Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 32 (1977)

Heft: 2

Artikel: Analyse structurale des systèmes racinaires des plantes ligneuses de la forêt tropicale dense humide

Autor: Kahn, Francis

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-880234

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 06.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

CODEN: CNDLAR 32(2) 321 (1977)
ISSN: 0373-2967

Analyse structurale des systèmes racinaires des plantes ligneuses de la forêt tropicale dense humide

FRANCIS KAHN

Résumé

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

L'auteur suggère une série de critères précis permettant l'étude de la structure des systèmes racinaires. Il distingue fondamentalement et définit les stades de différenciation orthotrope et plagiotrope; les macrorhizes et les brachyrhizes; les systèmes racinaires primaire, secondaire et un système racinaire mixte. Se fondant sur une abondante littérature traitant de la ceinture tropicale et sur ses expériences personnelles en Guyane française et à la Guadeloupe, l'auteur tente une interprétation structurale de types tropicaux particuliers de différenciation racinaire: les pneumatophores et les racines-échasses.

Abstract

Kahn, F. (1977). Structural analysis of the root systems of woody plants of the tropical rain forest. *Candollea* 32: 321-358. In French.

The author suggests a set of definite criteria for studying the architecture of root systems. He basically distinguishes and defines orthotropic and plagiotropic states of differentiation; macrorhizes and brachyrhizes; primary, secondary, and mixed root systems. Basing himself on abundant pantropical published sources and on his personal field experience in French Guyana and Guadeloupe, he attempts at a structural interpretation of peculiar tropical types of root differentiation: pneumatophores and stilt-roots.

Introduction

Cette synthèse bibliographique concerne des travaux effectués essentiellement sur les systèmes racinaires de plantes ligneuses forestières.

Pour l'analyse des structures racinaires propres aux plantes tropicales les travaux considérés se répartissent dans l'ensemble des tropiques humides (Afrique, Asie, Amérique du Sud).

Nos observations personnelles ont été obtenues par excavation de systèmes racinaires de plantes ligneuses en forêt de Guyane française et de Guadeloupe.

Francis Hallé, professeur de botanique à la Faculté des sciences de Montpellier, a dirigé ce travail et l'a enrichi de nombreuses remarques et suggestions. Je l'en remercie très vivement ainsi que Jean-Louis Guillaumet, botaniste à l'ORSTOM qui a lu et corrigé ce manuscrit avec le plus grand soin.

1. Le polymorphisme racinaire

1.1. Description

Les systèmes racinaires des plantules de spermaphytes présentent un polymorphisme des axes. En effet, à la germination s'élabore un axe vertical d'où émergent des axes latéraux. Les natures différentes de ces racines se révèlent tant par leur orientation que par le fait que l'axe primaire est générateur des axes latéraux horizontaux.

Chez les Monocotylédones, un tel système avorte rapidement, la structure primaire du pivot limitant sa fonction (Holtum 1954). Par contre, il se développe chez les Gymnospermes et chez les Dicotylédones où le polymorphisme a été analysé sur le *Theobroma cacao* (Sterculiacées) par Dyanat-Nejad (1968).

La réalisation du système racinaire de la jeune plantule du cacaoyer débute par l'allongement de la radicule constituant la partie prégerminative de l'axe primaire d'où émergent des racines latérales en ordre basipète. Puis apparaissent les racines latérales issues de la partie postgerminative de l'axe 1, résultat de la production du méristème radiculaire, qui sont éparses et sortent en ordre acropète (fig. 1a).

Le polymorphisme est net et s'exprime à deux niveaux:

- distinction entre un axe primaire vertical et des axes secondaires horizontaux;
- distinction entre deux lots d'axes secondaires: les racines prégerminatives basipètes et ordonnées selon six génératrices et les racines postgerminatives acropètes éparses.

Nous considérerons les deux états de différenciation des axes: l'axe vertical et l'axe horizontal ou oblique, c'est-à-dire l'état orthotrope et l'état plagiotrope.

1.1.1. L'état orthotrope

La racine orthotrope de la plantule de cacaoyer est verticale, conique. Le nombre de faisceaux vasculaires est plus élevé que celui d'un axe latéral et diminue acropètement.

1.1.2. L'état plagiotrope

La racine plagiotrope du cacaoyer est un axe latéral horizontal qui présente un nombre de faisceaux vasculaires constant, inférieur à celui de l'axe primaire orthotrope. Cette racine cylindrique tend à s'aplatir. Elle dénote alors une évolution vers la symétrie bilatérale, voire vers la dorsiventralité.

1.2. Le déterminisme du polymorphisme racinaire

1.2.1. Expérimentation chez la plantule du cacaoyer

Une analyse extrêmement précise du déterminisme du polymorphisme racinaire a été conduite par Dyanat-Nejad (1968; 1970; 1971) chez le *Theobroma cacao* et

poussée au niveau de la différenciation tissulaire par Dyanat-Nejad & Neville (1972a; 1972b; 1973).

Ainsi Dyanat-Nejad a démontré le rôle déterminant du méristème apical dans la différenciation plagiotrope des racines prégerminative du cacaoyer.

La suppression de l'extrémité de la racine primaire orthotrope implique d'une part la modification du devenir des méristèmes latéraux prégerminatifs qui élabore alors des racines verticales et d'autre part la néoformation de méristèmes donnant également des racines verticales. La direction des axes latéraux redevient horizontale suivant un gradient basipète dans la mesure où les méristèmes latéraux orthotropes induisent à leur tour la plagiotropie des racines situées au-dessus (fig. 1b).

Dyanat-Nejad (1968; 1970) a de plus montré sur la jeune plantule que des racines latérales prégerminatives plagiotropes déjà formées deviennent verticales ou obliques après suppression de l'apex du pivot. Cependant, Charrier (1966) n'a pas obtenu ce transfert de la différenciation du tropisme sur des plantules plus âgées, la plagiotropie des racines latérales étant alors stabilisée (vers le 6e jour selon Dyanat-Nejad 1968).

Au bilan, le méristème orthotrope commande la différenciation plagiotrope. Toute défaillance entraîne son remplacement par des méristèmes orthotropes, donc de même nature.

1.2.2. Autres observations relatives à l'altération de la phase orthotrope et à son remplacement

Il s'agit du phénomène connu et exploité depuis longtemps sous le nom d'habillage par les "forestiers", pépiniéristes, jardiniers etc., afin de faciliter l'enracinement de jeunes plantes. On signalera pour des espèces particulières les travaux suivants: Mensah & Jenik (1968) chez le *Chlorophora excelsa* (Moracées); Cremers (1973: 267) chez l'*Atroxima liberica* (Polygalacées); Poupon (1972), Riedacker (1973) chez l'*Eucalyptus camaldulensis* (Myrtacées); Veillon (inéd.) chez les *Araucaria rulei* et *A. columnaris* (Araucariacées).

L'expérience est facilement faisable chez l'avocatier, *Persea gratissima* (Lauracées; fig. 1c).

1.3. Conclusion

L'axe primaire est une racine orthotrope qui apparaît comme un organe dynamique dont le rôle essentiel est d'établir un système latéral plagiotrope. La différenciation orthotrope est un état "neutre" au sens endocrinologique. Elle s'exprime spontanément et semble nécessaire à la réalisation de la phase plagiotrope racinaire. Si cet état orthotrope primaire est altéré, il doit se reconstituer.

Ainsi la plagiotropie s'avère-t-elle être une étape supérieure dans la différenciation de la racine: le jeu des corrélations morphogénétiques dues au méristème orthotrope élève les méristèmes latéraux à l'état plagiotrope.

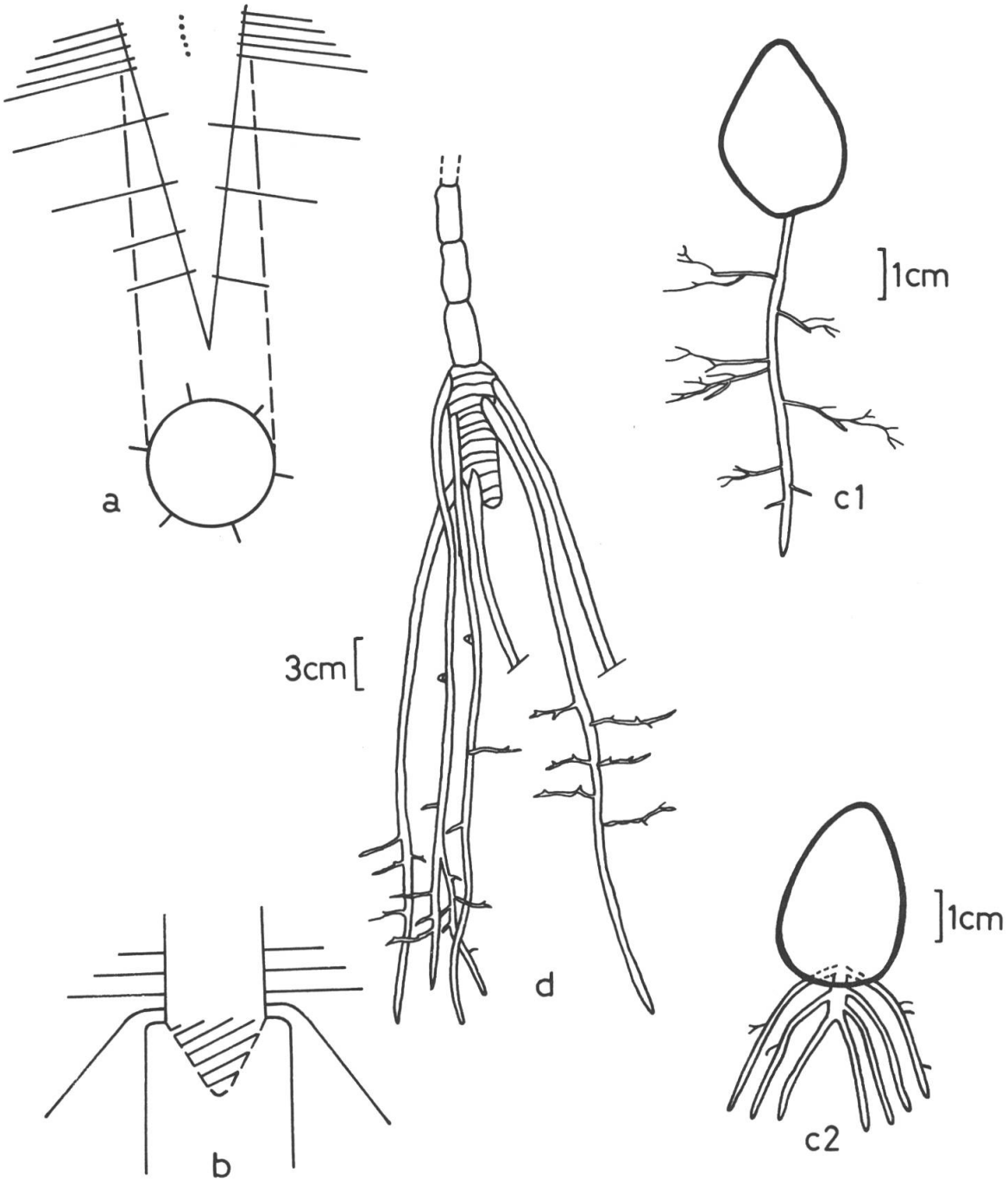


Fig. 1. – **a,** système racinaire de la plantule de cacaoyer, *Theobroma cacao* et coupe transversale au niveau de la région prégerminative de cette racine; **rpg:** racine prégerminative; **rtg:** racine post-germinative. **b,** expérience de Dyanat-Nejad sur cette plantule: suppression de l'apex de la racine orthotrope. **c,** ablation de l'extrémité du pivot chez l'avocatier. C^1 : système racinaire de la plantule, C^2 : résultat de l'ablation. **d,** système racinaire d'un petit palmier monocaule, *Geonoma stricta.*

2. L'état plagiotrope

2.1. Définition de l'état plagiotrope chez les Dicotylédones

L'état plagiotrope présente plusieurs niveaux de différenciation. Ce phénomène a été décrit très tôt par les morphologistes sous la notion "d'hétérorhizie (en 1905 par Tschirch et en 1910 par Noelle, selon Kubikova 1967), à savoir que le système racinaire est constitué de plusieurs types de racines. Il en résulte des tentatives de classification des éléments racinaires.

2.1.1. Les types racinaires

Kubikova (1967) récapitule ces tentatives de classification pour les systèmes racinaires des plantes ligneuses. Ainsi des distinctions entre "feeding roots" et "anchorage roots" ou entre "long roots" et "short roots" ou encore "feeding roots" et "pioneer roots" ont été proposées successivement par différents auteurs.

Nous envisagerons deux classifications: celle donnée par Kubikova (1967) et celle présentée par Lyford & Wilson (1964), afin de déterminer les différents niveaux de l'état plagiotrope.

L'hétérorhizie, notion variable selon les auteurs depuis le début du siècle a été définie par Kubikova (1967): "Heterorhizis of woody plants is the ability of their root system to form two qualitatively types of end roots: macrorhizae and brachyrhizae". Les termes de "brachyrhize" et de "macrorhize" dont le contenu est discuté et précisé par l'auteur, ont été proposés par Jenik & Sen (1964).

Les macrorhizes sont des racines épaisses dont la croissance est importante et qui étendent la rhizosphère. Leur anatomie est caractérisée par un nombre important de pôles ligneux et la présence de moelle. L'apex de ces racines est constitué de nombreuses couches cellulaires, la coiffe est bien individualisée.

La différenciation histologique débute à une distance relativement grande du méristème apical. Il en résulte que le stade ultime de la différenciation tissulaire ne se rencontre que sur des segments âgés d'un an.

Enfin, les macrorhizes ne se transforment jamais en mycorrhizes endotrophes ou ectotrophes. Ils peuvent être cependant infectés localement par des champignons.

Les brachyrhizes sont des racines minces, à croissance réduite qui n'interviennent pas dans la constitution de la charpente racinaire, au contraire des macrorhizes leur anatomie est essentiellement primaire, caractérisée par un nombre peu élevé de pôles ligneux, un cortex bien développé, une absence de moelle. Leur durée de vie s'étend de quelques jours à quelques années et, lorsque l'apex de la racine meurt, le brachyrhize dégénère sur toute sa longueur ce qui n'est jamais le cas chez le macrorhize.

Enfin, ils se transforment le plus souvent en mycorrhizes ectotrophes ou endotrophes.

La différence entre ces deux types racinaires ne se situe donc pas au niveau de l'activité méristématique (comme l'a signalé Kozlowski 1971) qui est limitée dans les deux cas (Kubikova 1967), mais réside d'une part dans la croissance secondaire des parties âgées du macrorhize, et d'autre part dans l'indépendance entre ces parties et la zone apicale, concrétisée par la mort de cette dernière qui laisse vivre la racine, si l'apex est remplacé.

Nous soulignerons cependant que la notion de croissance limitée *(ibid.)* ne s'appuie pas sur une définition rigoureuse. Dans quelle mesure la croissance d'un macrorhize est-elle limitée?

La distinction entre les deux types de racines ne s'avère pas toujours aussi nette. En fait, très peu de plantes, surtout de milieu tropical ont été observées sous cette optique.

Jenik & Mensah (1967) décrivent le système racinaire d'*Afzelia africana* (Papilionacées), et définissent des macrorhizes et des brachyrhizes dépourvus de poils absorbants, transformés en ectomycorrhizes infectées par deux catégories fongiques. L'étude anatomique montre des macrorhizes polyarches et des brachyrhizes diarches. Mais il existe chez cette espèce des éléments racinaires intermédiaires entre les deux types définis. Les auteurs les qualifient de "slightly elongated brachyrhizae in transition into macrorhizae".

