

Le marcottage et le drageonnement chez les héli-épiphytes : avantages d'une organisation compartimentée

Juliana PRÓSPERI

ORSTOM, département MAA

Laboratoire de Botanique, UMR 5554 CNRS, Univ. Montpellier II

Introduction

Parmi les formes végétales qui habitent la forêt tropicale humide, existent celles appelées héli-épiphytes. Ces plantes ont la particularité de se développer entre la canopée et le sol. Ligneuses pour la plupart, elles germent sur les branches des arbres forestiers et au cours de leur vie émettent des racines adventives qui vont atteindre le sol et permettre leur alimentation hydrique et minérale.

La niche biologique particulière de ces plantes située entre la canopée forestière et le sol est à la fois riche en compétiteurs et très instable. Leur succès, malgré une situation aussi délicate, repose sur leur aptitude à exacerber la compartimentation naturelle de l'organisme végétal au travers d'un marcottage et/ou d'un drageonnement très actifs. Le premier se produit généralement lors du contact d'une branche de l'héli-épiphyte avec une de l'arbre porteur ou bien par l'émission sous les branches des racines adventives pivotantes qui à terme se transforment en piliers racinaires (cas des banians). Le second se manifeste sur différents types de racines aériennes et terrestres, et conduit à la formation des petits arbres ayant un système racinaire autonome qui peuvent s'individualiser de la plante mère.

Grâce à ces deux processus qui participent à la stratégie de réitération de l'espèce, la plante peut à la fois s'immiscer entre les branches de l'arbre support et atteindre les points de lumière où elle pourra s'accroître, et survivre à une éventuelle destruction partielle de la canopée. La compartimentation correspond chez les héli-épiphytes à une propriété essentielle de leur biologie.

Jusqu'au présent ils ont été cités pour les tropiques 23 familles de plantes vasculaires et une quarantaine de genres avec des représentants héli-épiphytes ligneux (Madison 1977, Putz & Holbrook 1986, ter Steege & Cornelissen 1989, Faber-Langendoen & Gentry 1991).

Cet article présente deux exemples originaires de l'Amérique tropicale : *Coussapoa latifolia* étudiée en forêt guyanaise et *Clusia rosea* observé au Vénézuéla. Ces deux genres sont éloignés phylogénétiquement et ils constituent, avec le genre *Ficus*, les trois les plus riches en espèces héli-épiphytes. Ces deux espèces serviront d'exemple pour montrer le rôle adaptatif de la compartimentation dans la colonisation de l'espace et dans la survie de l'espèce.

Les espèces

Coussapoa latifolia Aublet (Cecropiaceae) appartient à un genre qui comporte 46 espèces, toutes pouvant être des héli-épiphytes (Berg et al. 1990) à port arborescent ou buissonnant.

Cette espèce est largement répandue dans le massif forestier guyanais. Elle commence sa vie à une vingtaine de mètres du sol, dans les dépressions des troncs et dans les fourches des arbres. Adulte, elle peut dépasser les 30 mètres de hauteur. Il est fixé au support par de fines racines latérales formées par le pivot et la base de l'axe caulinaire.

L'unité architecturale du jeune individu (fig. 1a), conforme au modèle de Rauh, est formée de quatre catégories d'axes (Prósperi *et al.* 1995). Le tronc (axe A1) est monopodial orthotrope à phyllotaxie spiralée (2/5) et à croissance rythmique. Sa ramification est immédiate et rythmique : elle donne naissance à des étages de branches situés dans la partie apicale de chaque unité de croissance (acrotonie).

Les branches (axes A2) sont monopodiales à phyllotaxie spiralée et à croissance rythmique. Elles sont orthotropes avec un angle d'insertion d'environ 45°. La ramification, immédiate et rythmique, est acrotone : chaque unité de croissance porte un étage de trois à quatre rameaux (axes A3) disposés radialement autour de l'axe 2. La croissance en épaisseur des branches est indéfinie mais ce sont néanmoins des axes caducs.

