

COMMENT POUSSENT LES COURONNES D'ARBRES DANS LA CANOPEE ?

Patrick BLANC

Université de Paris VI - Laboratoire de Botanique Tropicale
12 rue Cuvier - 75005 PARIS
Tél. (1) : 44 27 65 27 - Fax : (1) 44 27 65 26

Etudier les arbres par le haut, c'est-à-dire par là où ils poussent, semble être la démarche la plus évidente pour qui s'intéresse aux arbres, mais ceci n'est devenu aisé qu'à présent, grâce au Radeau des Cimes qui se pose précisément sur les couronnes des arbres. Les travaux majeurs sur la dynamique de croissance des arbres tropicaux, effectués à partir du sol sont désormais classiques : HALLÉ et al. (1978), OLDEMAN (1974), EDELIN (1984), ainsi qu'un certain nombre d'ouvrages collectifs tels que ceux édités par TOMLINSON et ZIMMERMANN (1978), EDELIN (1991) et le laboratoire de Botanique de Montpellier (1986). Des premières données sur la biologie de la canopée apparaissent dans le rapport de la première mission du Radeau des Cimes édité par HALLÉ et BLANC (1990). Si les stades jeunes des arbres ainsi que leur passage dans la canopée commencent à être bien connus, l'évolution de leur couronne dans la canopée semble être un terrain de recherche encore à développer largement, les principales remarques étant d'ordre physiologique et relatives à la timidité, dont il sera question plus loin. Le présent article a simplement pour but de présenter des remarques très générales sur les couronnes d'arbres dans la canopée par un spécialiste des plantes herbacées et arbustives des sous-bois tropicaux. Ces remarques concernent donc les extrémités

en croissance des arbres (qui évoquent d'ailleurs des populations d'arbustes) sans qu'il soit fait référence aux règles de croissance que pouvaient présenter ces espèces pendant leur phase juvénile en sous-bois. Ces résultats concernent aussi bien les arbres observés lors de la première mission scientifique du Radeau des Cimes (Guyane 1989) que ceux récemment étudiés au Cameroun en 1991.

Les observations sont effectuées à partir de la plate-forme du Radeau des Cimes. Les arbres les plus aisément et précisément observables sont ceux dont la couronne est partiellement traversée par une poutre périphérique de la plate-forme : il suffit de s'asseoir sur la poutre et l'on a la couronne à portée de main. Cinq posés de la plate-forme ont été effectués en Guyane et six au Cameroun, chaque posé durant 5 à 10 jours. En moyenne, 4 à 8 arbres peuvent être étudiés à chaque posé. Les principales espèces observées sont les suivantes :

En Guyane

Couepia P.B. 89-101 (Chrysobalanaceae),
Eschweilera P.B. 89-102 et E..P.B. 89-116
(Lecythidaceae), une Lauraceae indéterminée,
P.B. 89-103, *Eperua falcata* P.B. 89-107 bis
et *E. grandiflora* P.B. 89-104 (Caesalpinia-
ceae), *Pithecellobium* P.B. 89-107 et *Inga huberi*
P.B. 89-118 (Mimosaceae), *Taralea oppositi-
folia* P.B. 89-106 (Papilionaceae), Cf. *Drypetes*

P.B. 89-113 (Euphorbiaceae), *Qualea caerulea* P.B. 89-115 (Vochysiaceae), *Jacaranda copaia* P.B. 89-119 (Bignoniaceae), Cf. *Pachira* P.B. 89-112 (Bombacaceae) et deux arbres épiphytes : *Coussapoa* P.B. 89-114 (Urticaceae) et *Clusia* P.B. 89-110 (Clusiaceae). Parmi ces espèces, seul *Taralea oppositifolia* était très abondant et caractéristique du site de la mission.

Au Cameroun

Sacoglottis gabonensis F.H. 4250 (Humiriaceae), *Pycnanthus angolensis* F.H. 4172 (Myristicaceae), *Odyndea gabonensis* F.H. 4177 (Simarubaceae), *Desbordesia glaucescens* F.H. 4245 et *Irvingia grandifolia* F.H. 4279 (Irvingiaceae), *Anthonota fragrans* F.H. 4183, *Erythrophloeum ivorense*, *Dialium pachyphyllum* F.H. 4194 (Cesalpiniaceae), *Piptadeniastrum africanum* F.H. 4217 (Mimosaceae). Parmi ces espèces, *Sacoglottis gabonensis* et *Dialium pachyphyllum* étaient extrêmement fréquents et caractéristiques du site, les autres espèces citées ayant également été observées de nombreuses fois.

Tout visiteur qui arrive pour la première fois en haut de la plate-forme et découvre la canopée est frappé par l'aspect inattendu et peu "exotique" de la végétation ; tout est densément feuillé, les innombrables petits rameaux portent des feuilles coriaces de dimensions moyennes qui se ressemblent toutes, le paysage vallonné de la canopée rappelant des buissons denses des montagnes ou des garrigues. Les conditions climatiques évoquent d'ailleurs un milieu tempéré, méditerranéen si l'on se trouve en saison sèche : humidité descendant à 40%, température approchant 40°C (SALAGER et al. 1990). La diversité dans la canopée est surtout due aux différences de couleur de feuilles suivant les espèces d'une part et suivant l'âge des pousses d'autre part. Dans ce milieu homogène, au moins en apparence, certaines règles de croissance se dégagent. Les couronnes étant

édifiées par des tiges, j'exposerai d'abord les observations relatives aux pousses feuillées, puis celles concernant plus globalement les couronnes elles-mêmes.

I. STRUCTURE DES POUSSES

Les axes jeunes portant les dernières feuilles formées sont qualifiés de "pousses", terme largement utilisé en botanique et en horticulture. Ces pousses périphériques de la couronne correspondent à des "unités architecturales minimales" au sens de BARTHELEMY (1988).

