platanus hybrida

Le système racinaire de cette espèce est pivotant, constitué de sept catégories de racines.

Le pivot, A1, est ligneux, conique (Fig. 3a). Son orientation de croissance est verticale et il atteint un mètre cinquante de profondeur. Sa symétrie est radiale. Il porte une couronne de racines superficielles horizontales, A2, et en profondeur des racines verticales distribuées de façon plus éparses.

Ses racines de surface, A2, sont ligneuses, coniques, de trois centimètres de diamètre à leur point d'origine (Fig. 3b). Elles couvrent un rayon de quatre mètres autour du pivot. Elles sont dorsiventrals et portent sur leurs premiers mètres trois rangées de racines latérales. A leur face inférieure, une rangée de racines pivotantes faiblement ramifiées ont une structure identique à celles présentes sur le pivot A1. De part et d'autre de ces A2, deux rangées de racines horizontales, A3, s'étendent sur un à deux mètres de longueur.

Les A3 sont cylindriques de un centimètre de diamètre. Leur symétrie est bilatérale et leur ramification donne naissance à deux rangées de racines latérales A4, horizontales.

Ces racines latérales A4, ligneuses et grêles, s'étendent sur cinquante centimètres à un mètre de longueur. Elles ont une forme cylindrique de cinq millimètres de diamètre environ. Leur symétrie est bilatérale et leur ramification donne naissance à deux rangées de racines latérales très densément réparties dans leur région terminale.

Ces racines latérales, A5, sont cylindriques, de deux à trois millimètres de diamètre. Elles sont couvertes d'un épiderme marron opaque. Leur ramification est diffuse : elle donne naissance à des radicelles de couleur blanche portant latéralement de petits apex très courts et non ramifiés. Ces trois dernières catégories racinaires forment des ensembles ramifiés non ligneux constituant le chevelu racinaire de cette espèce.

Les racines ligneuses de cette espèce ont une ramification sympodiale (Atger & Edelin, sous presse) : elles sont constituées de sous-unités ou modules à croissance définie d'une vingtaine à une cinquantaine de centimètres de longueur chacun. Chaque module porte deux rangées de racines latérales non ligneuses dont la majorité s'élaguent à très court terme. Seules les plus distales peuvent se développer. L'une d'entre elles se place dans le prolongement du module qui lui donne naissance et participe à la construction et à l'allongement de la racine concernée. Les autres en constituent les racines latérales dont le développement et la différenciation sont corrélés à leur localisation dans le système ramifié.

*La réitération dans l'appareil racinaire de *Platanus hybrida**

Le pivot du platane se résout en un ensemble de racines ligneuses grêles verticales portant en profondeur des chevelus. Ces racines naissant sur le pivot et à la face inférieure des racines horizontales de surface ont un comportement comparable à celui du pivot et l'ensemble forme une structure aplatie en forme de palme constituée d'axes tous équivalents.

En surface les A2 couvrent un rayon de sept à huit mètres (Fig. 3c). Sur leurs deux premiers mètres ces A2 à symétrie bilatérale se déploient dans toutes les directions du plan horizontal en formant des fourches. L'extrémité des premiers modules d'A2 donne naissance à une racine verticale et à deux relais constituant deux racines homologues, A2 et A2'. Ce processus de réitération conduisant à la formation de fourche sur les A2 se limite à la zone centrale du système racinaire.

A la base du tronc, des racines adventives horizontales forment une couronne dans la région du collet. Elles reproduisent dans la région centrale du système l'architecture des formations latérales horizontales du pivot.