Jenik (1965, 1971b) distingue des macrorhizes et microrhizes (brachyrhizes?) chez l'*Anthocleista nobilis* (Loganiacées). Les premiers émergent de la base inférieure du tronc et donnent naissance à des racines échasses.

Enfin, un cas de distinction nette entre les deux types de racines est présenté par Jenik & Kubikova (1969) chez l'*Aeschynomene elaphroxylon* (Papilionacées). Les brachyrhizes ne sont pas mycorrhizés, peut-être parce qu'il s'agit d'une plante aquatique.

Un bon critère de différenciation des deux types racinaires est l'infection mycorrhizienne. Si les endomycorrhizes sont fréquents chez les plantes tropicales (Longman & Jenik 1974), les ectomycorrhizes s'avèrent être assez rares. Seules quelques Diptérocarpacées et Césalpiniacées ainsi que les représentants tropicaux des Fagacées, Myrtacées et Pinacées sont connues pour être ectomycorrhizées *(ibid.)*. Veillon (inéd.) observe ces symbioses chez les *Araucaria*.

Un deuxième mode de classification des éléments d'un système racinaire a été proposé par Lyford & Wilson (1964) chez l'*Acer rubrum* (Aceracées). Les auteurs distinguent des racines ligneuses et des racines non ligneuses qui correspondent en fait aux macrorhizes et aux brachyrhizes.

2.1.2. La hiérarchie plagiotrope

Le système plagiotrope se compose de macrorhizes et de brachyrhizes. Les premiers, constituant la charpente du système ("skeleton root") réunissent des racines plagiotropes et des racines orthotropes dont souvent un pivot axial. Les seconds, par contre sont essentiellement plagiotropes. Ils constituent le stade ultime de la différenciation plagiotrope, issus de macrorhizes à croissance horizontale ou oblique. Les brachyrhizes sont spécialisés dans l'absorption (Kubikova 1967, Lyford & Wilson 1964).

D'un point de vue morphogénétique, une racine latérale du type macrorhize peut porter soit un méristème de macrorhize, soit un méristème de brachyrhize: l'apex du macrorhize détruit, il s'ensuit l'initiation immédiatement derrière cet apex de méristèmes latéraux du même type (Lyford & Wilson 1964, Charrier 1966). De la décapitation résulte une levée de corrélations d'inhibitions nette (Lyford & Wilson 1964) où des brachyrhizes normalement initiés derrière l'apex de la racine sont alors remplacés par des méristèmes dits "de remplacement" du type macrorhize.

Ainsi au sein du système plagiotrope, s'établissent deux niveaux de différenciation: l'apex du type macrorhize élevant par un système de corrélations morphogé-

nétiques les méristèmes latéraux situés immédiatement derrière lui au stade de brachyrhize.

Nous avons conscience de trop schématiser les phénomènes, mais il est indéniable que le stade brachyrhize nécessite l'existence du stade macrorhize et qu'il est l'expression ultime du système plagiotrope, constituant les chevelus racinaires. Le système plagiotrope s'avère donc être hiérarchisé.

Le brachyrhize est au sommet de la hiérarchie plagiotrope au même titre que la feuille dans les systèmes aériens. Il semble bien, d'autre part, que les brachyrhizes représentent le niveau d'absorption prépondérante. Lyford & Wilson (1964) et Kubikova (1967) soulignent les différents rôles des types racinaires: les macrorhizes se consacrent à la conduction et les brachyrhizes à l'absorption.

L'importance physiologique des mycorrhizes dans les phénomènes d'absorption est démontrée (Harley 1969, Boullard, 1968).

Cependant les travaux physiologiques ne considèrent pas de nettes catégories racinaires: "Actively growing, succulent root tips including either root hair zone of the mycorrhyzal associations common to most woody plants constitute zone of active ion uptake and accumulation" (Zimmerman & Brown 1971). Néanmoins, c'est au niveau racinaire le plus fin que ces auteurs situent l'absorption essentielle.

2.2. Chez les Monocotylédones

Les Monocotylédones possèdent lors de la germination un système racinaire homologue au système dicotylédonien: un axe primaire orthotrope initiant des racines latérales plagiotropes. Ce système peut être plus ou moins net et avorter après un temps variable selon les plantes (Emberger 1960).

La germination d'*Elaeis guineensis* est décrite par Henry (1959). Le pivot se trouve tôt suppléé par des racines issues de l'hypocotyle qui présentent un géotropisme positif et portent des racines latérales (Corner 1966). Ces racines répètent le comportement du système initial.

L'appareil racinaire des petits palmiers monocaules semble bloqué à ce stade. Les racines d'ordre II (issues de l'hypocotyle puis du "cône de ramification" correspondant au concept d'"establishment growth" développé par Tomlinson & Esler inéd.) sont verticales ou obliques et initient des latérales d'où émergent des racines d'ordre IV de fin calibre (fig. 1d).

Les grands palmiers par contre doivent étendre leur système racinaire. Ceux des palmiers cultivés ont été étudiés. La description de l'appareil souterrain adulte d'*Elaeis guineensis* est donnée par Wright (1951) schématisé par Corner (1966); puis par Hallé & Oldeman (1970) – et par Fremond & Orgias (1952) – schématisé par Mangenot (1973).

Ce palmier possède des racines courtes non ramifiées, profondes et des racines superficielles longues et très ramifiées avec des formes de transition entre les deux. Ces racines horizontales parcourent de grandes distances et conservent un diamètre quasi-constant. Elles cheminent d'autant plus profondément qu'elles ont une orientation initiale plus proche de la verticale.

Les racines d'ordre III émergent verticalement, 70% vers le haut, 30% vers le bas, latéralement l'axe horizontal est nu. Les racines III à géotropisme négatif croissent jusqu'à la couche d'humus et initient des axes qui partent perpendiculairement (ordre IV). Ceux-ci sont en densité maximale dans une zone de 10 cm sous la sur-

face du sol. A leur tour, ils donnent des axes d'ordre V, courts (5 mm) de direction perpendiculaire.

Les racines d'ordre III à géotropisme positif s'enfoncent et se ramifient en axe de même orientation.

Le *Mauritia flexuosa* (Granville 1974) présente des racines horizontales, longues de 40 mètres, aplaties au delà de 30 mètres et munies de racines latérales: "elles ont alors acquis une véritable plagiotropie". Ces racines d'ordre II portent des pneumatophores à pneumatozones (cf. 3.1.1.2.2.) qui se ramifient dans leur portion souterraine en racines IV horizontales, initiant elles-mêmes des radicelles d'ordre V qui, parfois sont flanquées de radicelles d'ordre VI: "Ces dernières sont perpendiculaires mais identiques aux axes-mères".

Enfin, le système racinaire d'*Euterpe oleracea* a été observé par Oldeman (1969) et décrit par Granville (1974) qui distingue quatre ordres de racines dont les pneumatophores à pneumatorhizes (cf. 3.1.1.2.2.).

Au bilan nous soulignerons:

- la succession dans le temps de deux systèmes racinaires: celui de la plantule, abortif, présentant un "état orthotrope", et, un système secondaire précoce constitué d'éléments morphogénétiquement semblables qui évoluent au cours de l'ontogénèse en fonction des nécessités de la plante;
- un état plagiotrope complexe marqué d'une part, par un gradient de différenciation chez les grandes racines superficielles, le "système plagiotrope" ne s'installant qu'après une phase transitoire où les caractères s'établissent progressivement (Granville 1974), et d'autre part, par la distinction de types de racines.

En effet, de la racine II émergent dorsalement des axes III dont la ramification constitue des chevelus voués à l'absorption: leur stratégie de croissance est une abondante ramification où les éléments successifs perpendiculaires entre eux ont une longueur et un diamètre de plus en plus faibles. Ce sont l'équivalent des brachyrhizes dicotylédoniens et gymnospermiens. Nous ne possédons aucune information sur les relations morphogénétiques existant entre ces racines.

Le système racinaire des palmiers est un système secondaire plagiotrope. En effet, il ne présente pas "d'état orthotrope" caractéristique du système primaire abortif.

La plagiotropie des racines de palmier converge vers la plagiotropie dicotylédonienne. Elle diffère dans son expression, par un gradient de différenciation sur un même axe et par le rayonnement spatial des axes des chevelus. Une étude expérimentale du déterminisme de la mise en place de ces racines, de leur plagiotropie et de la formation des chevelus s'avère nécessaire.

Un tel système racinaire secondaire se rencontre chez toutes les Monocotylédones. Nous pensons que cette acquisition qui étend la production racinaire aux axes aériens constitue un élément essentiel dans la réussite des types épithytiques, lianescents et aquatiques.

3. Interprétation des structures spécifiquement tropicales

3.1. Les pneumatophores

3.1.1. Généralités

Les racines respiratoires ont fait l'objet de nombreuses descriptions car, au même titre que les échasses et les contreforts, ces structures sont particulièrement développées en milieu tropical et présentent l'avantage d'être aériennes.

Nous reprendrons avec détails les descriptions des auteurs, surtout pour les travaux récents, d'une part pour appuyer notre interprétation sur des données précises, d'autre part parce que les ouvrages relatifs à la forêt ou la végétation tropicale ne traitent que sobrement de ces structures (excepté Troll 1941).

3.1.1.1. Définition du pneumatophore et terminologie

Pour Schnell (1970) "Les racines aérifères ou pneumatophores sont des ramifications de l'appareil racinaire qui s'élèvent sur la surface du sol et se développent plus ou moins à l'air libre". Ces structures se rencontrent sur des sols imprégnés d'eau, asphyxiques par conséquent, à savoir: la mangrove, les zones temporairement inondées des bas-fonds forestiers (Igapo), les zones toujours inondées (Varzea).

Ces racines font l'objet d'une terminologie mouvante discutée par Jenik (1970b). Les anglo-saxons emploient le terme "pneumatophore" qui signifie "porter des organes ou tissus respiratoires", mais aussi les termes de "peg-root", "stilt peg root" quand la racine horizontale qui porte ces structures est une échasse. "Pneumathode" proposé par Jost (1887), regroupe toute structure se prêtant aux échanges gazeux comme des stomates, des lenticelles... Yampolski (1924) le définit plus largement: "a root predominantly covered by aerating tissus is also called as pneumathode". Jenik (1970b) suggère le terme de pneumorhize.

Nous utiliserons le terme de pneumatophore consacré par l'usage ainsi que le terme de pneumatorhize (Granville 1974) qui se rapporte très précisément aux petites racines respiratoires des palmiers des sous-familles des Cocoïdées et des Arecoïdées.

3.1.1.2. Morphologie

Nous considérons dans ce chapitre les racines respiratoires qui se caractérisent par la présence de lenticelles, ou d'une couverture complète d'aérenchyme (cas des pneumatorhizes de palmiers), par une coiffe typique (Troll 1941-1943; Chapman 1947) et surtout par leur comportement. Nous les dissocions des "excroissances" racinaires (Wurzelknorren) décrites par Troll (1941-1943) chez le *Camptostemon* div. sp. et le *Xylopus moluccensis.* Ces dernières résultent d'une prolifération du bois et portent en surface des lenticelles. Elles ont d'ailleurs la physionomie des pneumatophores. Enfin, Adamson (1970) signale chez le *Terminalia arjuna* des racines à géotropisme négatif, issues de racines horizontales. Ces racines verticales diffèrent des pneumatophores par l'"absence de lenticelles et de couches subéreuses, et par la structure de la coiffe". Le tissu cortical est lacunaire mais n'est pas en contact avec l'extérieur.

Les pneumatophores se rencontrent tant chez les Dicotylédones que chez les Monocotylédones. Les modalités morphologiques étant différentes, nous les décrirons séparément.

3.1.1.2.1. Chez les Dicotylédones. – Ogura (1960) classe les racines respiratoires en sept types. En fait, deux catégories nous semblent essentielles:

– les pneumatophores verticaux, racines à géotropisme négatif qui restent érigées au-dessus de la surface du sol (fig. 8);

– les pneumatophores en arceaux, à croissance illimitée (fig. 9).

Les premiers sont largement illustrés par Troll (1941-1943) chez de nombreuses espèces (tab. 1a). Ces pneumatophores émergent d'une racine horizontale située sous la surface du sol. Ils présentent un géotropisme négatif: l'apex de la racine progresse vers la surface du sol puis devient aérien. Il en résulte une partie souterraine qui émet latéralement des racines horizontales et une partie aérienne, non ramifiée mais couverte de lenticelles, subérisée et caractérisée par une coiffe bien développée. De telles structures ont été décrites chez l'*Avicennia nitida* (Verbenacées; Troll 1941; Chapman 1944, 1947), chez le *Sonneratia* div. sp. (Sonneratiacées; Troll & Dragendorff 1931) et chez l'*Anthocleista nobilis* (Loganiacées; Jenik 1965, 1967, 1971b). D'autres espèces présentent des variations sur ce thème structural.

Ainsi la partie aérienne des pneumatophores de *Xylopia staudtii* (Annonacées; Jenik 1967, 1970a) atteint une hauteur de deux mètres. Elle émet à sa base des racines latérales qui gagnent le sol et s'y enfoncent. Cependant, l'étude anatomique indique l'absence de tissus lacuneux: "The cortex is very compact and does not possess an intercellular spaces which are a common feature in pneumatophores of tropical trees" (Jenik 1970a).

De même, les pneumatophores de *Laguncularia racemosa* (Combretacées; Jenik 1970b) ne suivent pas le comportement "général": une racine à géotropisme négatif issue d'une racine latérale horizontale atteint la zone superficielle boueuse et la dépasse de quelques centimètres. Après quelques mois, l'extrémité aérienne meurt, la racine ayant une structure primaire. La partie souterraine persiste et s'épaissit par production cambiale. Au sommet de cette racine sont émis de courts éléments aériens à structure primaire dont la durée de vie est brève, que l'auteur nomme "pneumathodes".

Ces racines à durée de vie limitée s'avèrent être des brachyrhizes, alors que la racine souterraine verticale est un macrorhize.

En outre, nous soulignerons que, chez les deux espèces précédemment citées, l'auteur constate l'absence de telles structures chez les plantes poussant sur sol ferme. Dans tous les autres cas, ces structures sont généralement considérées comme génétiquement stables (Richards 1952, Schnell 1970).

Les pneumatophores en arceaux sont également abondamment figurés dans Troll (1941-1942; tab. 1b). La formation de l'arceau a été décrite et analysée expérimentalement par MacCarty (1962) chez le *Mitragyna stipulosa* (Rubiacées).