1) Croissance intermittente ou continue

La croissance continue est classiquement opposée à la croissance intermittente. Cette dernière s'observe au printemps en zone tempérée, lors du débourrement des bourgeons, mais elle caractérise aussi la plupart des arbres des forêts tropicales, ce fait étant connu depuis longtemps (HOLTUM, 1931 ; KORIBA, 1958...). Tous les arbres observés dans la canopée présentent une croissance intermittente (le terme "intermittent" est ici préféré au terme "rythmique", car la périodicité des phases de croissance n'a pas pu être étudiée). Au sein d'une couronne, toutes les pousses sont habituellement au même stade mais au moment de l'observation, la Lauraceae 89-103 et *Eperua falcata* n'émettent de nouvelles pousses qu'au sommet de la couronne, *Couepia* 89-101 émet davantage de pousses au sommet que sur les côtés de chaque cime, cf. *Drypetes* 89-113 ne forme que quelques pousses plus ou moins régulièrement disséminées dans la couronne, alors que *Dialium pachyphyllum* montre, sur certains individus, une nette désynchronisation en 2 à 4 zones de la couronne, chaque zone correspondant à une ou plusieurs branches maîtresses. La synchronisation entre individus d'une même espèce est remarquable chez *Desbordesia glaucescens*, les jeunes feuilles rouges passant au vert en deux ou trois jours chez tous les individus de la région (photo 1).



Photo 1 - Jeunes pousses synchrones à feuilles rouges de *Desbordesia glaucescens* (Irvingiaceae)

Pour de nombreux individus dont les feuilles sont pleinement épanouies, le degré de synchronisme est évidemment difficile à évaluer. Mais, cette opposition classique entre croissance continue et croissance intermittente (ou rythmique) demande à être nuancée. Ainsi, chez *Pycnanthus angolensis*, tous les axes sont en croissance et l'on observe un vieillissement globalement régulier des feuilles (couleur, texture, recouvrement par les épiphyllés) depuis l'apex jusqu'à la fin de la zone feuillée, à un ou deux mètres plus bas sur l'axe (photo 2). Une observation



Photo 2 - Tiges plagiotropes à croissance continue ou sub-continue chez *Pycnanthus angolensis* (Myristicaceae)

plus attentive de la structure des feuilles montre qu'en fait, la croissance, tout en étant continue, n'est pas régulière et passe par des phases de ralentissement et d'accélération. Les phases de ralentissement sont caractérisées par l'émission de feuilles légèrement plus petites. En évaluant la distance à l'apex, ces phases ne sont pas synchronisées sur les différentes branches et ne sont donc pas ajustées aux saisons. Chez *Sacoglottis gabonensis*, les pousses ont une structure comparable, mais présentent des comportements différents suivant les zones de la couronne. Dans les zones bien individualisées en cimettes, les pousses mesurent 5 à 15 cm de long et portent de 3 à 7 feuilles et 1 à 3 inflorescences axillaires se développant en même temps que les feuilles (photo 3). Dans d'autres



Photo 3 - Jeunes pousses mixtes, végétatives et sexuelles de *Sacoglottis gabonensis* (Humiriaceae).

zones, habituellement moins bien individualisées en cimettes, les pousses sont beaucoup plus longues, pouvant atteindre 50 cm et porter une trentaine de feuilles (photo 4). Des ralentissements de croissance sont décelables par des feuilles légèrement plus petites. Certains arrêts de croissance suivis de redémarrage très rapide sont marqués par de discrètes cicatrices de cataphylles ; ces pousses longues portent aussi des inflorescences, mais plus rarement.

Tous les intermédiaires existent entre les pousses longues ou courtes de *Sacoglottis* sur un même arbre ; les pousses courtes sont caractéristiques d'une croissance intermittente et les pousses longues d'une croissance tendant à être d'autant plus continue que la pousse est longue. Comme on le verra, cette plasticité du *Sacoglottis* lui permet de réagir à des traumatismes.



Photo 4 - Jeunes pousses longues de *S. gabonensis*.

2) Alternance de pousses feuillées et de pousses inflorescentielles

Parmi les espèces observées, seul *Sacoglottis gabonensis* émet des inflorescences en même temps que les feuilles, c'est-à-dire que les inflorescences axillaires sont incluses dans les jeunes pousses et se développent sans passer par une phase de latence (photo 3). En dehors d'*Antonotha fragrans*, *Odyndea gabonensis* et *Iringia grandifolia* qui ne présentaient pas de traces de sexualité sur les individus observés, toutes les autres espèces montrent une alternance de phases de croissance végétative et de phases de floraison. Chez certaines espèces comme *Couepia* 89-101, *Eschweilera* 89-102 ou *Taralea oppositifolia*, cette alternance de pousses végétatives ou de pousses sexuées semble régulière, mais seul le suivi d'individus sur plusieurs années permettrait de préciser les modalités de

cette alternance. Les pousses feuillées comme les pousses inflorescentielles sont précédées de cataphylles qui marquent donc la croissance intermittente. En dehors de *Pycnanthus angolensis*, qui est cauliflore juste sous les niveaux feuillés, les pousses feuillées et les pousses inflorescentielles des autres espèces apparaissent aux extrémités des rameaux, à la périphérie de la couronne (photo 5).



Photo 5 - Pousses inflorescentielles de *Dialium pachyphyllum* (caesalpiniaceae).