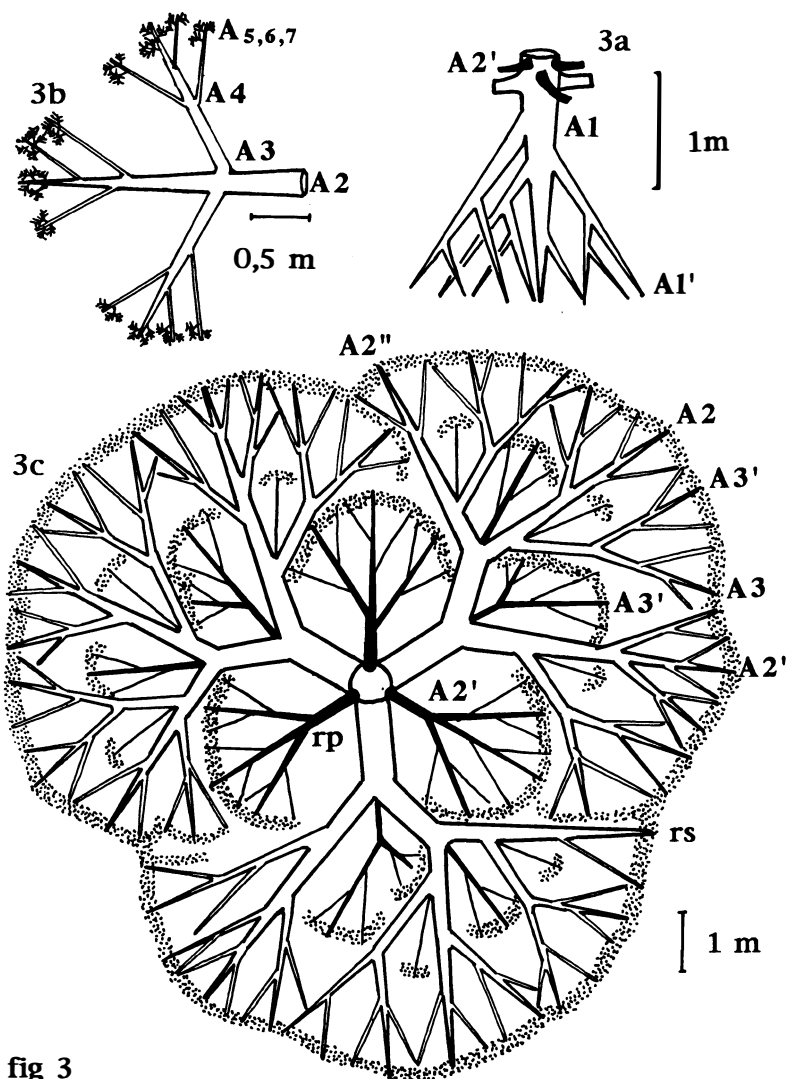


fig 3

Figure 3. — Unité architecturale et réitération racinaire chez *Platanus hybrida*. 3a : Représentation de profil de la région centrale du système racinaire. 3b : Projection plane des racines horizontales du jeune arbre. 3c : Projection plane du système racinaire réitéré de l'arbre adulte. La réitération proleptique est représentée en noir. rp : réitération proleptique ; rs : réitération sylleptique. La zone grisée figure la localisation des racines absorbantes les plus périphériques A5, A6, A7.

Ce processus initié à la base du tronc s'étend progressivement sur l'ensemble du système racinaire superficiel : chaque extrémité de module donne naissance à plusieurs générations de racines latérales remplaçant les axes élagués. Ces réitérats à développement retardé s'anastomosent les uns aux autres et le système racinaire

de l'arbre adulte constitue à terme un véritable socle entourant la base du tronc alors que sa périphérie renouvelle sans cesse les chevelus racinaires.

DISCUSSION

Les trois espèces étudiées présentent chacune deux modes de réitération.

La réitération sylleptique ou immédiate est à l'origine des grandes fourches qui constituent l'infrastructure des axes pérennes horizontaux et de leurs racines latérales. Elle conduit également à la présence de pivots surnuméraires situés vers l'extrémité du pivot principal.

La réitération proleptique ou retardée ajoute de nouvelles racines sur des portions anciennes ayant cessé leur allongement. C'est un processus de ramification tardive dont on ne connaît pas encore l'origine au niveau des racines (néoformation de méristèmes ou activation tardive de structures restées dormantes).

L'expression de ces deux formes de réitération varie selon les espèces au niveau de la nature, du nombre et de la localisation des réitérats.

Chez ces trois espèces la réitération sylleptique touche l'ensemble du système racinaire horizontal. Néanmoins, chez le Platane et *Laetia procera*, on note en moyenne deux fourches sur les axes A2 se formant à proximité du tronc. À l'inverse chez *Cecropia obtusa*, les fourches se retrouvent tout au long des racines horizontales et jusqu'à leur périphérie. De même la réitération sylleptique totale qui conduit à la formation de pivots surnuméraires chez le Platane et *Cecropia obtusa* est absente chez *Laetia procera*.