L'arceau résulte de l'évolution d'une racine à géotropisme négatif: c'est un pneumatophore à croissance illimitée qui, après inversion de son géotropisme regagne le sol. Avec des expériences simples, l'auteur a démontré que le niveau de l'eau impose la hauteur du pneumatophore, l'apex dépassant toujours la surface de l'eau de quelques centimètres, alors que la lumière n'a aucune action sur la croissance

Espèce	*Famille*	*Référence*
a) Pneumatophores droits		
Avicennia marina	Verbenacées	Troll (1941) (fig. 2058)
Avicennia nitida	Verbenacées	Troll (1941) Chapman (1944)
Sonneratia alba	Sonneratiacées	Troll (1941) (fig. 2066)
Sonneratia acida	Sonneratiacées	Troll & Dragendorff (1931) (fig. 2065)
Laguncularia racemosa	Combretacées	Troll (1941), Jenik (1970b)
Ploiarium alternifolium	Bonnetiacées	
Cratoxylon sp.	Guttiferées	Polak (1933, in Richards 1952)
Tristania sp.	Myrtacées	
Xylopia staudtii	Annonacées	Jenik (1970b)
Anthocleista nobilis	Loganiacées	Jenik (1971b)
b) Pneumatophores en arceaux		
**Bruguiera parviflora*	Rhizophoracées	Troll (1941) (fig. 2078-2079)
**Bruguiera gymnorhiza*	Rhizophoracées	Troll (1941) (fig. 2080)
**Bruguiera roxburgiana*	Rhizophoracées	Troll (1941) (fig. 2083)
Ceriops roxburgiana	Rhizophoracées	Troll (1941) (fig. 2085)
Aegiceras majus	Myrsinacées	Troll (1941) (fig. 2086)
Lumnitzera coccinea	Combretacées	Troll (1941) (fig. 2087)
Mitragyna stipulosa	Rubiacées	MacCarthy (1962)
Symphonia globulifera	Guttiferées	cité par Richards (1952)
Taxodium distichum	Taxodiacées	Schnell (1970)
Bequaertiodendron magalismontanum (= Chrysophyllum laurentii)	Sapotacées	Schnell (1970)
Eschweilera sp.	Lecythidacées	Oldeman (1971)

*Les arceaux de ces espèces sont formés par une production ligneuse à la face supérieure de la racine latérale au contact avec la surface du sol, la racine ayant une course horizontale sinusoïde.

Tableau 1

de la racine, et il a mis en évidence qu'un seuil d'humidité est le facteur déterminant de l'inversion du géotropisme qui donc ne résulte pas d'un mécanisme endogène.

Les pneumatophores sont issus d'une racine horizontale, puis les arceaux formés de nouveaux pneumatophores émergent du sommet de ces derniers. Selon MacCarthy, les méristèmes des pneumatophores résulteraient de l'activité cambiale de la racine horizontale et seraient donc néoformés. Leur position sur la face supérieure de la racine horizontale est fortuite.

Au contraire, Oldeman (1971) décrit chez l'*Eschweilera* sp. (Lecythidacées) un système racinaire à production rythmique de pneumatophores en arceau.

3.1.1.2.2. Chez les Monocotylédones. – Schoute (1909) décrit les pneumatophores chez le genre *Pandanus* (fig. 10), Corner (1966) signale des petites racines respiratoires courtes et pointues sur les racines principales les plus superficielles des *Cocos nucifera, Elaeis, Oncosperma, Phoenix* et *Raphia.* Granville (1974) fournit

une étude détaillée des pneumatophores de *Mauritia flexuosa* et *Euterpe oleracea* (Palmiers) qu'il étend à différents palmiers.

Chez le *Mauritia flexuosa,* le pneumatophore est inséré sur une racine horizontale et porte à sa base des petites radicelles absorbantes. C'est une racine d'ordre III constituée d'une partie inférieure souterraine, contournée, lisse, "portant des ramifications plus ou moins orthotropes" et d'une partie aérienne rectiligne portant "des ramifications orthotropes qui ont la même morphologie et anatomie que l'organe qui les porte". Cette partie aérienne est caractérisée par une succession de zones lisses et de zones rugueuses, les pneumatozones remarquables par leur tissu aérenchymateux.

Chez l'*Euterpe oleracea* les racines plagiotropes d'ordre II sont couvertes de "minuscules organes coniques blancs" que l'auteur nomme "pneumatorhizes". Ce sont alors des racines d'ordre III. Les pneumatophores, également d'ordre III, présentent une partie souterraine semblable à celle décrite chez le *Mauritia flexuosa* et une partie aérienne, recouverte d'un grand nombre de pneumatorhizes d'ordre IV et V (fig. 11).

Un troisième type de pneumatophore est décrit par Gatin (1907, in Granville 1974) chez les *Phoenix, Livistona* et *Borassus.* Il se distingue des précédents par la présence simultanée sur les racines de plaques farineuses, et de zones gonflées et farineuses à la base hypertrophiée des radicelles.

Granville suggère deux possibilités d'évolution de ce dernier type menant respectivement aux deux précédents: soit par agencement des plaques farineuses en anneaux réguliers, la radicelle perdant tout rôle respiratoire, c'est le type à pneumatozones; soit par disparition de ces plaques et spécialisation totale de la radicelle aux échanges gazeux, c'est le type à pneumatorhize.

3.1.2. La nature du pneumatophore

Chez les Dicotylédones, la croissance verticale du pneumatophore peut entraîner une ambiguïté quant à sa nature – le système racinaire des Monocotylédones ayant une vocation fondamentalement plagiotrope, le problème ne se pose pas.

La racine croît verticalement, son géotropisme est négatif. Elle est orthotrope au sens littéral du terme, mais pas au sens de la différenciation orthotrope (cf. 1.). En effet, l'état orthotrope, le pivot, se caractérise par un géotropisme positif et non négatif; de plus, il élabore de nombreuses racines latérales (macrorhizes) constituant les axes principaux du système plagiotrope. Au contraire, les pneumatophores doués de croissance secondaire initient certes quelques racines de leur type (macrorhize) mais surtout élaborent des chevelus racinaires (constitués de brachyrhizes).

Ainsi chez le *Symphonia globulifera* (Guttiferées; obs. pers.), la racine émet sous la surface du sol, de nombreux chevelus sur une épaisseur de 20 cm, puis sa trajectoire tendant vers l'horizontale, elle se poursuit sur 80 cm-1 m, très peu ramifiée.

La partie souterraine de la racine ne présente pas de lenticelle, mais sa structure reste lacuneuse comme celle de la partie aérienne. Elle produit des axes latéraux de deux types:

– soit des axes latéraux de même nature que l'axe-mère; ils ont alors un diamètre inférieur mais une structure identique et ils sont peu nombreux (fig. 2a);

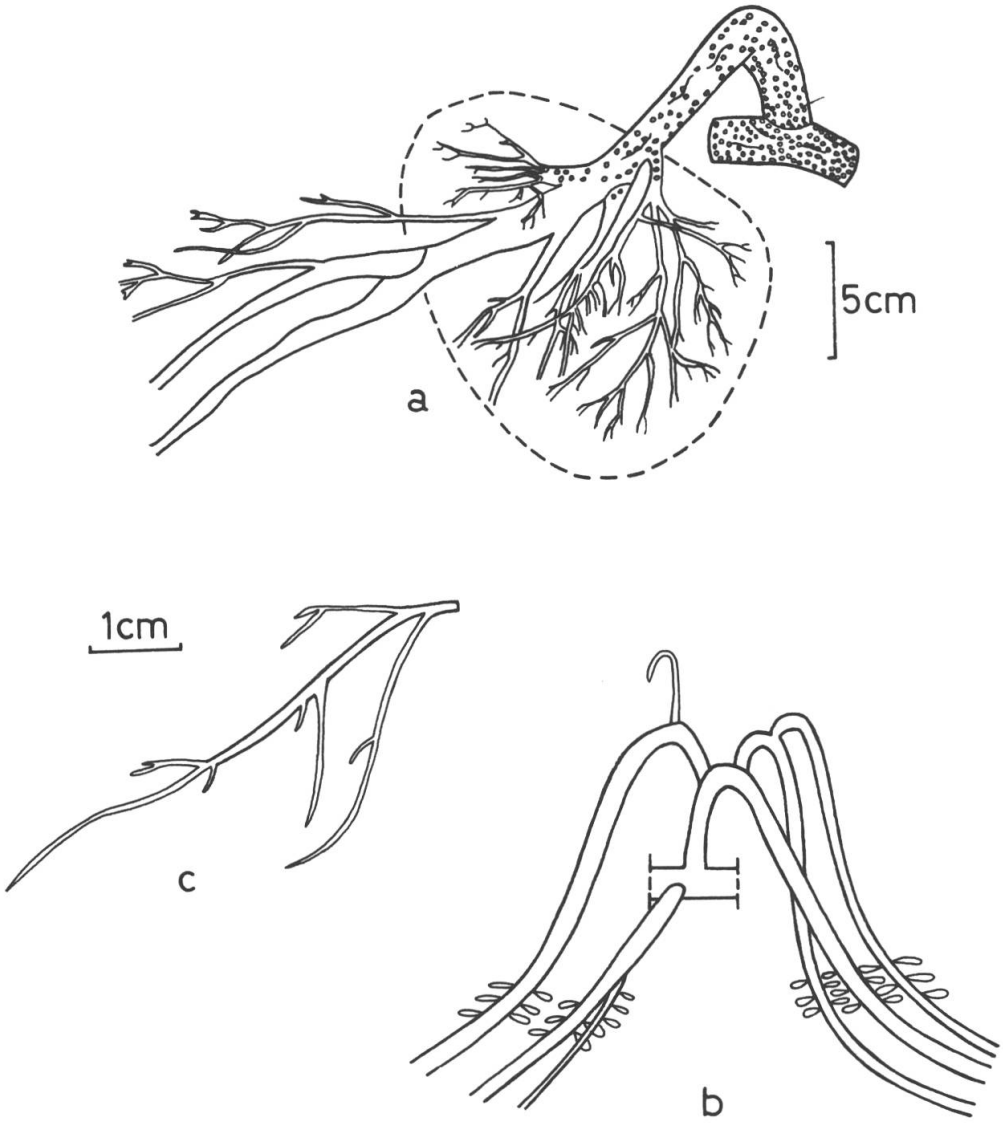


Fig. 2. – **a,** pneumatophore en arceau de *Symphonia globulifera.* **b,** brachyrhizes de *Symphonia globulifera.* **c,** système "d'arceaux" issus les uns des autres.

– soit des chevelus racinaires: leur longueur est importante pour un diamètre faible et ils ne présentent pas d'accroissement secondaire. Un chevelu est constitué de trois à quatre ordres de telles racines, longueur et diamètre diminuant avec l'ordre. Ces racines ne sont pas ectomycorrhizées (fig. 2b).

Au bilan, le pneumatophore en arceau de *Symphonia globulifera* issu de la face dorsale d'une racine horizontale ou du coude d'un autre arceau présente les caractéristiques d'un système plagiotrope hiérarchisé. Il doit donc être compris comme une spécialisation du macrorhize plagiotrope.

Les différents étages de ces arceaux issus les uns des autres (fig. 2c) permettent d'exploiter les dépôts de matière organique dans un milieu à sédimentation rapide, le bas-fond, tout en assurant les échanges respiratoires.

En effet, le rôle respiratoire du pneumatophore est démontré par les travaux de Troll & Dragendorff (1931), de Chapman (1944), de Scholander & al. (1955).

Ces structures plagiotropes, vouées à la fonction d'absorption ont un rôle respiratoire nécessaire à cette fonction (Kramer 1956). La réalisation de ces échanges gazeux exige une croissance orthotrope, spécialisation nouvelle de la racine plagiotrope. Comme l'a suggéré Oldeman (1971), nous concluerons que le pneumatophore est un organe spécialisé dans l'élaboration et dans l'oxygénation de brachyrhizes dans l'horizon superficiel de sols hydromorphes périodiquement inondés.

3.1.3.1. Les systèmes à pneumatophores

Les racines horizontales pourvues de pneumatophores constituent des systèmes dorsiventraux. Oldeman (1971) constate cette disposition chez l'*Eschweilera* div. sp. ("Mahot blanc", Lecythidacées) et la compare à celle observée par Troll (1941-1943) chez le *Sonneratia alba* (Sonneratiacées) et Chapman (1944) chez l'*Avicennia nitida* (Verbenacées).

A la face dorsale des racines horizontales de l'*Eschweilera* sp. émergent les pneumatophores, des faces latérales sortent deux racines horizontales dans leur premier parcours, l'auteur n'ayant pas observé leur comportement dans le sol. Ces trois branches constituent un verticille ou "pseudoverticille".

Chez les *Sonneratia alba* et *Avicennia nitida* la dorsiventralité est accusée par la présence d'une racine à géotropisme positif, peu vigoureuse, issue de la face inférieure de la racine-mère. La ramification ne semble pas rythmique.

3.2. Les échasses

3.2.1. Généralités

3.2.1.1. Définitions

Les échasses sont des racines aériennes issues de l'axe primaire ou des axes d'ordre supérieur de l'appareil aérien, qui après une croissance plus ou moins verticale atteignent le sol et y pénètrent. Jenik (1973) dans son travail "Stilt roots and allied adaptations" regroupe sous cette notion l'ensemble des racines aériennes des arbres quels que soient leur forme et leur comportement. Nous utiliserons le terme "échasse" dans ce sens large en nous proposant de distinguer différents types racinaires selon leur signification architecturale.

3.2.1.2. Répartition systématique et écologique

A la suite de Richards (1952) et de Schnell (1970), Jenik (1973) présente un tableau récapitulatif dont nous tirons les données suivantes: chez les Dicotylédones cinq familles incluent plus de trois genres possédant de telles structures – Euphorbiacées, Guttiferées, Myristicacées et Sapotacées. Le record est tenu par le genre *Ficus* (Moracées) alors que les genres *Bridelia, Macaranga, Uapaca* (Euphorbiacées) et *Rhizophora* (Rhizophoracées) contiennent plus de deux espèces; chez les Monocotylédones, les échasses se rencontrent chez de nombreuses espèces des genres *Pandanus, Freycinetia* (Pandanacées) et *Dracaena* (Agavacées). Si de nombreux palmiers possèdent des racines aériennes, peu d'espèces cependant *(Iriartea exorrhiza, Socratea exorrhiza, Verschaffeltia splendida)* développent des échasses aussi belles que celles des *Pandanus.*

La répartition écologique des espèces à échasses a largement été abordée par Richards (1952) et Schnell (1970).

Le milieu forestier tropical le plus riche en individus dans ce domaine est sans doute la mangrove à palétuviers dont les principaux représentants ont été décrits par Troll (1941-1943). Le genre *Rhizophora* a été sujet à de nombreuses études (Pitot 1958, Attims & Cremers 1967, Gill & Tomlinson 1969, 1971).

Les bas-fonds forestiers sont également bien pourvus en arbres à échasses. Enfin, les genres *Cecropia, Musanga* (Moracées) et *Miconia guianensis* (Melastomacées) qui sont des arbres de sols drainés, présentent de belles racines-échasses. Ces structures ne sont donc pas spécifiques d'un milieu, ce qui permet de penser qu'elles n'ont pas la même signification écologique chez les différentes espèces, voire de penser qu'elles n'ont pas de signification écologique du tout!

3.2.2. Etude architecturale

3.2.2.1. Les systèmes racinaires à échasses

3.2.2.1.1. "Modèle de système racinaire aérien". – Jenik (1973) propose une classification en dix "modèles" des "systèmes racinaires aériens". Ce sont des modèles physionomiques qui regroupent des ensembles de racines aériennes ayant une même allure (fig. 3). Une telle méthode ne s'appuie pas sur une étude du mode de croissance de l'appareil racinaire. En effet, l'auteur regroupe sous un même modèle ("Modèle Protomegabaria") tous les cas où des racines sont produites à la base de réitération aérienne (cf. 5.2.2.2.2.). Il s'agit bien du même phénomène biologique mais qui peut intéresser des modes de croissances différents.

Par ailleurs, les "modèles" ne considèrent que la partie aérienne de la racine, et ignorent son devenir souterrain. Nous pensons qu'il est essentiel pour comprendre la nature de l'échasse d'atteindre le mode de croissance de tels systèmes racinaires et cela exige l'analyse du comportement souterrain de la racine.

Ainsi la nature de l'échasse doit être approchée par l'étude de la mise en place du système racinaire. Nous considérerons deux cas: celui des Palmiers et celui des Dicotylédones.