Les rameaux A3 et A4 sont des axes agéotropes, cylindriques, à faible croissance secondaire. Ils constituent des ensembles ramifiés à croissance limitée (10-30cm de longueur avant de tomber). Ils assurent l'essentiel de la fonction assimilatrice et la fonction reproductrice, les inflorescences de cet arbre dioïque étant portées latéralement par les axes A4.

Au stade de l'UA, le système racinaire est composé d'une racine principale adventive (pivot) cylindrique d'environ 3-4 centimètres de diamètre, qui descend longitudinalement le long du support. Elle y est fixée par des étages régulièrement espacés de racines latérales qui entourent le tronc et qui peuvent s'anastomoser entre elles. Ce sont des axes cylindriques très fins, ils font plusieurs fois le tour du tronc du support, et ils sont très résistants à la traction.

Le pivot présente des drageons çà et là sur toute sa longueur, parfois jusqu'à proximité du sol. Ce sont des systèmes ramifiés caulinaires qui apparaissent tardivement à partir de bourgeons différenciés dans les tissus de la racine où se produit un renflement localisé, et qui se développent après la mise en place de la cime.

La cime de *Coussapoa latifolia* adulte (fig. 1b) est constituée de plusieurs réitérats, équivalents au tronc, situés à proximité du collet et qui proviennent de la transformation de certaines branches basses (A2) de l'unité architecturale (basitonie). Ce sont des ensembles ramifiés monopodiaux, orthotropes, à croissance et ramification rythmiques constitués de quatre catégories d'axes. Chacun forme un petit houppier dense, bien individualisé qui, en s'affaissant, passe entre les branches maîtresses de la cime de son hôte.

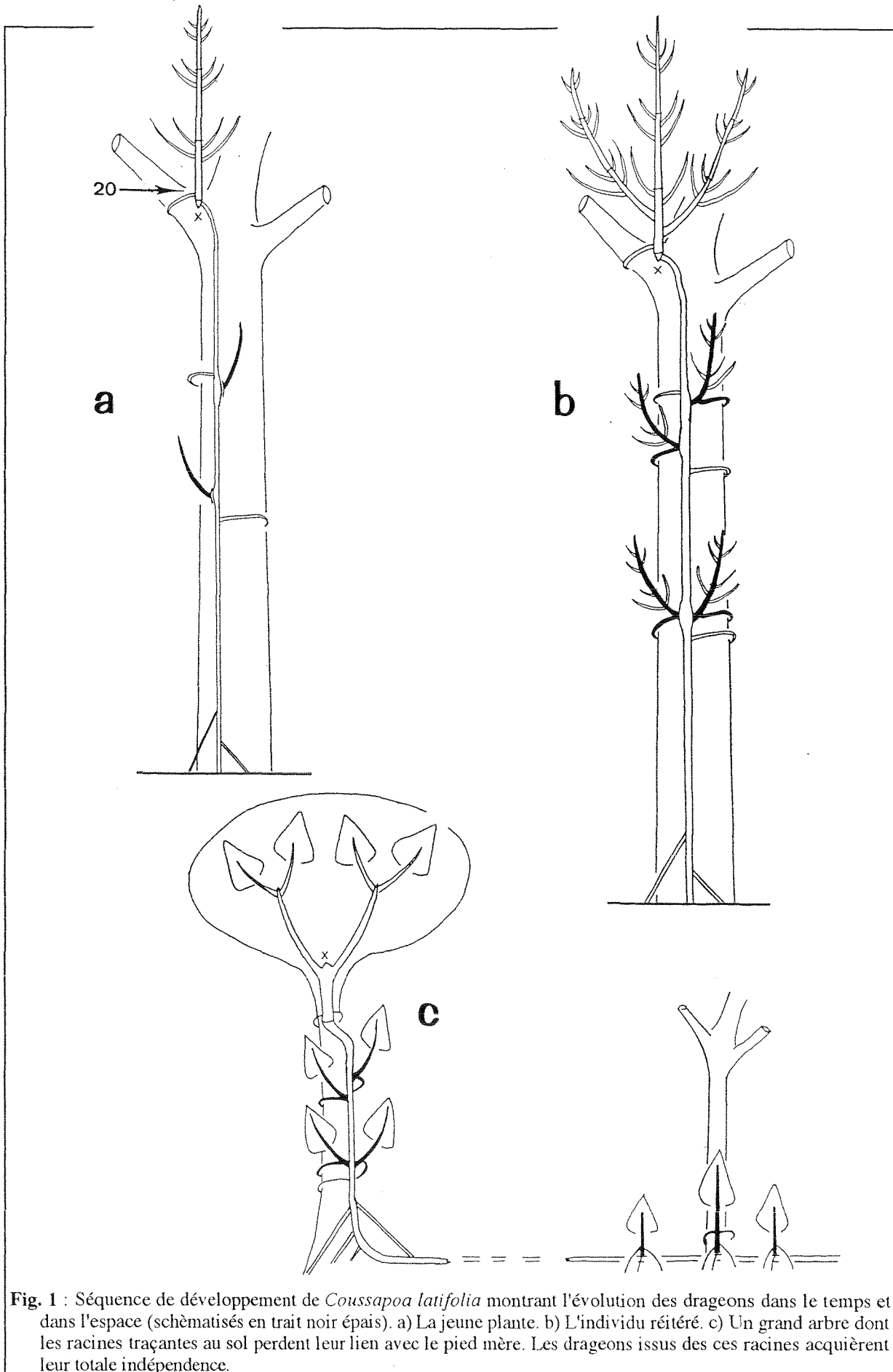
Coussapoa latifolia Aublet (CECROPIACEAE)