La réitération proleptique touche différemment ces trois espèces. Les réitérats peuvent être de simples racines horizontales (*Laetia procera*, *Cecropia obtusa*, *Platanus hybrida*) ou des pivots (*Cecropia obtusa*). Elle ne concerne qu'un seul type de racines (A3) et se situe exclusivement au niveau des fourches des axes A2 au centre du système racinaire de *Laetia procera* ; elle couvre la totalité des axes horizontaux de la périphérie jusqu'à la base du tronc chez le Platane ; elle se situe exclusivement à la base du tronc chez *Cecropia obtusa*. Dans ces deux derniers cas la réitération correspond à un enracinement qualifié d'adventif chez d'autres espèces (Lyford & Wilson, 1964 ; Tsukahara & Kozlowski, 1985).

La réitération proleptique est le processus que Kahn (1983) avait déjà reconnu dans la dynamique de croissance du système racinaire. La réitération sylleptique en revanche n'avait pas encore été décrite.

Ces deux modes de réitération ont un impact important sur la colonisation du sol mais jouent des rôles différents (Fig. 4).

En conduisant à la formation de fourches, la réitération sylleptique favorise une occupation totale de la partie superficielle du sol située dans toutes les directions du plan horizontal autour du tronc. C'est grâce à elle que le système racinaire peut coloniser une surface approximativement circulaire. La comparaison avec une espèce totalement incapable de réitérer est très significative à cet égard ; c'est le cas d'*Anaxagorea dolichocarpa* Sprague et Sandw. Annonaceae étudié dans un travail antérieur (Atger & Edelin, 1994) dont le système racinaire est inapte à réitérer (Fig. 4a). Au niveau du collet de cette espèce, trois ou quatre racines horizontales s'étendent sur deux à trois mètres à partir du tronc. Les racines absorbantes, n'étant générées qu'autour de ces racines linéaires, la surface de sol

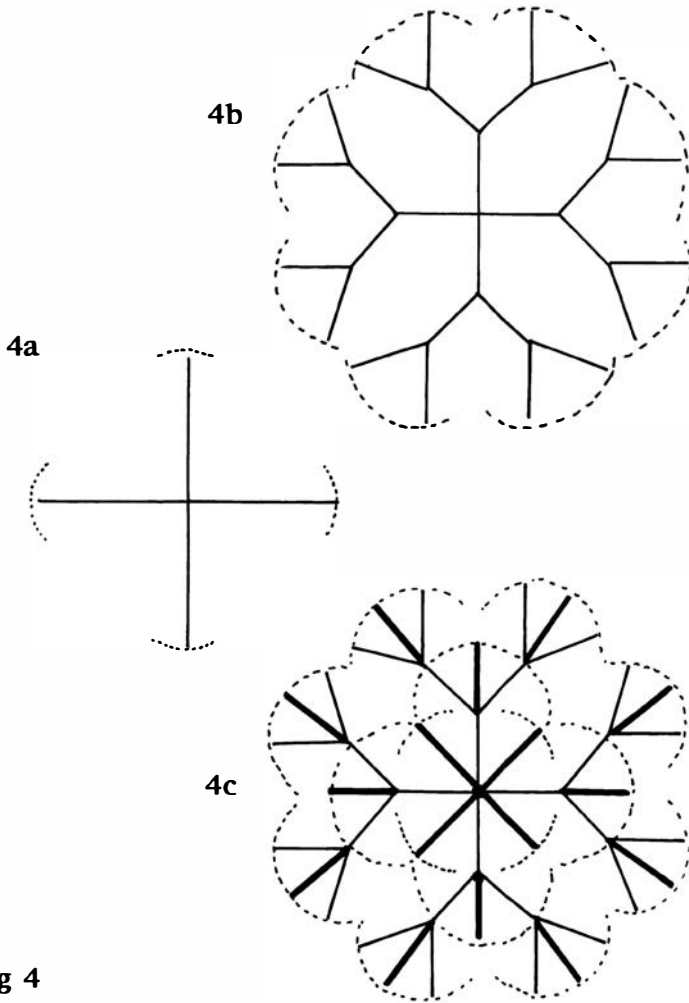


fig 4

Figure 4. — Ecotopes des systèmes racinaires. 4a : Sans réitération (ex. : *Anaxagorea dolichocarpa*), 4b : Avec réitération sylleptique, 4c : Avec réitération sylleptique et proleptique.

occupée par le système racinaire est considérablement réduite. La réitération sylleptique rompt ce caractère linéaire ce qui permet à des espèces comme le Platane de disposer ses racines d'absorption sur la quasi-totalité de la surface qui se trouve autour de lui (Fig. 4b). Néanmoins chez *Cecropia obtusa*, les réitérats les plus anciens disparaissent progressivement au cours du vieillissement et laissent donc secondairement libre la zone proche du collet.