En dehors du *Pycnanthus* et du *Sacoglottis* déjà cités, les inflorescences morphologiquement axillaires n'ont été observées que chez la Lauraceae 89-103, le *Coussapoa* 89-114 et *Inga huberi*, ces inflorescences apparaissant rarement sur les plus jeunes pousses végétatives, mais plutôt sur celles d'ordre n-1 ou n-2. Chez les autres espèces, la floraison envahit la périphérie de la couronne, elle est donc physiologiquement terminale et apparaît sur les plus jeunes pousses végétatives. Lors d'une phase de floraison, chaque pousse végétative émet de 0 à 3 inflorescences, ce nombre étant surtout caractéristique de la position des pousses (le sommet des cimettes est souvent plus fleuri que les côtés) et de la dimension des inflorescences. Si le bourgeon apical de la pousse végétative n'a pas été détruit, il donne souvent

une inflorescence au même titre que les bourgeons axillaires situés au sommet de la pousse. On peut considérer, d'un point de vue morphologique, que la floraison est terminale et qu'apparaissent des inflorescences latérales de renfort ; mais d'un point de vue biologique, cette floraison est sommitale et la distinction entre inflorescence terminale ou axillaire est sans importance.

3) Origine et développement des nouvelles pousses

Dans la canopée, la rectitude d'une tige ne dépasse généralement pas la longueur de la dernière pousse formée. Ceci est dû à deux raisons : l'apex de la pousse se sexualise, ou le plus souvent se nécrose, et par ailleurs, chaque pousse donne naissance à plusieurs nouvelles pousses. Les pousses étant de longueurs comparables, on observe donc des structures globales homogènes en explosion. La nécrose apicale est fréquemment observée chez les arbres tempérés ou tropicaux (GARRISON et WETMORE, 1962 ; ADDICOTT, 1982 ; MUELLER, 1988 ; REMPHREY et DAVIDSON, 1991), sans que pour autant soit clairement dégagé son rôle organisateur. Les arbres de la canopée qui présentent des tiges droites sur une longueur correspondant à plusieurs pousses successives sont les espèces qui possèdent de grosses feuilles et un gros diamètre primaire : *Clusia* 89-110, *Pachira* 89-112, *Jacaranda copaia*, *Odyndea gabonensis*, *Pycnanthus angolensis*, *Cola hypocrysea*. Dans ce cas, le méristème apical, inclus dans une masse tissulaire importante et souvent protégé par des cataphylles, est probablement moins sensible à la dessiccation et aux attaques par les parasites. Certaines espèces à feuilles de dimensions habituelles pour la canopée, comme *Symphonia globulifera* ou *Enantia* sp., présentent aussi des branches droites sur une longueur importante et les processus de protection de l'apex devront être étudiés (protection réelle par des substances chi-

miques, des fourmis, des cataphylles, ou réorientation précoce d'une pousse sub-apicale). Mais, la plupart des arbres observés sont très homogènes quant à l'origine et au devenir de leurs pousses.

Chaque pousse est issue d'un bourgeon qui est passé par une phase de latence (pour les informations sur la structure des bourgeons, voir BELL et al., ce rapport). La base de la pousse présente quelques cicatrices qui correspondent à l'insertion des cataphylles protégeant le bourgeon, ces premiers entre-noeuds étant peu nombreux et réduits, sauf chez *Piptadeniastrum africanum* et *Dialium pachyphyllum*, pour lesquels la longueur de la pousse est due pour moitié à de nombreux noeuds cataphyllaires basaux. A la suite des cataphylles, chaque pousse émet un nombre variable de feuilles assimilatrices, ce nombre étant presque toujours inférieur à 10, le plus souvent compris entre 3 et 7 (figure 1). Ce nombre varie d'une espèce à l'autre, d'un individu à l'autre pour la même espèce, et d'une pousse à l'autre pour une même couronne. Le nombre de feuilles tend à augmenter avec la verticalité de la pousse et avec sa position sommitale plutôt que latérale dans les cimettes ou les couronnes. La longueur totale des pousses varie généralement de 5 à 20 cm, atteignant 30 cm chez *Eschweilera* 89-102, *Pachira* 89-112 et *Pithecellobium* 89-117. Tous les méristèmes axillaires ainsi que le méristème terminal entrent en phase de latence, sauf chez *Sacoglottis gabonensis* pour lequel certains axillaires évoluent immédiatement en inflorescence (cf. supra) et chez *Eschweilera* 89-102 qui émet 2 à 3 fins axes latéraux sylleptiques à l'aisselle des feuilles situées au milieu de la pousse (figure 2).