Fig. 1 : Séquence de développement de *Coussapoa latifolia* montrant l'évolution des drageons dans le temps et dans l'espace (schématisés en trait noir épais). a) La jeune plante. b) L'individu réitéré. c) Un grand arbre dont les racines traçantes au sol perdent leur lien avec le pied mère. Les drageons issus de ces racines acquièrent leur totale indépendance.

Chez l'adulte la racine pivotante a doublé son diamètre. Les drageons, cités précédemment, sont alors constitués par un tronc unique (A'1) monopodial et orthotrope, à ramification rythmique portant des étages de branches ramifiées jusqu'à l'ordre 4, en tout point conforme à l'unité architecturale de l'espèce. Leur taille est variable mais ils peuvent atteindre 5 à 6 mètres de hauteur. Dans certains cas, le diamètre de leur tronc peut être égal à celui de la racine-pivot. Des racines latérales de petit diamètre sont situées à leur base et sur la zone de l'axe racinaire principal où ils sont insérés. Elles entourent le tronc de l'arbre support et assurent localement l'ancrage des drageons.

Chez les grands individus (fig. 1c) le tronc arrête sa croissance et sont les réitérations qui constituent une cime compartimentée, qui gagne en hauteur occupant les trouées laissées par la cime de l'arbre hôte.

La racine pivotante et ces ramifications poursuivent leur trajectoire horizontalement sur le sol au-delà du support d'origine. Elles portent aussi des drageons comparables aux décrits précédemment, mais ils développent des racines à leur base qui vont vers le sol et des racines d'accrochage lors de la rencontre des nouveaux supports.

Au niveau du sol, ces racines traçantes peuvent garder ou pas leur lien avec le pied mère. Un segment de ces racines de 4 mètres de longueur peut porter plus d'une dizaine de drageons.

Clusia rosea L. (Clusiaceae) appartient à un genre néotropical qui comporte 145 espèces dont plus de la moitié sont des héli-épiphytes (Madison 1977, Putz & Holbrook 1986).

L'espèce qui nous intéresse, a été étudiée au Venezuela dans des forêts caducifoliées du piedmont, s'étalant de 400 jusqu'à 660 mètres d'altitude (Escala *et al.* 1993). Elle se développe aussi bien en héli-épiphyte que en plante terrestre, constituant des arbres remarquables, essentiellement par la largeur de la cime. Un individu de 10 à 15 mètres de hauteur peut développer une cime de plus de 50 mètres de diamètre.