3.2.2.1.2. La nature de l'échasse chez les Palmiers. – Vu l'absence de toute information bibliographique tant chez les Palmiers que chez les Pandanacées sous cet angle, nous nous référons uniquement à nos observations chez l'*Iriartea exorrhiza.*

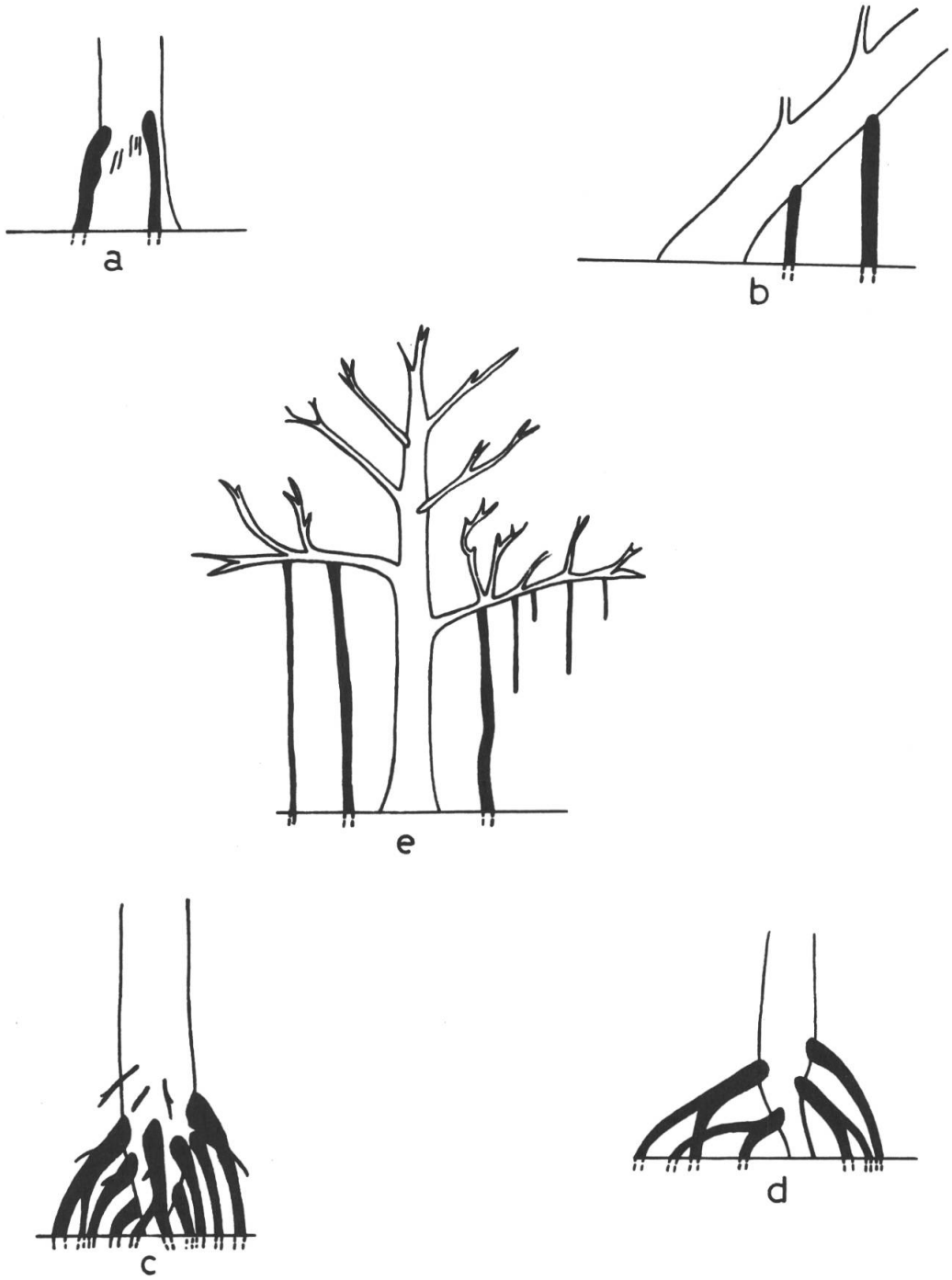


Fig. 3. – Quelques modèles physionomiques donnés par Jenik (1973).
a, modèle *Afrosersalisia*. **b**, modèle *Protomegabaria*. **c**, modèle *Uapaca*. **d**, modèle *Rhizophora*. **e**, modèle *Ficus benghalensis*.

L'*Iriartea exorrhiza* ("Aouara-mon-Père") est une espèce forestière qui se plaît dans les bas-fonds et sur leurs flancs. L'adulte atteint vingt cinq mètres de haut et produit un puissant cône d'échasses (fig. 12). Celles-ci apparaissent de bas en haut, les plus jeunes ayant le plus fort diamètre (jusqu'à 12 cm). Elles sont couvertes d'épines blanches de nature racinaire alignées verticalement que Granville (1974) a homologuées à des pneumatorhizes. L'étude histologique de ces échasses a été menée par Bouillenne (1924).

Il est peu fréquent de "surprendre" une échasse en formation. En fait, seul un mammelon la signale sous les tissus superficiels de la tige. Au fur et à mesure que la racine pousse, l'apex tend à se redresser, si fait qu'elle semble se poser sur le sol (fig. 13, 14). L'échasse en croissance possède une coiffe.

Les épines n'apparaissent que lorsque l'apex a atteint le sol. Elles se forment d'abord à la base de l'échasse puis émergent progressivement vers l'apex.

Le comportement de l'échasse diffère dans le sol suivant son âge. Chez la très jeune plante (1 m de haut), elle est mince (1 cm de diamètre) et ne présente que trois ou quatre lignes d'épines (fig. 4a). Elle pénètre le sol sur cinquante centimètres environ. Elle porte alors des racines latérales de faible diamètre (1 à 2 mm) qui partent plus ou moins perpendiculairement à l'axe-mère. Ces racines initient des radicelles de très faible diamètre, inférieur au millimètre. Les axes d'ordre III et IV portent des structures en forme d'épine qui ont valeur de pneumatorhize. Parfois le méristème de ces éléments s'allonge et élabore une fine racine (fig. 4b).

Ainsi, les jeunes échasses issues d'un "cône de ramification" extrêmement allongé s'enfoncent plus ou moins verticalement dans le sol exploitable.

Chez l'adulte, l'échasse se comporte différemment (fig. 4c). L'apex de la grosse racine se pose sur le sol, s'enfonce peu (10 cm) et se ramifie. Son diamètre s'amenuise au niveau du sol et les épines ne sont plus formées. Les ramifications ont deux origines:

- soit les racines proviennent de méristèmes dont l'origine est plus profonde que celle des épines. Les ébauches de ces racines constituent des mammelons apparemment alignés selon les rangées d'épines (fig. 4c). La plupart de ces ébauches développent des racines dont le comportement est identique à celui de la jeune échasse, précédemment décrit;
- soit elles résultent de l'allongement des épines. Les racines ont alors un diamètre inférieur aux précédentes, et elles se comportent également comme la jeune échasse.

Nous proposerons l'interprétation suivante. Les échasses supportent le palmier, vu le faible diamètre de la tige d'où elles sont issues. Quand celui-ci croît, les échasses s'épaississent. Ces racines n'ont pas la faculté de s'enfoncer profondément dans le sol. Aussi se ramifient-elles, restituant en fait le système racinaire de la jeune plante. Leur fort diamètre permet en outre de canaliser les apports de sève des nombreuses racines d'ordre III.

L'*Iriartea exorrhiza* offre l'exemple d'une spécialisation de la racine latérale de palmier. Quels avantages présentent de telles échasses?

Si nous considérons la situation écologique de "Aouara-mon-père" (forte densité dans les bas-fonds) et la nature des épines qui à l'état jeune sont des pneumatorhizes (Granville 1974), l'hypothèse d'un rôle respiratoire de ces échasses semble justifiée. Oldeman (1971) les compare aux pneumatophores. Effectivement, l'échasse assure la fonction d'absorption par la production de nombreuses racines consti-

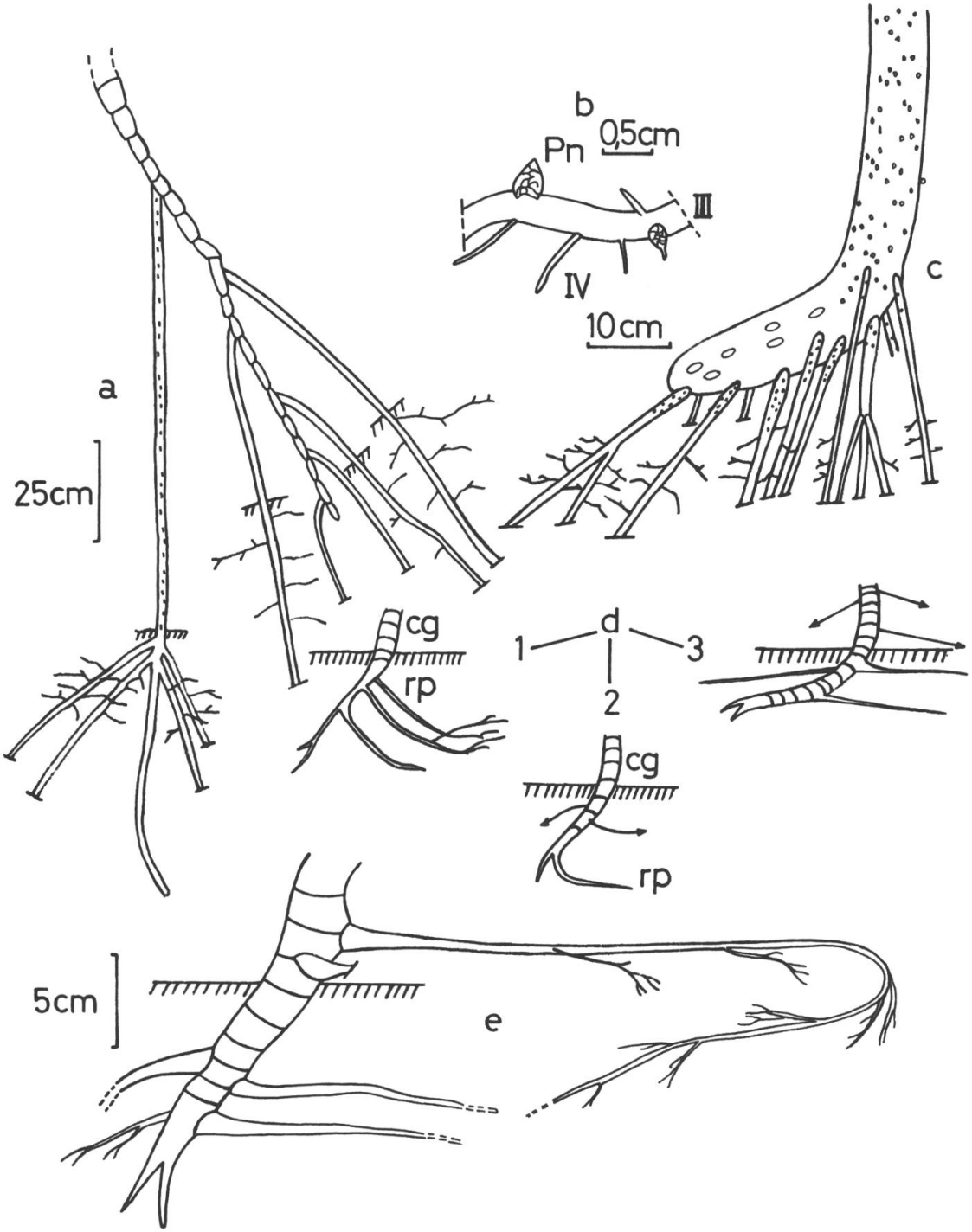


Fig. 4. – Echasses d'*Iriartea exorrhiza.*
a, système racinaire de la plantule. **b,** système "absorbant" - notons la présence de pneumatorhizes en axe IV. **c,** extrémité d'une grosse échasse.
Echasses de *Cecropia peltata.*
d, évolution du système racinaire chez la plantule; **cg:** cicatrice de la gaine foliaire; **rp:** racines issues du pivot; **rt:** racines issues de la tige. **e,** développement et comportement souterrain de l'échasse.

tuant un système racinaire juvénile et, l'apport en oxygène nécessaire à l'absorption pourrait être, au moins partiellement assurée par les inombrables épines.

3.2.2.1.2. La nature des échasses chez les Dicotylédones. – Il existe très peu de données relatives au comportement des échasses dans le sol. Les racines des *Laguncularia racemosa* (Combretacées; Jenik 1970a), *Xylopia staudtii* (Annonacées; Jenik 1970b) et *Anthocleista nobilis* (Loganiacées; Jenik 1971) s'enfoncent dans le sol où elles suivent un parcours horizontal initiant des pneumatophores sur leur face supérieure. La nature plagiotrope de ces échasses est soulignée par leur horizontalité et leur dorsiventralité.

Chez le *Cecropia peltata* (Moracées) des racines issues de tige sont précocement produites et évoluent superficiellement fournissant de nombreux chevelus (fig. 4d, c).

Au total, un système racinaire déficient semble être suppléé par des échasses plagiotropes apparaissant de "bas en haut" (en ordre acropète). De plus, le stade d'apparition des racines issues de tige, puis des échasses paraît dépendre du comportement du système racinaire de la jeune plantule.

Certains arbres ne présentent pas ainsi des échasses "précoces", mais les racines aériennes émergent tardivement s'allongent peu et le plus souvent n'atteignent pas le sol. C'est le cas des "racines épineuses" et des "épines racinaires" définies par Jenik & Harris (1969) chez des arbres africains. L'humidité stimulerait le développement de ces épines. Notons cependant que les "épines racinaires" de *Bridelia micrantha* (Euphorbiacées) sont précoces, s'allongent et gagnent le sol en ordre acropète: elles constituent les échasses de l'arbre. Aucun renseignement n'est fourni sur leur comportement souterrain.

3.2.2.2. Origine des échasses et notion de racines adventives

L'origine des méristèmes des échasses a été discutée par Jenik (1973). Ils seraient formés précocement au niveau de l'assise cambiale (ce n'est évidemment pas le cas pour l'*Iriartea exorrhiza*) – la racine pouvant n'émerger qu'après une latence parfois longue, soit formés tardivement dans les tissus secondaires. Il s'agit dans les deux cas d'une formation *de novo.*

Ces racines néoformées sont qualifiées d'adventives.[1]

Un méristème n'est pas élaboré en étroite relation avec un méristème apical. La racine ne s'intègre pas dans une séquence structurale ordonnée. Aussi Gill & Tomlinson (1969) constatent-ils que les échasses qu'ils ont définies comme adventives par leur origine histologique ne s'agencent pas de façon ordonnée: "They also arive without order so that new roots are intercalated between old ones".

Il apparaît donc que le caractère essentiel de la racine adventive est sa néoformation dont résulte son indépendance anatomique vis-à-vis des structures primaires de l'axe-mère et son émergence désordonnée.

Cependant, l'assertion commune qualifie également d'adventive toute racine issue d'un autre organe qu'une racine, sans tenir compte de sa morphogénèse. Ainsi Clowes (1961) donne la définition suivante "Adventions roots are those formed on organs other than roots or out their normal sequence". L'auteur regroupe ainsi des

[1] Contrairement, Wardlaw (1968) ne différencie pas la racine adventive de la racine normale: "In its endogenous origin, typically from the pericycle and adjacent tissues, in the relationship of its stele of that parent organ an adventitious root as much in common with a normal lateral root".

racines issues de tige, élaborées selon un ordre, et des racines initiées hors de toute séquence ordonnée, également issues de tige ou de racine.