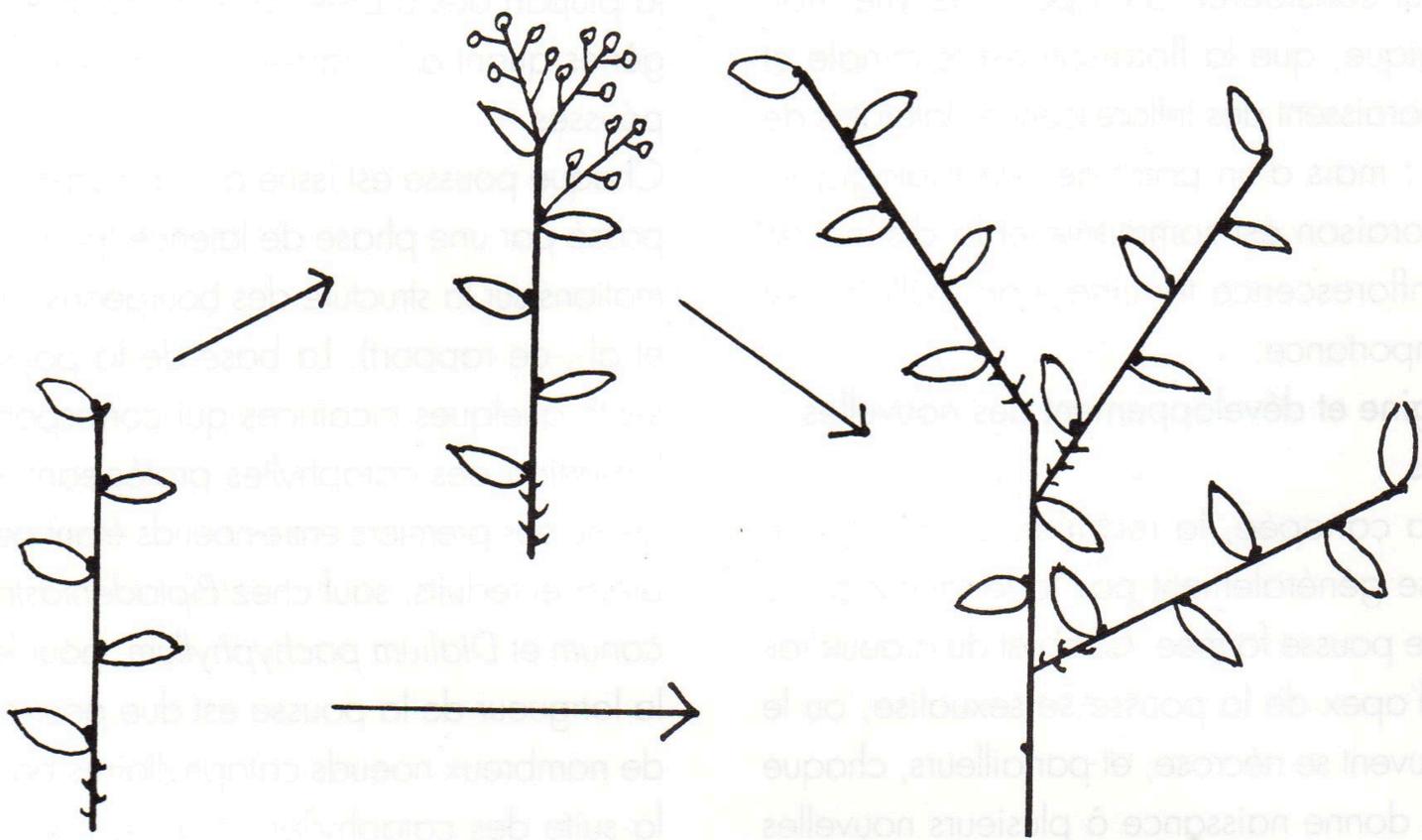


Figure 1 - Structure des pousses

Représentation schématique du développement des pousses lors de phases de croissance successives des arbres de la canopée.

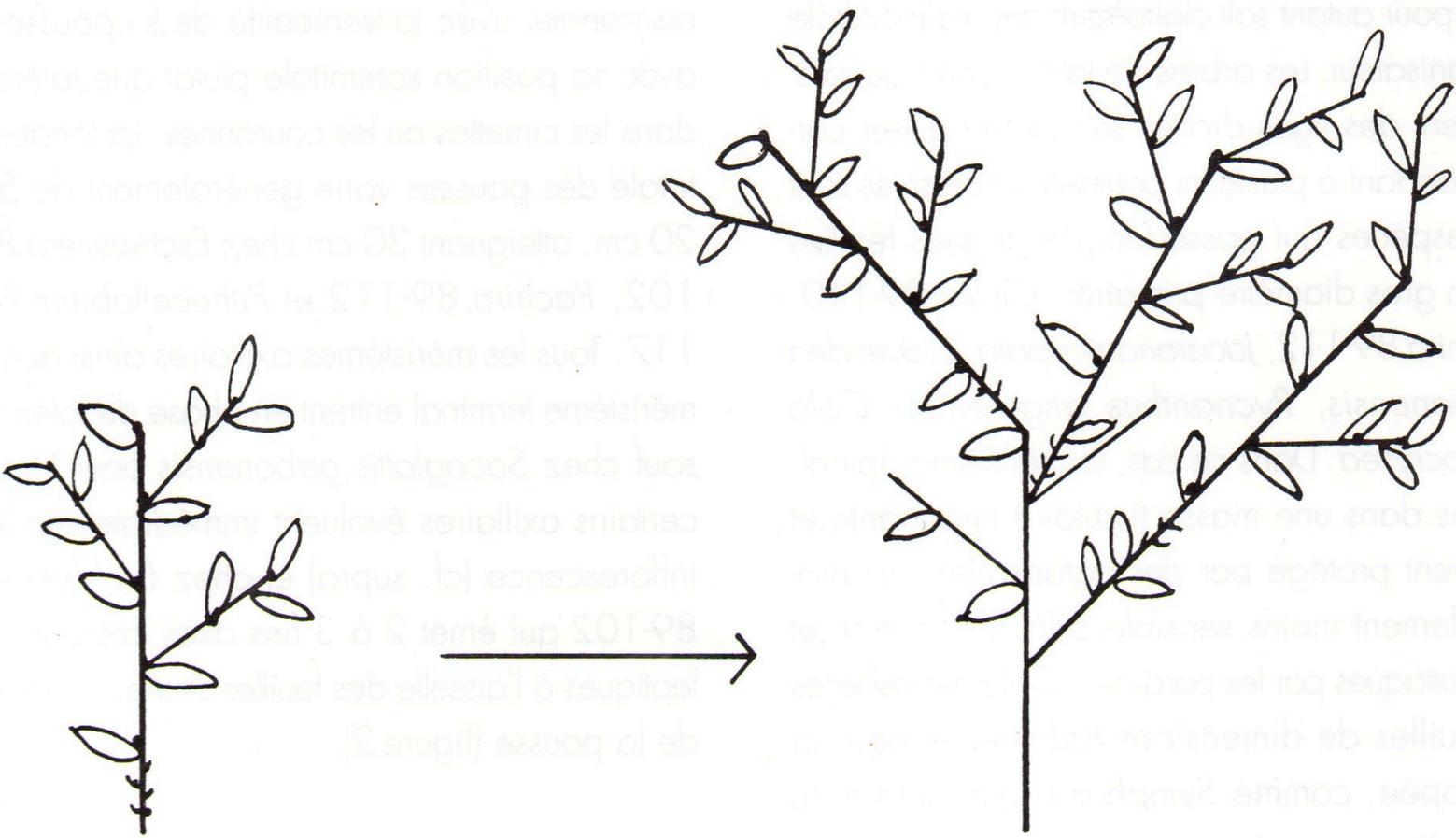


Figure 2 - Structure des pousses

Représentation schématique des pousses à axes latéraux sylleptiques chez *Eschweilera* 89-102 (Lecythidaceae); les axes sylleptiques se nécrosent ou adoptent le comportement des autres pousses.