Jeune (fig. 2a), cet arbre conforme au modèle de Scarrone, présente une unité architecturale relativement simple, constituée de trois catégories d'axes, à floraison terminale. Le tronc (axe A1) est monopodial orthotrope à croissance rythmique et à phyllotaxie opposée-décussée. Sa ramification est rythmique et immédiate : les branches sont disposées par étages acrotones sur les unités de croissance.

Les branches (A2) sont des monopodes à croissance indéfinie rythmique et à phyllotaxie opposée-décussée. Leur direction de croissance est orthotrope mais leur angle d'insertion initial est d'environ 90°. Leur ramification est rythmique et immédiate: elles portent des étages de rameaux (axes A3) situés dans la partie sub-apicale des unités de croissance (acrotonie). Ces rameaux A3 sont des axes agéotropes de faible diamètre à phyllotaxie opposée-décussée, qui assurent l'essentiel de la fonction assimilatrice et de la reproduction.

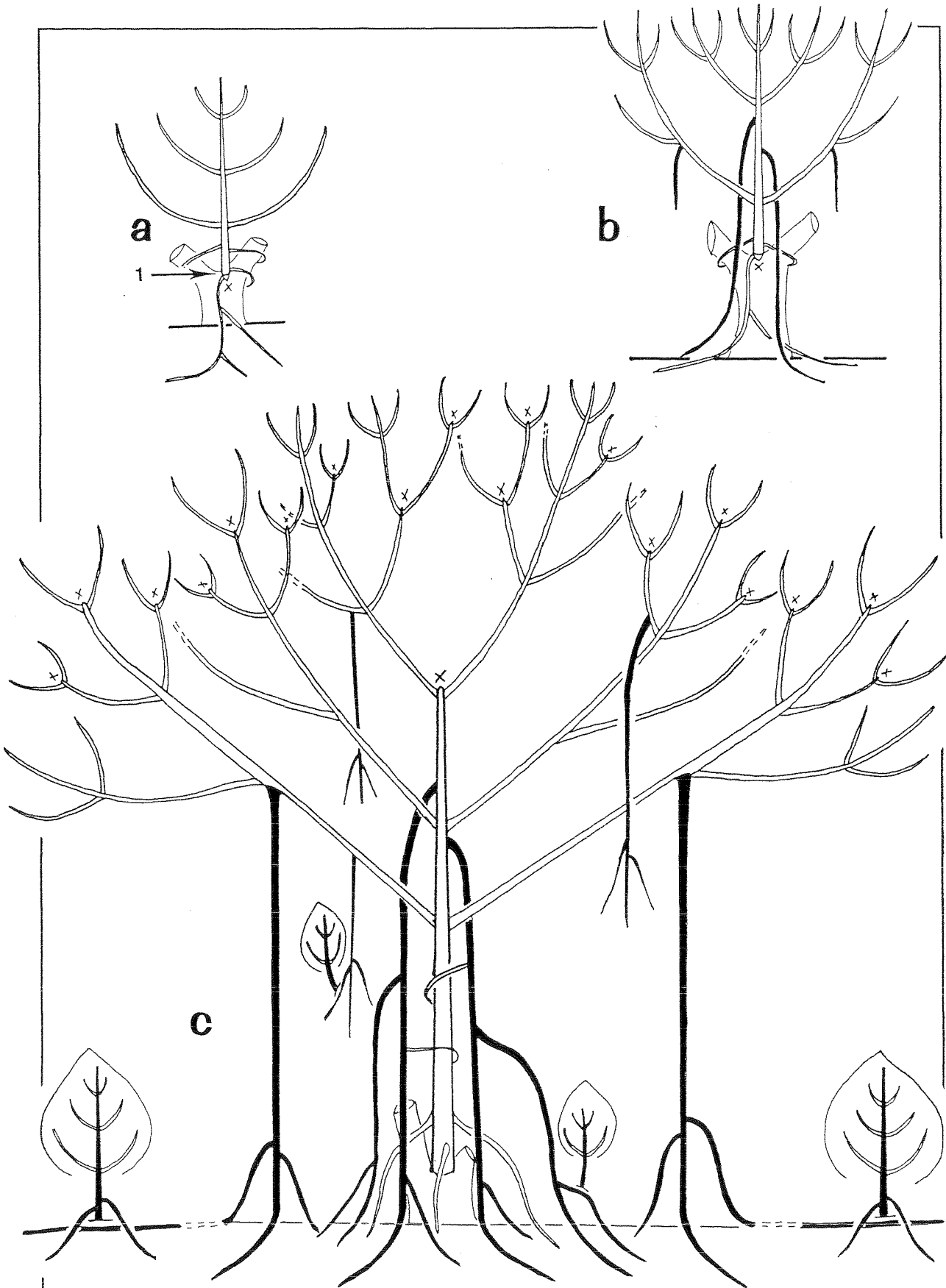
Clusia rosea L. (CLUSIACEAE)