3.2.2.3. Signification architecturale des racines adventives

3.2.2.3.1. Racines initiées dans une séquence ordonnée. – Dans cette catégorie se regroupent les racines classiquement définies comme "adventives", car issues de tige, mais qui émergent selon une séquence ordonnée.

C'est le cas des racines des Monocotylédones. Elles apparaissent en ordre acropète, issues du "cône de ramification" chez les Palmiers, les Graminées et les *Draceana* (Holttum 1954). Chez les Aracées, Orchidacées et les *Pandanus* des îles Marquises, les racines ne sont pas quelconques mais liées au nœud ou à l'inter-nœud. L'initiation des méristèmes semble dépendre du méristème apical de tige.

De même chez les Dicotylédones, les formes épiphytiques et lianescentes présentent des racines issues de tige qui ne sont pas disposées au hasard. Ainsi chez le lierre, *Hedera helix* (Araliacées), les "racines-crampons" se situent sous le nœud, de part et d'autre de la base du pétiole. La production de ces racines dépend, comme chez les autres espèces à "métamorphose" de la qualité du méristème apical de l'axe caulinaire. On ignore à quel niveau ces méristèmes se forment. Nous suggérons, en considérant leur émergence ordonnée que ces méristèmes sont élaborés au niveau des tissus primaires de la tige, donc en relation avec son méristème apical. Médard (1973) a montré chez le manioc, *Manihot esculenta* (Euphorbiacées), l'existence de méristèmes préformés en position constante, des coupes dans une très jeune tige devraient préciser l'origine de ces méristèmes.

Enfin, les espèces héliophiles *(Cecropia* div. sp., *Musanga cecropioides, Macaranga hurifolia, Anthocleista nobilis...)* présentent un système dont les échasses émergent en ordre acropète, au moins jusqu'à un stade avancé de la plante.

3.2.2.3.2. Racines initiées hors de toute séquence ordonnée. – Cette catégorie renferme les racines néoformées qui s'établissent hors de toute séquence architecturale.

Lyford & Wilson (1964) décrivent de telles racines qui apparaissent à la base des troncs d'*Acer rubrum* (Acéracées), chez des arbres âgés d'une part, et, des racines néoformées qui émergent de racines horizontales bien développées d'autre part.

Gill & Tomlinson (1969) soulignent l'émergence désordonnée des échasses de *Rhizophora mangle.*

Enfin, sur les troncs âgés de *Cecropia peltata* des racines se forment entre les échasses sans suivre l'ordre acropète.

Ces racines apparaissant tardivement, sans ordre, ne se rencontrent pas chez les Monocotylédones. Dans le paragraphe suivant nous interpréterons de telles racines comme des réitérations du système racinaire.

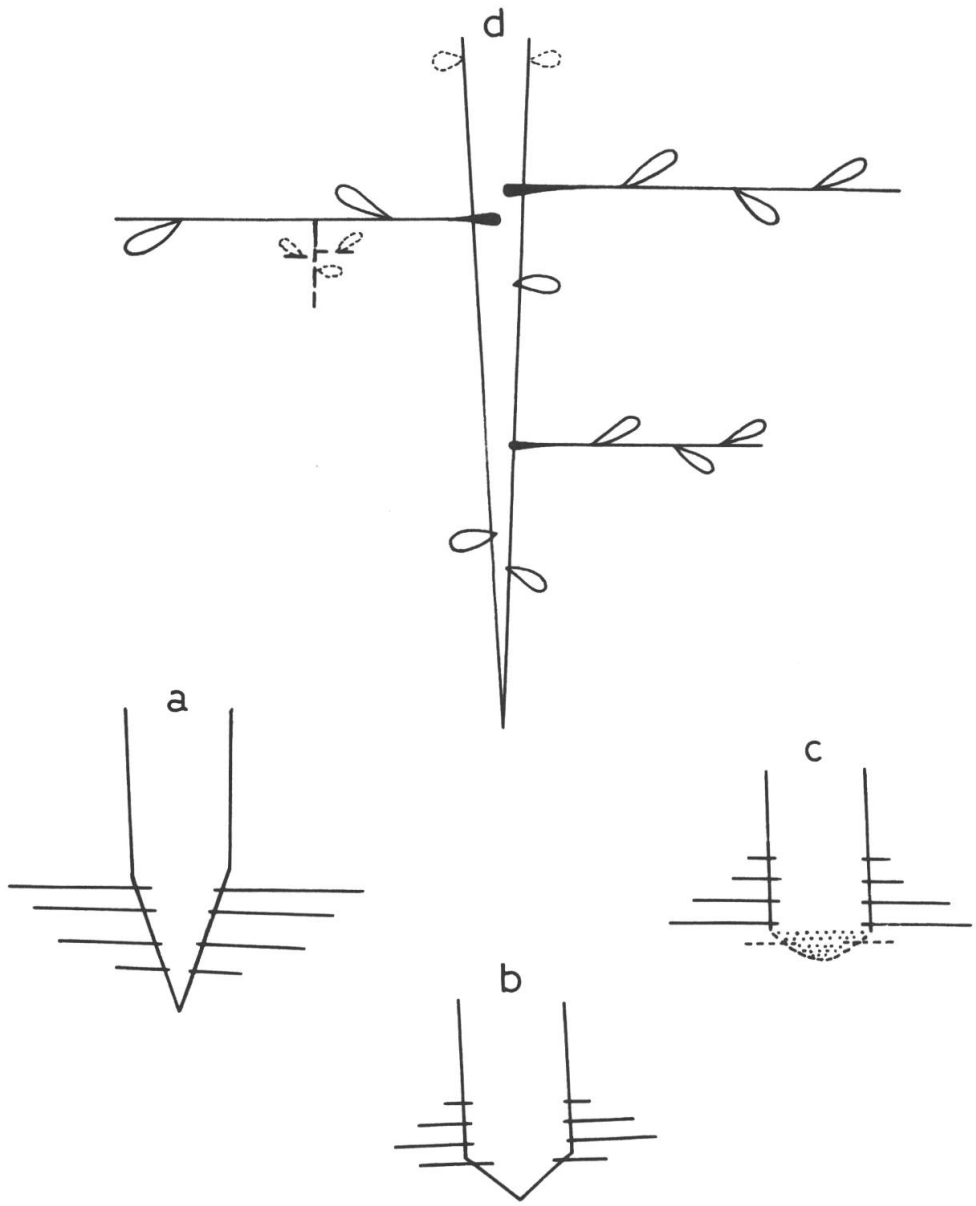


Fig. 5. – **a,** système racinaire primaire. **b,** système racinaire mixte. **c,** système racinaire secondaire. **d,** réitération racinaire chez *Araucaria rulei.*

4. Les systèmes racinaires

4.1. Les différents systèmes

L'analyse de la plagiotropie racinaire nous a permis de distinguer deux catégories de système racinaire: l'un primaire, celui des Dicotylédones, l'autre secondaire, celui des Monocotylédones, alors que la discussion de la notion de racine adventive nous a conduit à rapprocher de la racine monocotylédonienne les racines issues de tige selon une séquence ordonnée caractéristique de certaines Dicotylédones. Nous définirons ainsi trois catégories de systèmes racinaires.

4.1.1. Le système racinaire primaire (fig. 5a)

Une phase "orthotrope" élabore un système plagiotrope. Les modes de croissance se distingueront par la présence ou l'absence d'un rythme, par le degré de la différenciation plagiotrope et la situation des chevelus racinaires.

4.1.2. Le système racinaire mixte (fig. 5b)

Certaines Dicotylédones présentent une tendance à la résorption de l'appareil racinaire primaire et développent un système secondaire constitué de racines issues de tige, de même nature morphogénétique (cf. 3.2.2.3.1.). Les systèmes racinaires à échasses sont de cette catégorie. Dans les cas étudiés ces racines ont un comportement plagiotrope. Nous noterons que de tels systèmes présentent deux phases d'initiations plagiotropes: l'une imposée par un "état orthotrope" racinaire, l'autre par un "état orthotrope" de tige. Cette deuxième phase nécessite une étude morphogénétique, expérimentale pour saisir les rapports entre le méristème caulinaire apical et les méristèmes racinaires.

Par ailleurs, la phase orthotrope racinaire est plus ou moins développée, et même nulle chez l'*Avicennia nitida* (Chapman 1944). De même, l'initiation de racines à partir de la tige peut être réduite à la base du tronc, ou, au contraire, s'étendre aux branches comme chez les *Ficus* (Troll 1941-1943) et de nombreuses lianes. En outre, la tige plagiotrope a également acquis la faculté d'élaborer des racines. Paradoxalement chez les espèces à "métamorphose", la phase orthotrope ne produit plus de racines!

4.1.3. Le système racinaire secondaire (fig. 5c)

Le système primaire avorte très tôt – cas des Monocotylédones, où ne s'exprime pas – cas de l'*Avicennia nitida.* Il est remplacé par un système racinaire secondaire décrit précédemment.

Un tel système qui tend à disposer ses racines tout le long de l'axe aérien dispense la plante d'un tronc puissant et favorise l'évolution vers les formes lianescentes, épiphytiques ou herbacées. Ainsi chez certaines Mélastomacées, Pipéracées, Acanthacées – arbustives ou herbacées, les formes rampantes ou stolonifères produisent des racines issues de leur tige.

Les Monocotylédones ont particulièrement développé le système racinaire secondaire, et occupent de nombreuses niches écologiques. Ainsi les Broméliacées se

sont elles libérées du substrat terrestre, les racines sont produites par l'axe aérien qui sert lui-même de substrat, les racines devenant intracaulinaires (Bonny 1968).

5. La réitération

5.1. La réitération racinaire

5.1.1. Présentation

"La réitération du modèle est l'apparition d'axes latéraux traduisant des séquences de différenciations mises en place lors de la réalisation du modèle..." (Oldeman 1974).

La réitération est une stratégie de croissance de la plante qui lui permet d'assimiler au mieux l'énergie incidente. "Un apport d'énergie écologique à un système végétal fonctionnant à son maximum d'assimilation exige une solution pour utiliser cette énergie: le système doit s'agrandir – chez un arbre conforme au modèle initial et sur lequel tous les méristèmes actifs fonctionnent à leur maximum d'expansion, la production de nouveaux méristèmes selon ce modèle peut être trop lente pour permettre la transformation de la totalité de l'énergie d'assimilation.

L'agrandissement ultérieur de l'appareil aérien – ou souterrain – n'est alors possible qu'en activant des méristèmes de réitération" (Oldeman 1974).

La rhizosphère est généralement limitée à une couche essentiellement superficielle du sol (Longman & Jenik 1974). Le développement de l'appareil aérien s'effectue en hauteur alors que l'extension de l'appareil souterrain s'effectue en surface, sur une très faible profondeur (Stout 1956, Lyford & Wilson 1964).

Ainsi, lors d'une réitération racinaire une phase orthotrope ne se justifie pas. Il est inutile de doubler l'axe primaire vertical pour un accroissement en surface. La réitération racinaire sera donc essentiellement plagiotrope. C'est alors une réitération partielle (Oldeman 1974).

Cependant, sur des sols limoneux très profonds, une réitération totale issue de grosses racines latérales élaborant à partir d'une phase orthotrope un système plagiotrope s'avère possible.

5.1.2. Exemples de réitérations racinaires

Lyford & Wilson (1964) décrivent chez l'*Acer rubrum* des racines "adventives" tardives reconstituant la séquence plagiotrope: l'axe de cette racine est un macrorhize qui initie soit des racines de même nature, soit des brachyrhizes. Nous interprétons une telle racine comme une réitération partielle du système racinaire.

Les espèces héliophiles à racines échasses *(Cecropia, Musanga, Macaranga...)* présentent des échasses initiées hors de toute séquence acropète. Ces racines ont valeur de réitérations partielles.

De même, si les pneumatophores en arceaux (3.1.3.) qui émergent d'une racine horizontale, sont ordonnés (Oldeman 1971; voir Troll 1941),[1] ceux qui sont issus d'autres arceaux constituent de tels enchevêtrements qu'une séquence d'apparition ordonnée est somme toute improbable. De plus, chez le *Symphonia globulifera* de jeunes pneumatophores sortent de vieux arceaux épaissis qui ont déjà donné plusieurs séries d'enjambements. Nous pensons qu'il s'agit de réitérations partielles au sein du système plagiotrope (fig. 2c) (Oldeman 1974).

La réitération totale a été décrite et interprétée comme telle par Veillon (inéd.) chez l'*Araucaria rulei* et l'*A. columnaris:* des axes à géotropisme positif élaborant des étages de racines latérales horizontales s'initient à la face inférieure des racines latérales plagiotropes du premier verticille (fig. 5d). Ils constituent des systèmes identiques au système initial.

Les *Araucaria* décrits par Veillon poussent sur des sols homogènes sur 3 mètres de profondeur qui justifient la réalisation de réitération totale.

5.2. Rapport entre réitération aérienne et réitération racinaire

5.2.1. Observations diverses

Veillon (inéd.) infirme toute relation entre les réitérations des deux systèmes chez les *Araucaria* du fait qu'il observe chez certains pieds des réitérations aériennes sans qu'il y ait de réitérations racinaires.

Dans certains cas cependant un rapport semble établi:

a) La réitération aérienne s'accompagne d'une production racinaire ce qui peut directement se traduire par la formation de racines à sa base. Jenik (1973) regroupe de tels cas dans le modèle physionomique qu'il nomme "modèle Protomegabaria". Ces racines issues de réitérations présentent différents degrés de développement suivant qu'elles atteignent ou non le sol.

b) La réitération marque ainsi une tendance vers la multiplication végétative:

- les arbres à échasses *(Cecropia, Musanga, Macaranga)* présentent souvent des troncs réitérés flanqués de leurs propres échasses;
- ceci est particulièrement net dans le cas des drageons, réitérations aériennes à partir d'un axe racinaire, qui souvent reconstituent une phase pivotante.

c) Les liaisons entre réitérations racinaires et aériennes sont parfois nettes. En particulier, les arbres à troncs canellés, les platanes et les arbres fruitiers régulièrement taillés montrent des lobes ou bourrelets reliant les principaux axes racinaires aux branches réitérées. C'est dans cette optique que les contreforts seront envisagés.

[1] MacCarthy (1962) suggère cependant la néoformation des pneumatophores sur la racine horizontale de *Mitragyna stipulosa.*

5.2.2. Les contreforts

5.2.2.1. Présentation

Parmi les curiosités que recèle la forêt tropicale dense humide, les contreforts occupent une place respectable. En effet, nombreux sont les auteurs qui ont considérés ces structures en particulier entre 1920 et 1930: Chipp (1922), Senn (1923), Navez (1930), Petch (1930), Francis (1924, 1931), et dans une période récente un intérêt nouveau pour ces structures s'est traduit par les travaux de Herbert (1963), Smith (1972), Henwood (1973) et Baker (Appendix in Henwood 1973).

5.2.2.2. Répartition systématique

Les données sur ce sujet sont rassemblées par Richards (1952) et Schnell (1970). Les espèces possédant ces structures se répartissent dans de nombreuses familles. Pour exemple, nous donnerons un relevé que nous avons effectué à la station ORSTOM de Saul, Guyane française, sur le tracé "Carbet-Mais", de la crique Cochon au plateau de la Douane (environ 1 km). Nous n'avons considéré que les arbres numérotés et déterminés par les prospecteurs de l'Office national des forêts.

Ainsi les seize espèces à contreforts relevées de part et d'autre du layon se répartissent en dix familles (tab. 2). Une telle dispersion amène Schnell (1970) à conclure: "le large étalement taxonomique de ces structures montre qu'elles sont sans rapport avec les groupes systématiques et suggère qu'il s'agit de convergence, pour lesquelles un lien avec le milieu tropical humide paraît pouvoir être envisagé".