On remarquera que ces axes sylleptiques tendent à se dessécher rapidement, ceux qui persistent ayant le même comportement ultérieur que les autres pousses qui sont proleptiques. La phase de croissance suivante est assurée par la reprise d'activité des bourgeons. Ceux-ci évolueront en pousses végétatives ou inflorescentielles, sans que cela influe sur l'organisation ultérieure des pousses : si des pousses inflorescentielles sont émises, des bourgeons latents issus des cataphylles basales resteront en place au même site (figure 1). Chaque pousse donne naissance, essentiellement dans sa partie supérieure, à un nombre variable de nouvelles pousses végétatives, ce nombre étant habituellement compris entre 0 et 5 ; en règle générale, plus une pousse est verticale, plus le nombre de pousses qu'elle émet est élevé. Si une pousse donnée n'en émet pas de nouvelle, elle disparaît rapidement, son diamètre n'augmentant pas par activité cambiale. Plus une pousse se ramifie et plus elle aura de chances de persister.

En dehors des espèces à grosses feuilles et des quelques autres cas précédemment cités (*Symphonia globulifera*, *Enantia* sp.), toutes les autres espèces observées montrent nettement une équivalence des pousses, qu'elles soient terminales ou axillaires. Ce n'est qu'ultérieurement, lors des phases de croissance suivantes, que certaines pousses s'épaissiront et participeront à l'édification de la couronne, alors que les autres disparaîtront. L'équivalence et l'indépendance des pousses axillaires des arbres, chacune pouvant être comparée à un individu, étaient déjà soulignées par BRAUN en 1855 (in WHITE, 1980).

4) Caractéristique des pousses

L'équivalence des pousses, donc la perte de la dominance apicale, a plusieurs conséquences sur la croissance de la couronne de l'arbre dans la canopée par rapport à l'arbre jeune : perte de la syllepsie si elle existait (ou formation de

structures fugaces comme chez *Eschweilera* 89-102), perte de la différence entre orthotropie et plagiotropie et perte de la ramification rythmique.

La disparition des axes latéraux plagiotropes et sylleptiques a pu être observée chez *Sacoglottis gabonensis*, cette espèce très commune sur le site camerounais se régénérant à la lumière, le long des pistes. Un jeune individu issu de germination émet un axe principal dressé à phyllotaxie distique et extrémité apicale recourbée et plagiotrope (cette espèce est conforme au modèle de TROLL, selon HALLÉ et OLDEMAN, 1970). La croissance de cette tige principale est continue, au moins sur une longue période puisqu'aucun signe de ralentissement n'est visible depuis quatre mois, date à laquelle les bords de pistes avaient été défrichés. Cet axe atteint 1 à 2 mètres et présente des ramifications latérales émises de façon continue, à l'aisselle de la plupart des feuilles (figure 3). Ces axes latéraux sont sylleptiques, la première feuille assimilatrice étant précédée d'une longue partie nue ; ils sont plagiotropes et nettement horizontaux. Chez les individus plus âgés, atteignant 6 à 8 mètres de hauteur, ces axes latéraux à développement immédiat ne se retrouvent plus que sur quelques rejets vigoureux partant du tronc. Ces arbres émettent déjà des pousses dont les bourgeons latéraux entrent en repos jusqu'à la phase de croissance suivante. Les pousses sont plus longues et plus érigées dans la zone sommitale de l'arbre, les feuilles se distribuant autour de l'axe, suite à une torsion régulière de la tige (spiro-distichie secondaire) ; les pousses de la périphérie de la couronne sont horizontales. On observe donc déjà à ce stade une tendance à la disparition des axes sylleptiques, mais une persistance de la différence entre pousses dressées plus ou moins verticales et pousses horizontales, bien que toutes soient fondamentalement plagiotropes. Chez les arbres matures observés