La réitération proleptique a deux conséquences sur le système racinaire (Fig. 4c). D'une part elle le renforce en produisant de nouvelles racines assimilatrices sur les racines pérennes horizontales. Ceci permet de compenser la disparition continue des racines absorbantes régulièrement formées en périphérie

des axes pérennes parallèlement à leur allongement, chez *Laetia procera* et *Platanus hybrida*. D'autre part elle complète le système racinaire en créant au niveau du collet de nouvelles racines pérennes dont l'ensemble constitue une nouvelle couronne racinaire. Elle est capable de couvrir la totalité de la surface occupée par le système racinaire et d'exploiter tout le sol disponible chez *Platanus hybrida*. L'efficacité de cette exploitation est renforcée par le renouvellement constant de ces racines tout au long de la vie de l'arbre. La réitération proleptique s'exprime sur une infrastructure déjà existante et en est donc dépendante. Elle explore des territoires déjà exploités ou de nouvelles surfaces relativement restreintes. Elle permet d'optimiser l'occupation du sol par l'ajout de racines dans des espaces non investis ou laissés secondairement vacants par le système racinaire initial. Néanmoins chez *Cecropia obtusa*, le développement d'une deuxième couronne racinaire qui s'imbrique dans la première et en reproduit de façon différée l'architecture laisse libre l'espace proche du collet. La recolonisation de l'espace libéré est donc temporaire chez cette espèce.

Si on fait abstraction de ses modalités spécifiques, la réitération sylleptique correspond à une stratégie de type extensif qui permet au système racinaire d'explorer le maximum d'espace disponible. C'est elle qui construit l'infrastructure d'ensemble de l'appareil souterrain et permet son déploiement. En son absence, il se résumerait à quelques longues racines divergentes qui coloniseraient une surface de sol très réduite.

La réitération proleptique est une stratégie intensive d'occupation de l'espace. Elle permet de coloniser et d'exploiter plus ou moins complètement toute la surface délimitée par l'infrastructure initiale.

Ces deux stratégies de réitération sont donc complémentaires du point de vue de l'occupation du sol. La première est le moyen dont l'arbre dispose pour s'implanter dans des milieux intéressants d'un point de vue trophique et d'établir des associations avec des individus voisins par des anastomoses racinaires ou de simples échanges de substances. Mais elle est coûteuse d'un point de vue énergétique parce que l'allongement de grosses racines lignifiées est un investissement important pour le végétal. De plus en accroissant sans cesse la distance séparant les feuilles des extrémités racinaires absorbantes elle rend problématique les échanges entre ces deux types d'organes. Enfin, elle accroît les risques de compétition avec des espèces concurrentes.

A l'inverse la seconde stratégie permet seulement à l'arbre d'explorer des espaces proximaux et peut aboutir si elle est très active à un isolement relatif de l'individu par exclusion des autres. Énergétiquement moins coûteuse, elle lui permet en revanche de réexploiter sa propre litière et d'utiliser à moindre frais tout ce qui lui est apporté par la végétation voisine.

La réussite d'une espèce peut donc reposer sur une bonne complémentarité de ces deux stratégies comme l'illustre le comportement de *Platanus hybrida*.

CONCLUSION

Notre interprétation ne prend en compte que le déploiement racinaire superficiel parce que nous nous sommes adressés à des espèces chez lesquelles il constitue l'essentiel de la biomasse racinaire. Chez ces dernières, la réitération totale lorsqu'elle existe conduit plus à une fragmentation du pivot en fourches

successives de taille réduite qu'à un accroissement réel de sa structure. Dans un autre contexte, le déploiement vertical peut être de première importance comme le révèlent les travaux de Cody (1986) sur les buissons des milieux désertiques.