Par ailleurs, la forme et l'aspect des contreforts diffèrent selon les espèces mais s'avèrent suffisamment stables pour une espèce donnée pour qu'ils puissent servir

Espèce	*Famille*	*Nom créole*
Caryocar sp. pl.	Caryocaracées	Chawari
Dicorynia guianensis	Césalpiniacées	Singa petou
Ayedendron canella	Lauracées	Liba apissi
Tetragastris altissima	Burseracées	Sali
Eschweilera odora	Lecythidacées	Baikaaki
Lactia procera	Flacourtiacées	Kaiman oudou
?	?	Lebi karapa
Protium sp. pl.	Burseracées	Tingi moui
Swartzia benthamiana / *Swartzia grandiflora*	Césalpiniacées	Mongo goué goué
Terminalia amazonia	Combretacées	Anangossi
Pouteria melanopoda	Sapotacées	Akouassiba
Tapirira guianensis	Anacardiacées	Aganiamaie
Hymenolobium flavum	Papilionacées	Geli kabissi
Sclerolobium melinonii	Césalpiniacées	Diagidia
Vers le circuit la fumée, sur 50 m en partant du plateau de la Douane:		
Hymenaea courbaril	Césalpiniacées	Loka
Microphilis guianensis	Sapotacées	Momanten

N.B.: plusieurs espèces ont été rencontrées plusieurs fois, c'est le cas des:

Terminalia amazonia, Eschweilera odora et *Hymenolobium flavum*

Tableau 2

à sa reconnaissance. Chipp (1922) propose une clef de détermination d'arbres basée sur la forme et l'aspect des contreforts. Letouzey (1969) décrit les contreforts caractéristiques des grandes espèces arborées de la forêt tropicale africaine.

5.2.2.3. Répartition géographique

Les arbres à contrefort sont une exclusivité du monde tropical et principalement de la forêt dense humide, bien que des structures analogues aient été décrites chez des arbres de régions tempérées (*Populus italica,* Senn 1923; épicéa des forêts du Jura, Chevalier 1933), mais rien de tel que les grandes formations des *Terminalia, Ficus, Hymenolobium, Pterocarpus...*

Smith (1972) considère que le milieu "type" de l'arbre à contreforts est le bas-fond forestier. En Guyane, ces structures ne nous ont pas semblées caractéristiques des bas-fonds. Elles se rencontrent sur les pentes et aux sommets des collines spécifiques de la topographie guyanaise avec une fréquence aussi grande sinon supérieure à celle des bas-fonds. Les plus grands arbres dans notre relevé se situent au sommet du plateau de la Douane, il s'agit du grand "Bois-Didier", *Terminalia amazonia* (55 m) et de l'*Hymenolobium flavum* de la parcelle étudiée par Oldeman (1974).

En outre, la diminution de la fréquence des arbres à contreforts avec l'augmentation d'altitude ne nous est pas apparue évidente en Guadeloupe. La forêt des Bains-Jaunes, sur les flancs de la Soufrière recèle de nombreux arbres à contreforts *(Sloanea, Tapura, Pouteria)* comme le notent d'ailleurs Stehle & Stehle (1958). En fait, une étude statistique s'avère nécessaire pour déceler une influence de ce facteur.

5.2.2.4. Interprétations

L'ensemble des hypothèses concernant le déterminisme de la formation des contreforts sont exposées par Richards (1952) et reprises par Schnell (1970). Deux tendances s'expriment en fait, l'interprétation mécanique et l'interprétation trophique.

5.2.2.4.1. Interprétation mécanique. – Navez (1930) présente une étude statistique indiquant une relation entre l'orientation des contreforts et la direction des vents dominants. Les contreforts fonctionneraient comme des câbles de tension. Henwood (1973) propose une démonstration physique du rôle des contreforts: pour une force donnée, la tension s'exerçant sur les racines d'un arbre est d'autant plus faible que la base de l'arbre est plus large. Une telle démonstration s'applique tout aussi bien aux systèmes racinaires des arbres européens décrits par Stout (1956) et n'est pas spécifique des arbres à contreforts. D'ailleurs, elle ne tient pas compte de la hauteur de ceux-ci.

Baker (1973) montre statistiquement que la longueur des contreforts n'est pas influencée par le vent, mais que le nombre de contreforts est plus important du côté au vent. De plus, l'auteur note que la hauteur moyenne est supérieure du côté des vents dominants, bien que la hauteur par individu soit plus grande du côté opposé, où les contreforts sont moins nombreux.

Davis & Richards (1933), en Guyane britanique n'observent pas de relation entre la disposition des contreforts et la direction du vent bien que celle-ci soit constante.

La position des contreforts sur les pentes a également été impliquée. Henwood (1974) constate cependant que les observations sont souvent contradictoires d'une espèce à l'autre.

En fait, la seule observation d'une action mécanique de racines horizontales est donnée par Jenik (1971a) chez l'*Entandrophragma angolense* (Méliacées) où une énorme racine horizontale de 20 mètres de long courant à la surface du sol est soulevée d'une hauteur de 50 centimètres. Mais cet arbre ne présente pas de contrefort. Un rôle de tension des racines de *Ficus* a été démontré par Zimmerman & al. (1968) qui proposent une étude histologique des "Bois de Tension".

L'hypothèse d'un déterminisme physique pour la formation des contreforts a pour départ l'assertion commune que les arbres possédant ces structures présentent un enracinement essentiellement superficiel (Kerfoot 1963). De plus, Blancaneaux (1971a, b), lors de profils pédologiques en Guyane ne signale que très rarement des racines au delà de 60 centimètres de profondeur.

Cependant, Mensah & Jenik (1968) constatent que si une très importante fraction de la biomasse est en surface, représentée par des racines petites et nombreuses (chevelus racinaires), la "charpente racinaire" constituée de racines épaisses et très peu nombreuses s'enfonce au contraire.

Nous avons dégagé les contreforts d'un "Bois-Didier" (*Terminalia amazonia,* Combrétacées): à la face inférieure du contrefort, des racines de diamètre respectable (5 à 10 centimètres et plus) s'enfoncent verticalement, leur départ se situant donc à 1 mètre sous le niveau du sol. De plus, la partie centrale du système racinaire continue sous les contreforts, nous n'avons pu suivre son comportement (fig. 6a).

Nous avons également observé le système racinaire de *Trattinickia rhoifolia* (Burséracées) qui présente des contreforts et un axe vertical central (fig. 6b).

Il semble néanmoins que les arbres à contreforts ne possèdent que rarement un pivot central (Petch 1930, Davis & Richards 1933, Smith 1972) ce qui ne signifie pas que leur enracinement soit superficiel. Au contraire, chez les *Terminalia amazonia* (Combretacées) et *Sloanea dentata* (Elaeocarpacées) une multitude de pivots issus à la face inférieure des contreforts s'enfoncent profondément dans le sol (fig. 15).

Au bilan, il s'avère impossible de dégager une unité de faits en faveur d'une signification mécanique des contreforts. Ces structures interviennent certainement dans le maintien de l'arbre comme l'indiquent les résultats de Senn (1923), Navez (1930), Baker (1973). Autrement dit, leur orientation peut être influencée par les facteurs physiques.

5.2.2.4.2. Interprétation trophique et nature du contrefort. – Petch (1930) pense que le flux de sève circulant dans la racine puis dans le tronc y favorise la production ligneuse correspondant au contrefort. Richards (1952), puis Schnell (1970) soulignent qu'une telle hypothèse admet l'existence de voies de circulation de sève privilégiée dans le tronc.

En fait le contrefort ne semble pas se développer à partir du tronc: celui-ci a la forme d'un cône renversé au niveau des contreforts (Richards 1952, Smith 1972) et le contrefort apparaît alors comme une expansion ligneuse verticale de la racine.

De plus, les grands arbres de la forêt ont des contreforts très longs et ramifiés qui en surface s'étendent très loin du tronc (fig. 6d, e). Il est difficile de concevoir comment le tronc aurait pu élaborer de telles structures et il s'avère plus simple d'y voir un développement ligneux vertical des racines. Enfin, la croissance des contreforts s'effectue selon la longueur de la racine et non selon la hauteur du tronc (Francis 1924; fig. 6f).

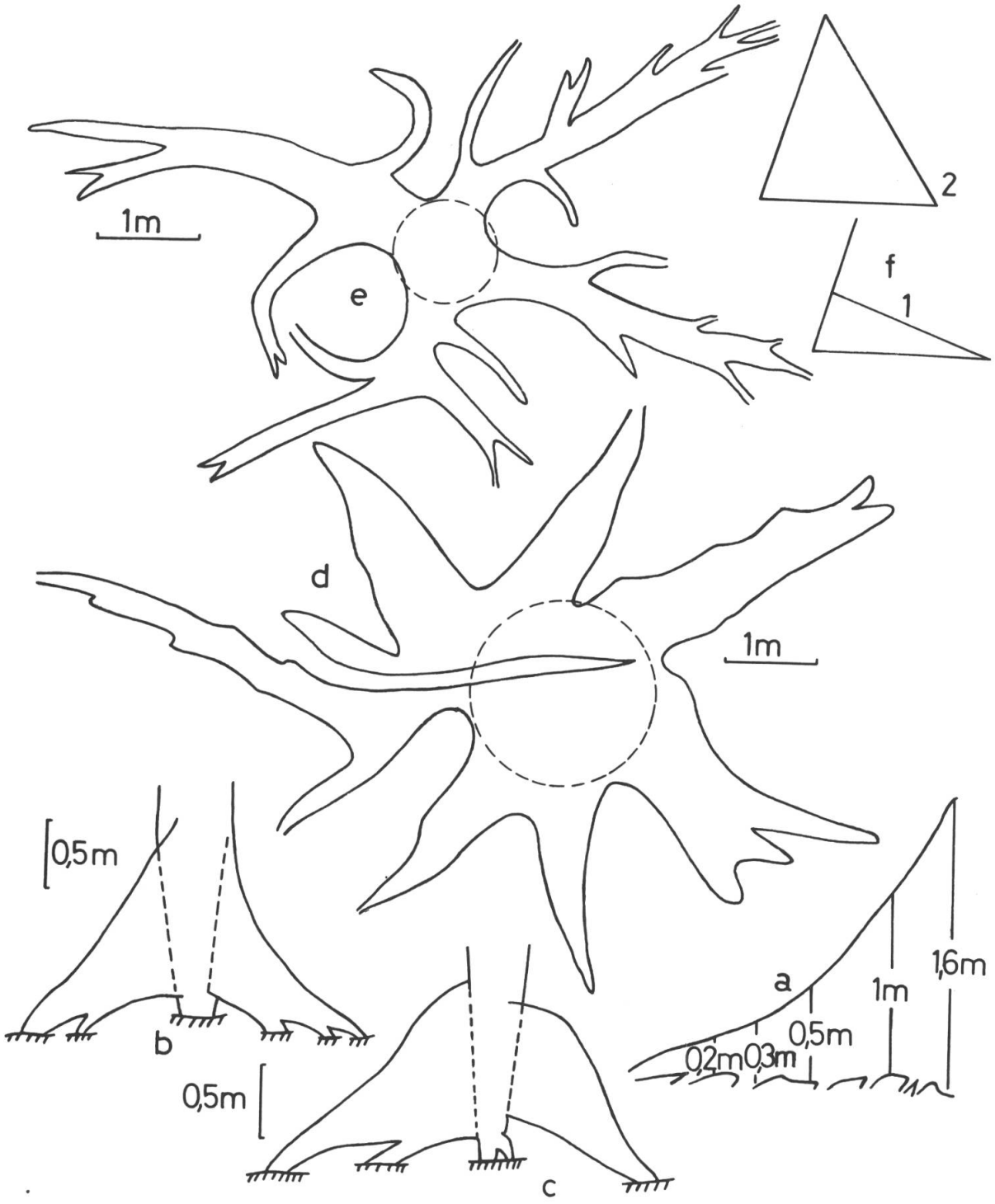


Fig. 6. – **a**, contreforts de *Terminalia amazonia*. **b**, contreforts de *Trattinickia rhoifolia*. **c**, contreforts-échasses du Niangon. **d**, surface couverte par les contreforts de *Terminalia amazonia*. **e**, surface couverte par les contreforts de *Hymenolobium flavum*. **f**, mode de croissance du contrefort selon Francis (1924).

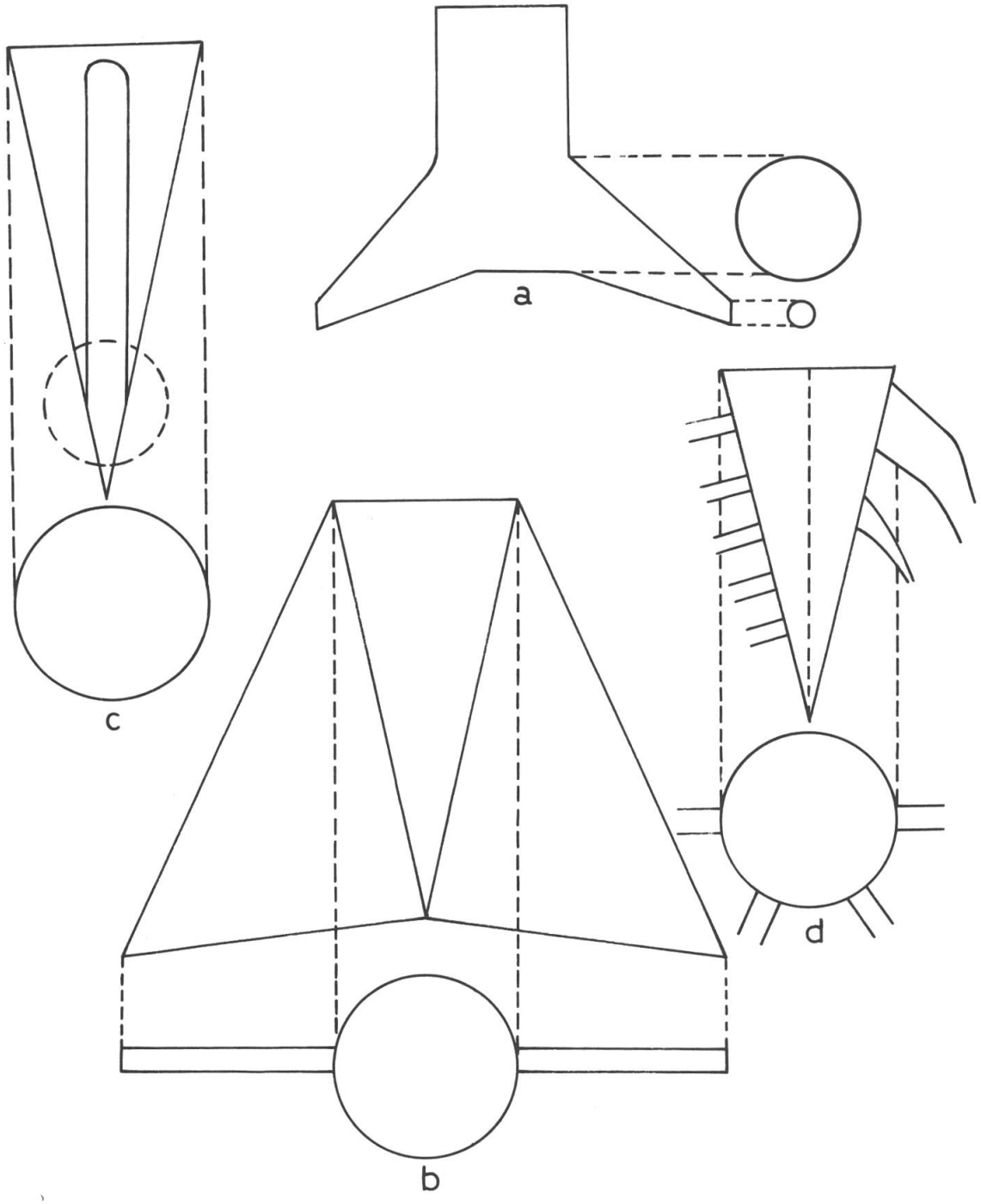


Fig. 7. – **a,** système racinaire sur tronc cylindrique: la base des racines. Il peut s'accroître diamétralement (cf. Stout 1956). **b,** système racinaire à contreforts (d'après Smith 1972). **c,** la forme cônique de la base du tronc des arbres à contreforts impose le développement en hauteur de ces structures. **d,** développement des échasses sur une base de tronc cônique: soit de nombreuses racines de section circulaire et de diamètre assez faible, soit des racines peu nombreuses mais prenant à la forme des contreforts.