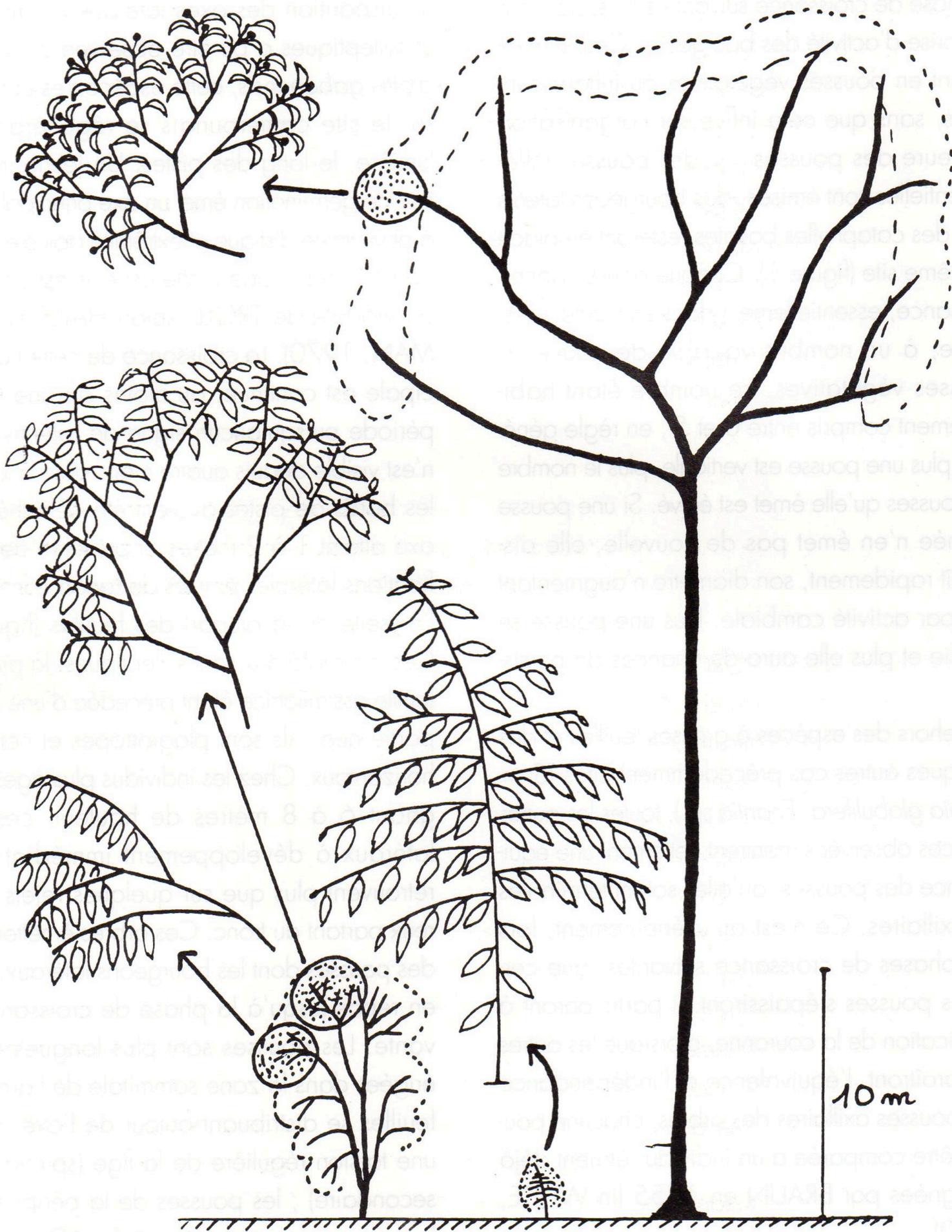


Figure 3 - Évolution des pousses chez *Sacoglottis Gabonensis*

La croissance continue avec émission d'axes latéraux sylleptiques chez le jeune individu de *S. gabonensis* fait place ultérieurement à une croissance intermittente caractérisée par l'émission de pousses dressées au sommet du jeune arbre et retombantes à sa périphérie ; la plupart des zones de la couronne de l'arbre adulte émettent des pousses courtes équivalentes.

dans la canopée, en dehors des zones à pousses longues mentionnées précédemment, toutes les pousses sont comparables, souvent inférieures à 20 cm et gardent l'orientation donnée par la position du bourgeon axillaire dont elles sont issues. Ces pousses, comme les feuilles, sont rigides, ce qui est caractéristique de la plupart des arbres dans la canopée et doit être relié au climat très contraignant et fluctuant de ce milieu. Les pousses gardant leur orientation initiale, on observe donc des structures en explosion et on ne retrouve plus de distinction entre verticalité et horizontalité, orthotropie et plagiotropie. Parmi les espèces observées, en dehors des arbres à grandes feuilles distiques réparties sur de longues branches horizontales comme *Pycnanthus angolensis*, seules *Pithecellobium 89-107* et *Piptadeniastrum africanum* présentent des pousses plagiotropes et horizontales.

II- STRUCTURE DES COURONNES

Toutes les remarques précédentes sur la structure des pousses vont être intégrées dans une approche dynamique visant à interpréter l'évolution des couronnes dans la canopée. En effet, s'il est important de connaître la dynamique de croissance d'un jeune arbre jusqu'à ce qu'il arrive dans la canopée, il est également fondamental de connaître les règles qui déterminent sa croissance dans la canopée, car c'est là qu'il passe vraisemblablement la plus grande partie de sa vie, sa croissance pouvant encore s'étendre sur une vingtaine de mètres de hauteur.

1) Élagage naturel et croissance des couronnes.

Chaque pousse, émettant souvent une à trois pousses-filles, il est bien évident que ces innombrables pousses périphériques ne persisteront pas toutes. Dans une couronne, la zone très dense de pousses et de feuilles ne dépasse habituellement pas 50 cm d'épaisseur, ce qui correspond au fait que toutes les feuilles d'un

arbre sont portées par les dernières pousses formées et éventuellement les avant-dernières. La nécrose progressive et descendante commence dès les avant-dernières pousses. Une pousse a d'autant plus de chances de disparaître qu'elle est petite, surcimée par les voisines, et proche de l'horizontale. Pour les nombreuses espèces dont la couronne est constituée de cimettes, ce sont les pousses les plus rayonnantes qui sont favorisées. La grande fréquence des pousses verticales dans la canopée est soulignée par LEIGH (1990). Cet élagage descendant entraîne l'individualisation progressive de rameaux, puis de branches (figure 4, photos 6 et 7). La forme en zig-zag des branches de la