Fig. 2 : Séquence de développement de *Clusia rosea*. Chez les grands arbres, la compartimentation se traduit par la formation d'un clone. a) La jeune plante. b) Individu en début de réitération. c) L'arbre réitéré avec marcottage des branches et drageonnement des racines aériennes et terrestres.

Cette espèce réitère latéralement à partir de branches séquentielles situées dans la partie médiane et supérieure du tronc (fig. 2c). Lorsque la sexualité s'exprime à l'extrémité des branches ou du tronc, deux relais se forment et ils poursuivent leur croissance constituant ainsi l'infrastructure de la cime de l'arbre adulte.

L'une des propriétés remarquables de cette espèce est l'aptitude à l'enracinement adventif qui se manifeste très tôt dans la vie de l'organisme (fig. 2b) et lui confère une forte propension à la multiplication végétative. Cet enracinement concerne tous les axes de la plante, au niveau des nœuds et des entre-nœuds. Des racines peuvent en effet se développer à différents niveaux du tronc, intercalées entre les verticilles de branches, et à la base des axes 2 et 3. On distingue deux grands types de racines :

- des racines fines spécialisées dans l'accrochage de la plante à son support,
- des racines pivots qui assurent l'alimentation directe de l'axe dont elles dérivent. Leur diamètre peut être équivalent à celui du tronc. Elles constituent des colonnes racinaires semblables aux piliers racinaires décrits pour les figuiers banians. Là où ils se développent ces piliers, on observe une augmentation du diamètre de l'axe et un redressement progressif de la branche. Cet enracinement particulier permet donc aux branches de prolonger "indéfiniment" leur développement par des vagues successives de réitérations partielles, et donne à l'arbre la possibilité de former des couronnes de plusieurs dizaines de mètres de diamètre.

Par ailleurs, *Clusia rosea* possède aussi l'aptitude à drageonner. Les drageons apparaissent sur les racines latérales, aériennes ou souterraines (fig. 2c), mais jamais sur les pivots, comme c'est le cas chez *Coussapoa*. Au sol, autour des grands individus, on observe de nombreux pieds juvéniles, de 2 à 3 mètres de hauteur, qui sont de drageons pouvant devenir indépendants de la plante mère.

Conclusion

Les plantes héli-épiphytes qui au cours de l'évolution ont eu besoin d'un support pour vivre ont développé un comportement spécifique extrêmement "opportuniste" qui repose essentiellement sur leur structure compartimentée.

Cette compartimentation est très liée à leur capacité d'enracinement adventif par laquelle des structures comme les drageons et les marcottes acquièrent une certaine autonomie.

Les exemples sont variés et nombreux. Le drageonnement décrit pour *Coussapoa latifolia* est fréquent chez d'autres espèces du même genre (*C. asperifolia*, *C. cf. microcephala*) mais il peut être aussi associée à des racines latérales d'accrochage. Dans ces cas il est fréquent d'observer le développement d'un système racinaire propre au drageon composé d'un pivot et des nouvelles racines d'accrochage. Les drageons, liés ou pas à la racine pivotante ont une

organisation structurale comparable à celle du pied mère et ils gardent un caractère autonome soit par la fragmentation de la racine dont ils proviennent, soit par le développement d'un système racinaire propre.