Par contre, les "contreforts des branches" chez les *Ceiba, Bombax,* etc., montrent bien qu'il ne s'agit pas de structures spécifiquement racinaires.

Il est intéressant de rapprocher les systèmes à contrefort des appareils souterrains d'arbres de région tempérée décrits par Stout (1956). Il s'agit des systèmes ne présentant pas de pivot; les racines latérales ont un diamètre relativement constant, sauf à proximité de l'axe 1 où elles développent une forme en tronc de cône prononcée. L'accroissement ligneux est alors périphérique. Les deux systèmes racinaires nous apparaissent analogues (fig. 7a, b). Mais, pour quelle raison les contreforts se développent-ils verticalement?

Le tronc a une forme de cône renversé à l'endroit où s'appliquent les contreforts. La hauteur du cône peut atteindre plusieurs mètres chez les *Hymenolobium flavum, Ceiba pentandra, Piptadeniastrum...* pour des diamètres de troncs de 1 à 2 mètres. Une racine insérée sur un cône aussi effilé ne peut se développer en conservant une section basale circulaire: le développement vertical du contrefort est pratiquement imposé par la finesse relative du cône (fig. 7c).

Les arbres à racines échasses présentent également une base de tronc en forme de cône renversé. La politique de ces plantes consiste à former de nombreuses racines de diamètre modeste, ce qui correspond au système pivotant massif de *Carya glabra* décrit par Stout (1956). Cependant, il est fréquent d'observer des échasses s'élargissant en hauteur et il en résulte des figures semblables aux contreforts (fig. 7d). Il semble même que des intermédiaires existent entre échasses et contreforts.

Ceci est particulièrement net chez les niangons, *Tarrietia utilis* (Sterculiacées) (fig. 6c).

5.2.2.5. Signification architecturale du contrefort

L'arbre réalise son modèle architectural en sous-bois. Sa croissance se poursuit conforme au modèle jusqu'à ce qu'il atteigne la zone écologique caractérisant la voûte forestière. Il peut alors réitérer afin d'intégrer l'ensemble du présent (Oldeman 1974).

Par ailleurs, Francis (1924) souligne l'apparition relativement tardive des contreforts. Nous rapprocherons donc ces structures du phénomène de réitération.

La réitération s'accompagne d'une augmentation de la production racinaire et par conséquent des activités de transfert. Le débit plus important de sève nécessite, pour être écoulé, une production ligneuse verticale de la racine au tronc.

En effet, celle-ci est imposée au niveau structural par la forme en cône renversé de la base du tronc, et, au niveau physiologique, par la faible intensité des courants latéraux de sève dans cette zone (Chalk & Akpalu, 1963).

Ainsi le contrefort prend une signification trophique: il relie les principaux axes racinaires aux réitérations aériennes.

Nous avons conscience que cette interprétation architecturale du contrefort n'est qu'une hypothèse. Elle a cependant l'avantage de rénover l'aspect trophique délaissé par les auteurs. Un rôle mécanique ne peut être nié mais il est secondaire.

Conclusion

L'étude de l'architecture du système racinaire a été abordée par l'analyse de la nature des axes racinaires.

Le système racinaire paraît voué à la plagiotropie. Un état orthotrope induit la différenciation plagiotrope. Si cet état primaire avorte, le système plagiotrope se trouve élaboré à partir d'une phase orthotrope de tige, c'est le cas des Monocotylédones.

Chez les Dicotylédones le système plagiotrope est hiérarchisé. Il présente deux types de racines: le *macrorhize,* axe de différenciation orthotrope ou plagiotrope et le *brachyrhize* spécifiquement plagiotrope. Morphogénétiquement la formation du brachyrhize est sous le contrôle de l'apex du macrorhize.

Chez les Palmiers deux types analogues aux précédents ont été définis, mais la notion de hiérarchie n'a pas de bases morphogénétiques en raison de l'absence totale des travaux expérimentaux sur les racines de ces plantes.

L'analyse de l'état plagiotrope a permis d'interpréter les pneumatophores comme des racines plagiotropes. Ce sont des macrorhizes spécialisés (croissance verticale, tissus aérenchymateux, lacunaires) dont le rôle est d'assurer la fonction d'absorption par production intense de chevelus racinaires et de drainer l'oxygène vers ces derniers.

Par ailleurs ces considérations sur la plagiotropie conduisent à saisir la nature des racines échasses.

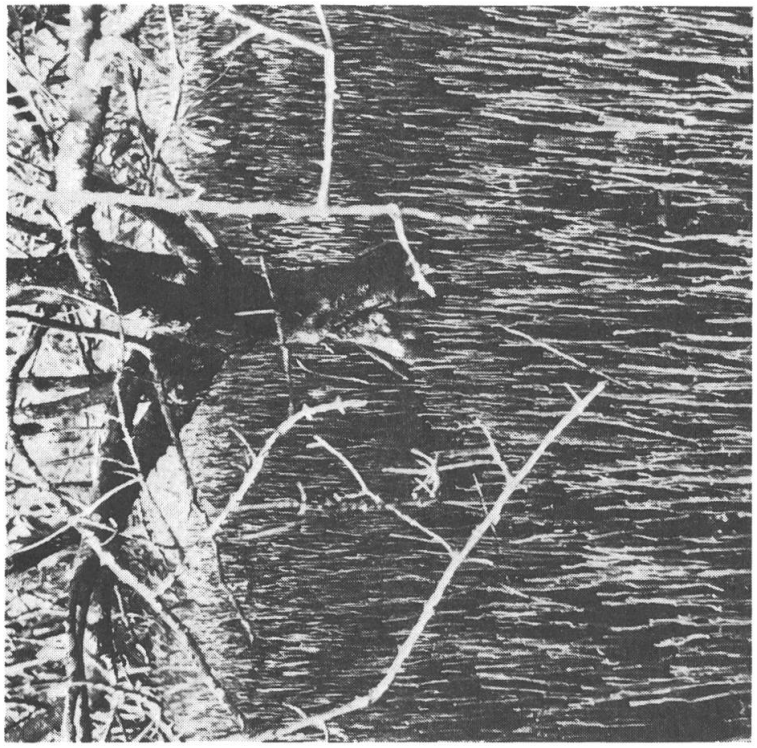
Chez le Palmier, *Iriartea exorrhiza,* les échasses sont une spécialisation de la racine latérale monocotylédonienne dont le rôle semble converger avec celui des pneumatophores. Ainsi la grosse échasse couverte d'épines homologuées aux pneumatorhizes fournirait l'oxygène au système "absorbant" du type juvénile qu'elle a initié.

Alors que chez les Dicotylédones, l'analyse de la notion de racine adventive a permis de dissocier les racines issues de tige selon un ordre acropète des racines néoformées. Ces dernières correspondent en fait à la plupart des définitions de la racine adventive. Elles ont été interprétées comme des réitérations partielles du système racinaire.

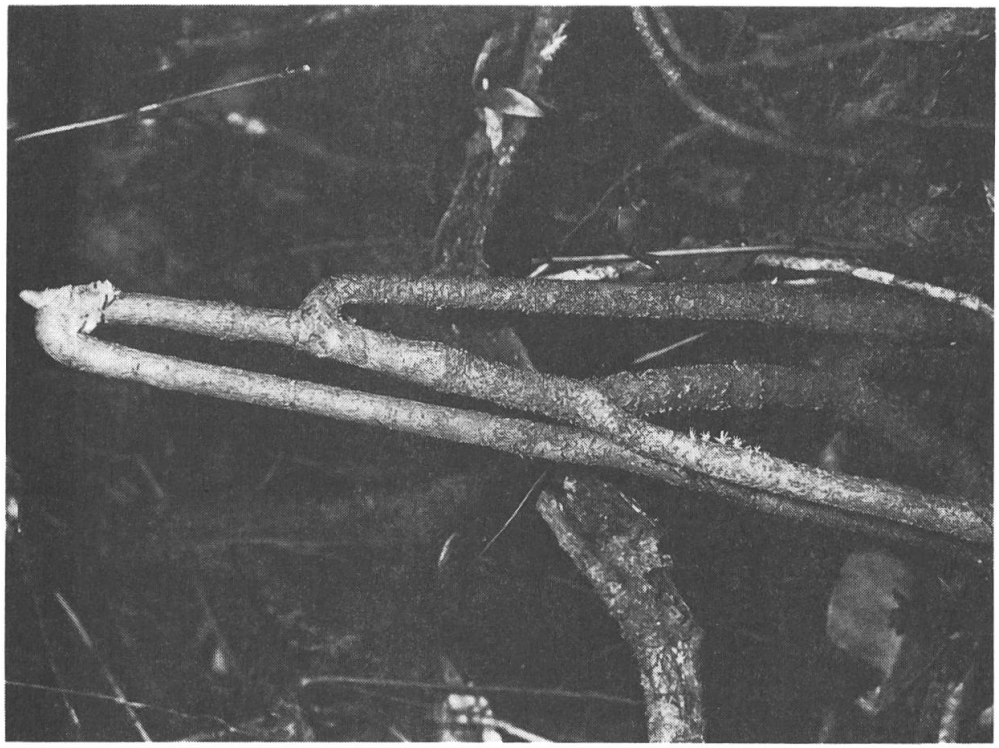
Au total trois types de systèmes racinaires se dégagent:

- le système racinaire primaire constitué d'un état orthotrope élaborant un système plagiotrope;
- le système mixte où le système primaire déficient est remplacé par un système secondaire plagiotrope élaboré à partir de la tige par la phase orthotrope de tige, parfois par des axes plagiotropes aériens;
- le système secondaire qui remplace précocement un système primaire abortif. Le système mixte ne s'en distingue que par la persistance d'un système racinaire primaire jusqu'à un stade avancé.

Enfin, les concepts architecturaux débouchent sur une interprétation trophique des contreforts qui relieraient les principaux axes racinaires aux réitérations aériennes.

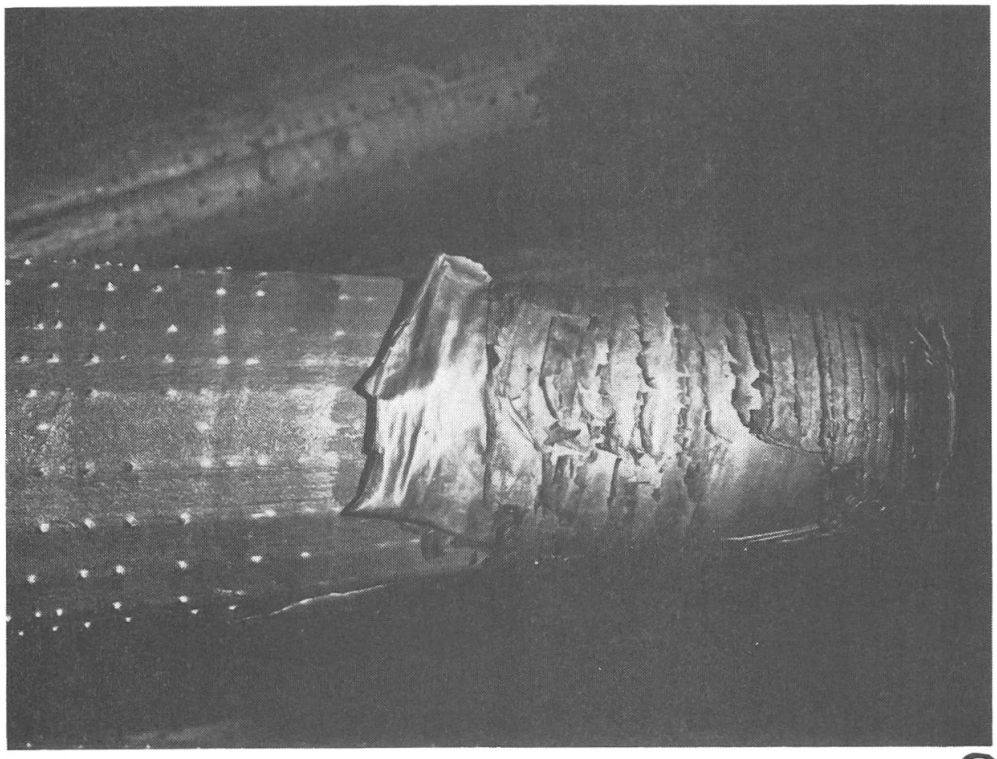


8



9

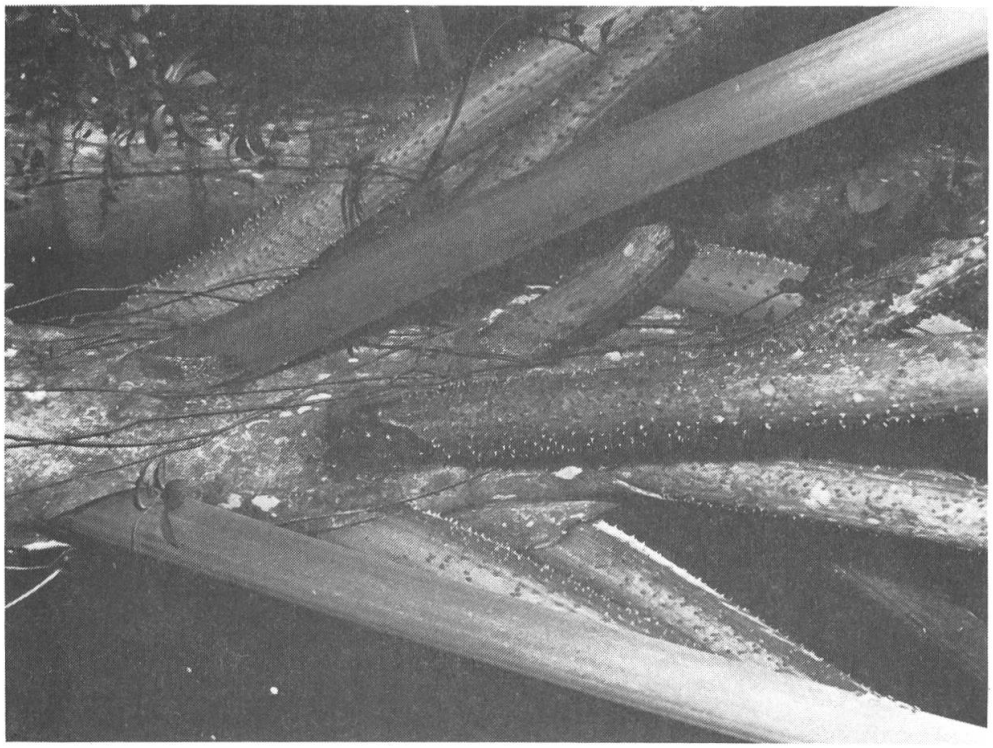
Fig. 8. – Pneumatophores dressés d'*Avicennia nitida*.
Fig. 9. – Pneumatophores en arceaux de *Symphonia globulifera*.
(Photos: Francis Hallé.)