Cette approche de la structure et du développement souterrain offre une image de la série de formes successivement prises par un système racinaire d'arbre au cours de son ontogénèse (échelle de temps) et de la stratégie d'occupation du sol qui en découle (échelle d'espace). Se dessine alors l'écotope que peuvent générer les deux modes de réitération et leur combinaison spécifique au sein de la plante. La performance d'une espèce, nous l'avons vu, se manifeste à la fois dans ses aptitudes d'exploration et de colonisation du sol, dans ses capacités à renforcer son appareil souterrain mais aussi dans la plasticité qu'elle révèle à l'égard du milieu. Nos résultats traduisent une forme théorique de l'écotope spécifique et en écartent provisoirement les modifications locales de la disposition des racines liées à des variations des propriétés du sol (poche d'humidité, tronc mort en décomposition, etc.). L'impact du milieu sur la forme des systèmes racinaires, abordé au cours de travaux antérieurs (Atger, 1991, 1992), devra être pris en compte pour approcher les interférences opérant entre les individus d'une formation végétale.

RÉSUMÉ

Les stratégies de développement et de réitération des appareils racinaires sont analysées chez *Laetia procera* Loefl. (Flacourtiaceae), *Cecropia obtusa* Tréc. (Cecropiaceae) et *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae). Cette étude met en évidence l'existence de deux modes de réitération complémentaires du point de vue de l'occupation du sol. Ces deux modes de réitération s'associent différemment selon l'espèce et leur étude permet de définir l'écotope souterrain des trois espèces étudiées. L'impact de ces modes de réitération sur la forme des systèmes racinaires, leurs stratégies d'occupation du milieu et leurs interactions dans une formation végétale est discuté.

SUMMARY

Development and reiterative patterns of *Laetia procera* Loefl. (Flacourtiaceae), *Cecropia obtusa* Tréc. (Cecropiaceae) and *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) root systems are analysed. This study shows the occurrence of two complementary reiterative patterns from the viewpoint of the underground space occupation. These two reiterative patterns are differently associated in these three species and their study reveals the underground ecotope of each species. The impact of these two reiterative patterns on root systems shape, its soil occupation and its interactions in an ecosystem are discussed.

RÉFÉRENCES

- ATGER, C. (1991). — L'architecture racinaire est-elle influencée par le milieu ? In C. Edelin (ed.). L'arbre. Biologie et Développement. *Naturalia Monspelienisia* n° h. s. : 71-84.

- ATGER, C. (1992). — *Essai sur l'architecture racinaire des arbres*. Thèse de Doctorat de l'Université Montpellier II.
- ATGER, C. & EDELIN, C. (1994). — Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires des arbres. *Can J. Botany*, 72 (7) : 963-975.
- ATGER, C. & EDELIN, C. (sous presse). — Un cas de ramification sympodiale à déterminisme endogène chez un système racinaire : *Platanus hybrida* Brot. *Acta botanica gallica*.
- BASNET, K., SCATENA, F.N., LIKENS, G.E. & LUGO, A.E. (1993). — Ecological consequences of root grafting in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) trees in the Luquillo experimental forest, Puerto Rico. *Biotropica*, 25 : 28-35.
- BORMANN, F.H. & GRAHAM, B.F. Jr (1959). — The occurrence of natural root grafting in eastern white pine *Pinus strobus*. *Ecology*, 40 : 677-691.
- CALDWELL, M.M. (1987). — Competition between root systems in natural communities. In Gregory P.J., Lake J.V. & Rose D.A. (eds.). *Root development and function* : 167-185. Cambridge University Press.
- CODY, M.L. (1986). — Structural Niches in Plant Communities. In Diamond, J. & Case T.J. (eds.). *Community Ecology* : 381-405. Harper & Row, New-York.
- HERMANN, R.K. (1977). — Growth and production of tree roots : a review. In J.K. Marshall (ed.). *The below ground ecosystem : a synthesis of plant associated processes* : 7-28. Colorado State University.
- KAHN, F. (1983). — *Architecture comparée des forêts tropicales humides et dynamique de la rhizosphère*. Thèse de Doctorat d'Etat de l'Université Montpellier II.
- KOLESNIKOV, V. (1976). — *The root system of fruit plants*. Mir publishers, Moscow.
- LEROY-DEVAL, J. (1973). — Les liaisons et anastomoses racinaires. *Bois et Forêt des Tropiques*, 152 : 37-49.
- LYFORD, W.H. & WILSON, B.F. (1964). — Development of the root system of *Acer rubrum* L. *Harvard For. Paper*, 10. Harvard University.
- OLDEMAN, R.A.A. (1974). — Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 28 : 487-520.
- OLDEMAN, R.A.A. (1990). — *Forest elements of sylvology*. Springer Verlag.
- TSUKAHARA, H. & KOZLOWSKI, T.T. (1985). — Importance of adventitious roots to growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. *Plant and soil*, 88 : 123-132.