Le marcottage qui conduit à la formation des piliers racinaires chez *Clusia rosea* favorise la réitération partielle des branches. Ainsi la formation des "troncs" racinaires adventifs permet l'extension indéfinie de la couronne de l'arbre, comme c'est le cas des espèces à remarquables formes banians. Le marcottage, observé chez d'autres genres héli-épiphytes (*Ficus amazonica* d'après Caraglio 1985, *Ficus maitin*, *Blakea*) favorise la répétition totale de la structure du pied mère. Ces marcottages permettent de conquérir graduellement la cime de l'arbre hôte par des multiples points d'ancrage.

Le développement des drageons et des marcottes chez les végétaux tempérés, ont été souvent associés aux conditions particulières du milieu, tels l'ouverture de la voûte forestière lors de la chute d'un arbre, l'érosion des berges, l'influence du vent marin sur la végétation côtière, l'impact d'un taillis ou du pâturage (Koop, 1983). Chez les héli-épiphytes, ces phénomènes peuvent être considérés comme une propriété naturelle et essentielle de leur biologie plus qu'une réponse en cas de stress.

Les héli-épiphytes pourraient constituer des végétaux particulièrement intéressants pour l'étude d'une organisation compartimentée du à leur structure fortement répétitive. En effet, la plupart des axes qui constituent l'organisme, aussi bien caulinaires que racinaires, peuvent s'enraciner et se propager par la voie végétative. Les modalités de réitération et leur ampleur dans la vie de la plante varie selon les espèces. Mais dans tous les cas, la compartimentation peut aboutir à la formation de nouveaux individus capables de :

- survivre lors de la destruction partielle ou totale de l'arbre hôte,
- conquérir de nouveaux sites, différents de celui où ils ont germé, aussi bien dans la couronne de l'arbre hôte que dans le sol en colonisant des nouveaux supports.

Il apparaît clairement que cette aptitude à la croissance clonale est pour les héli-épiphytes un processus adaptatif essentiel à leur survie. Leur niche écologique est instable et très dépendante du devenir de l'arbre support. La compartimentation et la fragmentation de l'organisme au moyen de l'enracinement adventif et de la réitération lui garantissent le succès d'installation dans la voûte forestière et une relative pérennité de l'espèce.

Bibliographie

- BERG, C. C., AKKERMANS, R. W. A. & VAN HEUSDEN, E. C. H. (1990). - Flora neotropica. Cecropiaceae : Coussapoa and Pourouma, with an introduction to the family. The New York Botanical Garden, New York.
- CARAGLIO, Y. (1985). - Architecture de quelques espèces du genre Ficus L. DEA Montpellier II, 71 p.
- ESCALA, M. , XENA de ENRECH, N., MADRIZ, R. y FARINAS, H. (1993). - Morfología floral y anatomía foliar de tres especies de Clusia L., presentes en el Parque Nacional "Cerro Copey" (Isla Margarita, Estado Nueva Esparta). Acta Biol. Venez., 14(2), 10 p.
- FABER-LANGENDOEN, D. & GENTRY, A. H. (1991). - The structure and diversity of rain forest at Bajo Calima, Choco Region, Western Colombia. *Biotropica* 23: 2-11.
- KOOP, H. (1987) - Vegetative reproduction of trees in some European natural forest. *Vegetatio* 72: 103-110
- MADISON, M. (1977). - Vascular epiphytes : their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2 (1) : 1-13.
- PRÓSPERI, J., EDELIN, C. et MICHALOUD, G. (1995). - Modalités d'occupation de l'espace aérien par les héli-épiphytes: Le rôle de la réitération caulinaire. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 50, 167-187.
- PUTZ, F. E. & HOLBROOK, N. M. (1986). - Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana* 9 : 61-69.
- TER STEEGE, H. L. & CORNELISSEN, J. H. C. (1989). - Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rainforest of Guyana. *Biotropica* 21, 331-339.