10

11

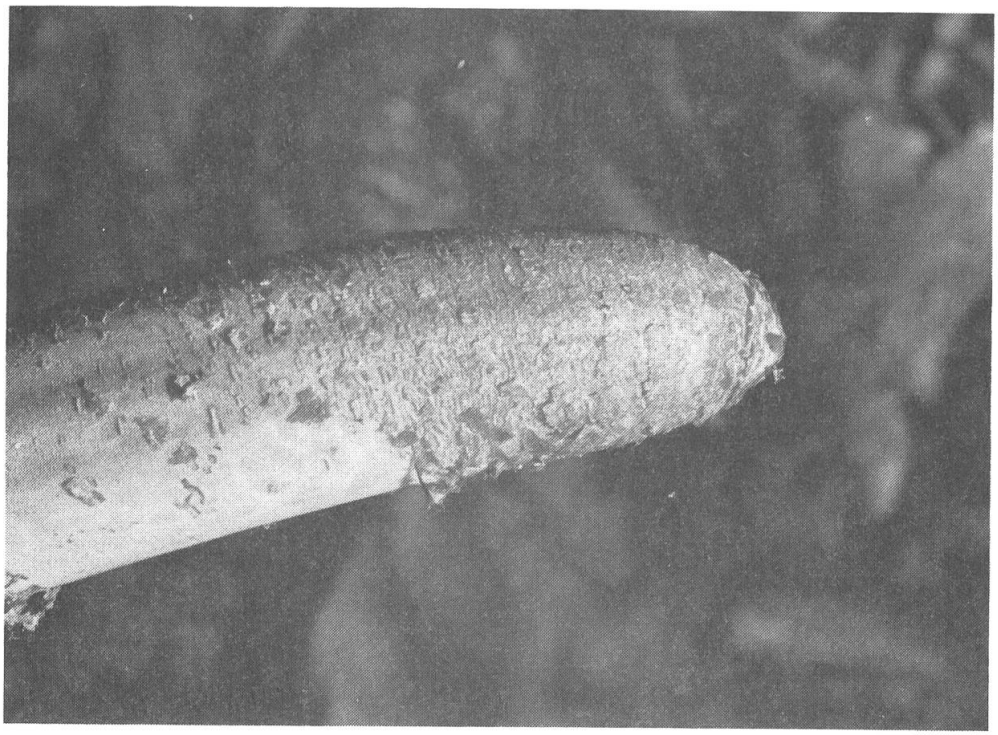
Fig. 10. – Extrémité d'une échasse de *Pandanus* sp.
Fig. 11. – Pneumatorhizes sur racines d'ordre II d'*Euterpe oleracea*.
(Photos: Francis Hallé.)



12

13

Fig. 12. – Cône de racines-échasses d'*Iriartea exorrhiza.*
Fig. 13. – Cône de racines-échasses d'un jeune *Iriartea exorrhiza* avec une échasse en formation.
(Photos: Francis Hallé, fig. 12; Francis Kahn, fig. 13.)



14

15

Fig. 14. – Extrémité d'une échasse qui n'a pas encore atteint le sol.
Fig. 15. – Contreforts de *Sloanea dentata* dégagés partiellement par l'érosion.
(Photos: Francis Kahn.)

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Adamson, R. S. (1910). Note on the roots of Terminalia arjuna Bedd. *New Phytol.* 9: 150-156.

Attims, Y. & G. Cremers (1967). Les radicelles capillaires des palétuviers dans une mangrove de Côte-d'Ivoire. *Adansonia* 7: 547-551.

Blancaneaux, P. (1971a). *Etude pédologique au 1/30 000 du bassin versant expérimental de la Crique Grégoire, Sinnamary, Guyane française.* [Rapport polycopié] ORSTOM, Cayenne.

– (1971b). *Note de pédologie guyanaise. Les Djougoung Pété du bassin versant expérimental de la Crique Grégoire, Sinnamary, Guyane française.* [Rapport polycopié] ORSTOM, Cayenne.

Bonny, G. (1968). Contribution à l'étude anatomique des Broméliacées. *Adansonia* 8: 552-575.

Bouillenne, R. (1924). *Les racines échasses de Iriartea exorrhiza (Palmiers) et de Pandanus div. sp. (Pandanacées).* Bruxelles.

Boullard, B. (1968). *Les Mycorrhizes.* Masson, Paris.

Chalk, L. & J. P. Akpalu (1963). Possible relation between the anatomy of the wood and buttressing. *Commonw. Forest. Rev.* 42: 53-58.

Chapman, V. J. (1944). 1939 Cambridge University Expedition to Jamaïca. Part. 3. The morphology of Avicennia nitida Jacq. and the function of its pneumatophores. *J. Linn. Soc. Bot.* 52: 487-533.

– (1947). Secondary thickning and lenticels in Avicennia nitida Jacq. *Proc. Linn. Soc. London* 158: 2-6.

Charrier, A. (1966). Contribution à l'étude de la morphogénèse et de la multiplication végétative du cacaoyer (Theobroma cacao L.). *Café, Cacao, Thé,* vol. 13: 97-115.

Chevalier, A. (1933). Sur les épicéas à troncs munis de contreforts des forêts du Jura. *Rev. Int. Bot. Appl. Agric. Trop.* 13: 651-655.

Chipp, T. F. (1922). Buttresses as an assistance to identification. *Kew Bull.* 1922: 265-268.

Clowes, F. A. L. (1961). *Apical meristems.* Blackwell, Oxford.

Corner, E. J. H. (1966). *The natural history of palms.* Weidenfeld & Nicolson, London.

Cremers, G. (1973). Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale I. *Candollea* 28: 249-280.

Davis, T. A. W. & P. W. Richards (1933). The vegetation of Morabilli Creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest. II. *J. Ecol.* 22: 106-155.

Dyanat-Nejad, H. (1968). *Etude expérimentale du polymorphisme des racines de la jeune plante du cacaoyer.* Thèse 3e cycle, Orsay.

– (1970). Contrôle de la plagiotropie des racines latérales chez Theobroma cacao L. *Bull. Soc. Bot. France Mém.* 1970: 183-192.

– (1971). Nombre et tropisme des racines néoformées expérimentalement dans l'appareil souterrain du cacaoyer (Theobroma cacao L.). *Bull. Soc. Bot. France Mém.* 1971: 109-123.

– & P. Neville (1972a). Etude sur le mode d'action du méristème radical orthotrope dans le contrôle de la plagiotropie des racines latérales chez Theobroma cacao. *Rev. Gén. Bot.* 79: 319-340.

– & P. Neville (1972b). Etude expérimentale de l'initiation et de la croissance des racines latérales précoces du cacaoyer (Theobroma cacao L.). *Ann. Sci. Nat. Bot.* 13: 211-246.

– & P. Neville (1973). Variation du nombre de faisceaux dans la racine principale du cacaoyer (Theobroma cacao L.). *Rev. Gén. Bot.* 80: 41-74.

Emberger, L. (1960). *Les végétaux vasculaires.* Masson, Paris.

Francis, W. D. (1924). The development of buttresses in Queensland trees. *Proc. Roy. Soc. Queensland* 36: 21-37.

– (1931). The buttresses of rain-forest trees. *Kew Bull.* 1931: 24-26.

Fremond, Y. & A. Orgias (1952). Contribution à l'étude du système radiculaire du palmier à huile. *Oléagineux* 6: 345-350.

Gatin, G. L. (1907). Sur le développement des pneumathodes des palmiers et la véritable nature de ces organes. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 144: 649-651.

Gill, A. M. & P. B. Tomlinson (1969). Studies on the growth of red mangle (Rhizophora mangle L.). Habit and general morphology. *Biotropica* 1: 1-9.

– & P. B. Tomlinson (1971). Studies on the growth of red mangle (Rhizophora mangle L.). Phenology of the shoot. *Biotropica* 2: 109-124.

Granville, J. H. de (1974). Aperçu sur la structure des pneumatophores de deux espèces de sols hydromorphes en Guyane. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.* 23: 3-22.

Hallé, F. & R. A. A. Oldeman (1970). *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.* Masson, Paris.

Harley, J. L. (1969). *The biology of mycorrhiza.* Leonard Hill, London.

Henry, P. (1959). Croissance et développement chez Elaeis guineensis Jacq. De la germination à la première floraison. *Rev. Gén. Bot.* 66: 5-34.

Henwood, K. (1973). A structural model of forces in buttressed tropical rain forest trees. *Biotropica* 5: 83-89.

Herbert, D. A. (1963). Aerial buttressing of Elaeocarpus grandis. *Austral. J. Sci.* 26: 120-121.

Holttum, R. E. (1954). *Plant life in Malaya.* Longmans, London.

Jenik, J. (1965). Root pneumatophores in Anthocleista nobilis. *J. W. African Sci. Assoc.* 10.

– (1967). Root adaptations in West African trees. *J. Linn. Soc. Bot.* 60: 25-29.

– (1970a). Root system of tropical trees 4. The stilted peg-root of Xylopia staudtii Engl. et Diels. *Preslia* 42: 25-32.

– (1970b). Root system of tropical trees 5. The peg-root and the pneumathodes of Laguncularia racemosa Gaertn. *Preslia* 42: 105-113.

– (1971a). Root system of tropical trees 6. The aerial roots of Entandrophragma angolense (Welw). C. DC. *Preslia* 43: 1-4.

– (1971b). Root system of tropical trees 7. The facultative peg-roots of Anthocleista nobilis G. Don. *Preslia* 43: 97-104.

– (1973). Root system of tropical trees 8. Stilt-roots and allied adaptations. *Preslia* 45: 250-264.

– & B. J. Harris (1969). Root-spines and spine-roots in Dicotyledonous trees of tropical Africa. *Österr. Bot. Z.* 117: 128-138.

– & J. Kubikova (1969). Root system of tropical trees 3. The heterorhizis of Aeschynomene elaphroxylon (Guill. et Perr.) Taub. *Preslia* 41: 220-226.

– & K. O. A. Mensah (1967). Root system of tropical trees 1. Electrophic mycorrhizae of Afzelia africana Sm. *Preslia* 39: 59-65.

– & D. N. Sen (1964). Morphology of root system in trees: a proposal for terminology. *Tenth International Botanical Congress, Abstracts of papers:* 393-394. Edinburgh.

Jost, L. (1887). Ein Beitrag Zur Kenntniss der Athmungsorgane der Pflanzen. *Bot. Z.* 37: 601-642.

Kramer, P. J. (1956). Roots as absorbing organs. *Handbuch der Pflanzen-Physiologie* 3: 188-214.

Kerfoot, O. (1963). The root system of tropical forest trees. *Commonw. Forest. Rev.* 42: 19-26.

Kozlowski, T. T. (1971). *Growth and development of trees. Seed germination, ontogeny and shoot growth.* Academic Press, New York, London.

Kubikova, J. (1967). Contribution to the classification of root systems in woody plants. *Preslia* 39: 236-243.

Letouzey (1969). *Manuel de botanique forestière.* 3 vol. CTFT, Nogent-sur-Marne.

Longman, K. A. & J. Jenik (1974). *Tropical forest and its environment.* Longmans, London.

Lyford, W. H. & B. F. Wilson (1964). Development of the root system of Acer rubrum L. *Harvard Forest Paper* 10.

MacCarthy, J. (1962). The form and the development of knee roots in Mitragyna stipulosa O. Ktze. *Phytomorphology* 12: 20-30.

Mangenot, G. (1973). Données élémentaires sur l'angiospermie. *Ann. Univ. Abidjan, Sér. E,* 6/1.

Médard, R. (1973). Morphogénèse du manioc, Manihot esculenta Crantz. (Euphorbiacées-Crotonoïdées): étude descriptive. *Adansonia* 13: 483-494.

Mensah, K. O. A. & J. Jenik (1968). Root system of tropical trees 2. Features of the root system of Iroko (Chlorophora excelsa Benth. et Hook.). *Preslia* 40: 21-27.

Navez, A. E. (1930). On the distribution of tabular roots in Ceiba (Bombacaceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. Washington* 16: 339-344.

Ogura, Y. (1960). Mangrove and swamp plants. *Bot. Mag. Tokyo* 54: 389-404.

Oldeman, R. A. (1969). *Etude biologique des pinotières de la Guyane française.* [Rapport polycopié] ORSTOM, Cayenne.

– (1971). Un Eschweilera (Lecythidaceae) à pneumatophores en Guyane française. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.* 15: 21-27.

– (1974). *L'architecture de la forêt Guyanaise.* ORSTOM, Paris.

Petch, T. (1930). Buttress root. *Ann. Roy. Bot. Gard. (Peradeniya)* 11: 277-285.

Pitot, A. (1958). Rhizophores et racines de Rhizophora sp. *Bull. Inst. Franç. Afrique Noire* 20: 1103-1138.

Poupon, H. (1972). Description des appareils aériens et souterrains d'Eucalyptus camaldulensis Dehn introduit en Tunisie du Nord. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.* 17: 47-59.

Richards, P. W. (1952). *The tropical rain forest. An ecological study.* University Press, Cambridge.

Riedacker, A. (1973). *Influence du traitement en taillis sur la croissance et la morphogénèse aérienne et souterraine d'Eucalyptus camaldulensis Dehn. au Maroc.* Thèse, Clermont-Ferrand.

Schnell, R. (1970). *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Les problèmes généraux. Vol. 1: les flores, les structures.* Gautiers-Villars, Paris.

Scholander, P. F., L. Van Dam & S. I. Scholander (1955). Gas exchange in the root of mangrove *Amer. J. Bot.* 42: 92-98.

Schoute, J. C. (1910). Die Pneumatophoren von Pandanus. *nn. Jard. Bot. Buitenzorg, Suppl.* 3/1: 216-220.

Senn, G. (1923). Über die Ursachen der Brettwurzelbildung bei der Pyramidenpappel. *Verh. Naturf. Ges. Basel* 35: 405-430.

Smith, A. P. (1972). Buttressing of tropical trees: a descriptive model and new hypotheses. *Amer. Naturalist* 106: 32-46.

Stehle, H. & M. Stehle (1958). *Une excursion à la Soufrière.* Arta, Basse-Terre, Guadeloupe.

Stout, B. (1956). Studies of the root growth of deciduous trees. *Black Rock Forest Bull.* 15.

Troll, W. (1941-1943). *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen,* 3/4: 2007-2736. Koeltz, Königstein.

– & O. Dragendorff (1931). *Über die Luftwurzeln von Sonneratia Linn. f. und ihre biologische Bedeutung.* Springer, Berlin.

Wardlaw, C. W. (1968). *Morphogenesis in plants.* Methuen, London.

Wright, J. O. (1951). Unusual features of the root system of the Oil Palm in West Africa. *Nature* 168: 748.

Yampolski, C. (1924). The pneumatodes on the root of the Oil Palm (Elaeis guineensis Jacq.). *Amer. J. Bot.* 7: 502-512.

Zimmerman, M. H. & C. L. Brown (1971). *Trees. Structure and function.* Springer, Berlin.

– A. B. Wardrop & P. B. Tomlinson (1971). Tension wood in aerial roots of Ficus benjamina L. *Wood Sci. Technol.* 2: 95-104.

Adresse de l'auteur: Laboratoire de botanique, ORSTOM, Centre d'Adiopodoumé, B.P. V51. Abidjan, Côte-d'Ivoire.