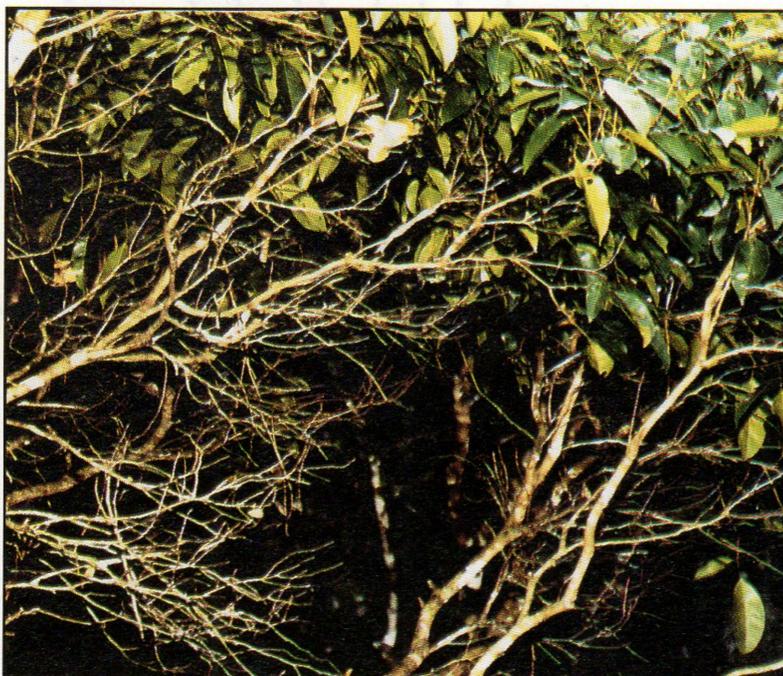


Photo 6 - Élagage progressif et descendant des pousses puis des rameaux chez *Dialium pachyphyllum* (Caesalpiniaceae).



Photo 7 - Mort et déchèssement de cimettes précédant leur élagage chez *D. pachyphyllum*.

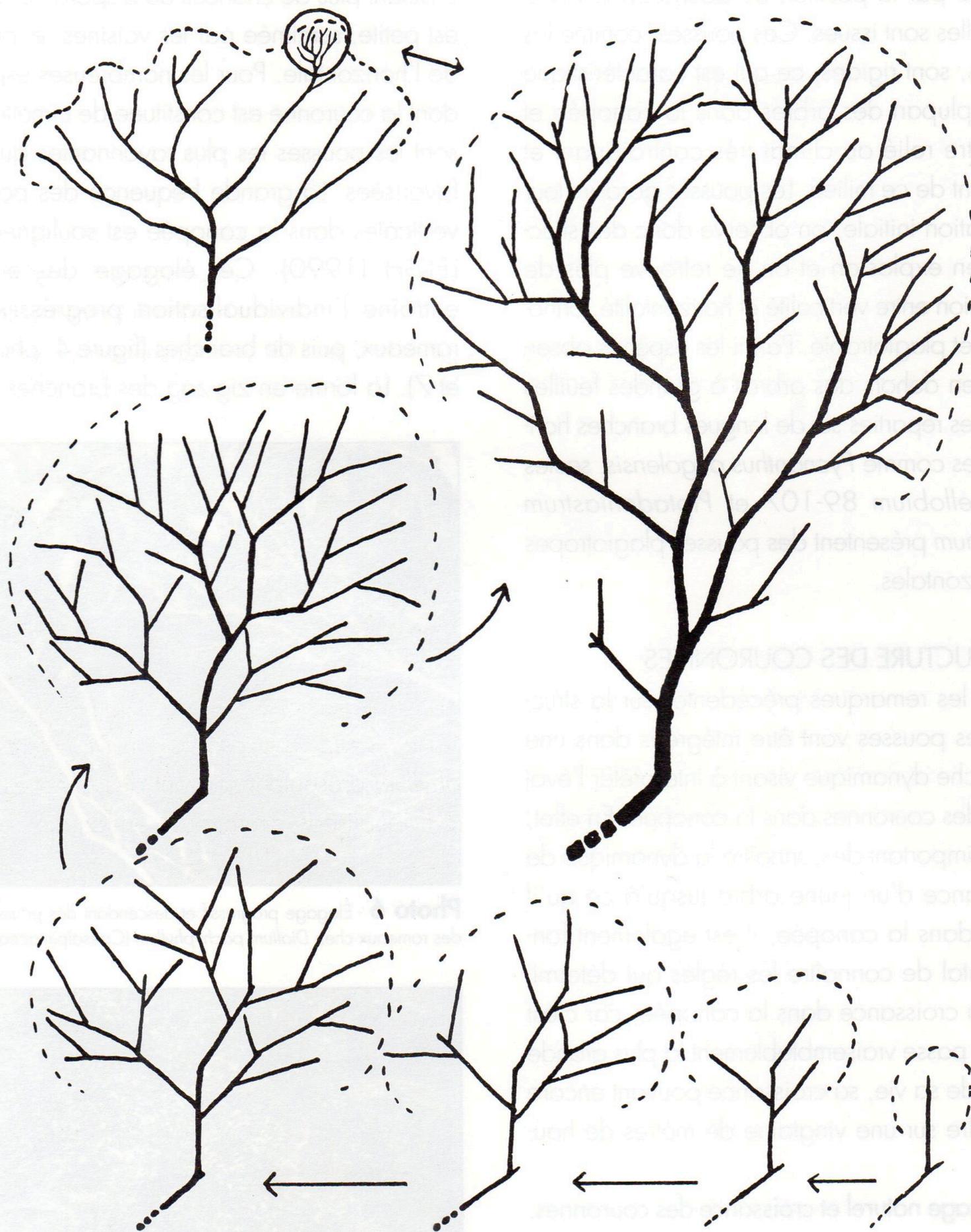


Figure 4 - Élagage et croissance des couronnes

Schéma de la croissance d'une couronne d'arbre dans la canopée, par émission de pousses équivalentes ultérieurement soumises à un élagage différentiel et descendant, aboutissant à l'individualisation de rameaux puis de branches de plus en plus grosses.

canopée (photo 8) est précisément due à cette différenciation descendante sur des pousses successives dont l'apex s'est nécrosé ou sexualisé. La différenciation descendante par élagage, affecte des branches de plus en plus grosses et finit probablement par individualiser des branches maîtresses.

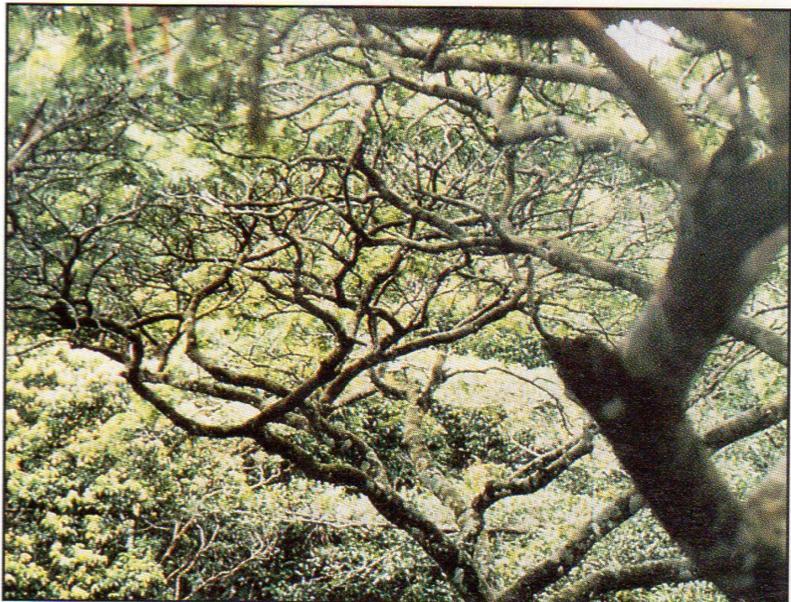


Photo 8 - Bifurcations successives évoquant des dichotomies chez *Piptadeniastrum africanum* (Mimosaceae).

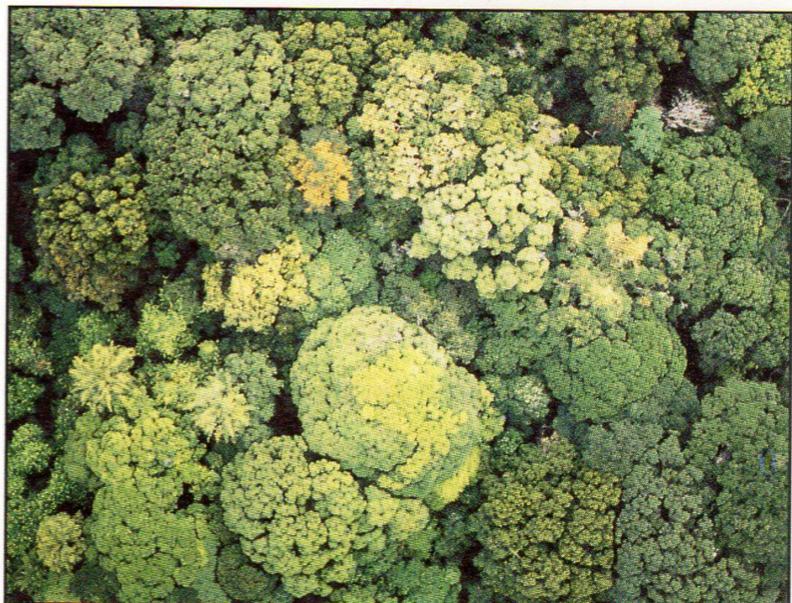


Photo 9 - Timidité inter et intra-couronnes dans la canopée dans la réserve de Campo.

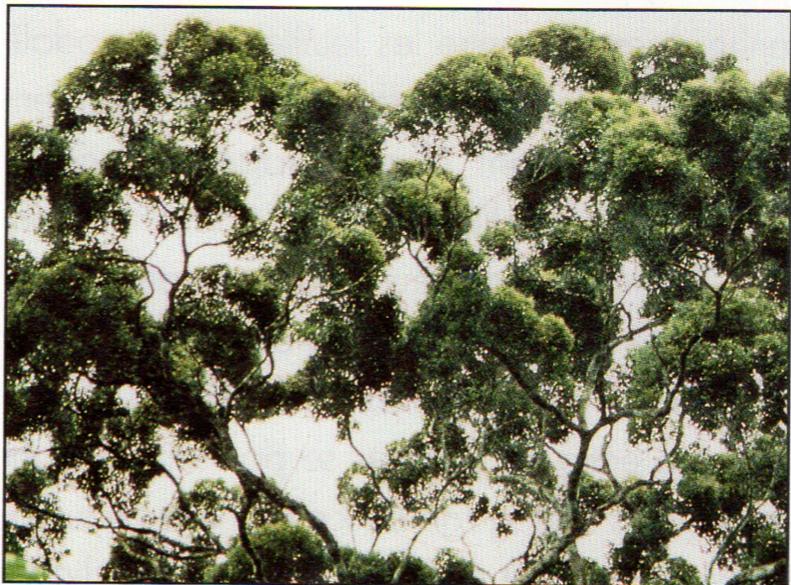


Photo 10 - Couronne timide individualisant de nombreuses cimettes chez un arbre photographié du sol dans la réserve de Campo.

2) Timidité et éclatement des cimettes.

La timidité est caractérisée par des vides plus ou moins importants et constants (REBERTUS, 1988), entre arbres d'espèces différentes (PAIJMANS, 1973), de la même espèce (JACOBS, 1955 ; NG, 1977 ; HALLÉ et NG, 1981 ; PUTZ et al. 1984) ou au sein d'une même couronne (NG, 1977 ; GAUTIER, 1986 ; BLANC et HALLÉ, 1990). En fait, toute vue aérienne de la canopée montre que la timidité existe fréquemment à l'intérieur d'une couronne comme entre les couronnes d'arbres voisins, qu'ils appartiennent ou non à la même espèce (photos 9 et 10). Les causes responsables de la timidité ne sont pas toujours élucidées, les auteurs faisant intervenir l'action du vent, l'abrasion, des réductions de croissance, des échanges de composés volatils (voir revue par GAUTIER, 1986).

La timidité intra-couronne est aisément observable à partir de la plate-forme du Radeau des Cimes. Si certains arbres comme *Couepia* 89-101, *Taralea oppositifolia*, *Qualea caerulea*, *Desbordesia glaucescens* ou *Dialium pachyphyllum* présentent souvent des cimettes bien individualisées, on retrouve en fait des regroupements de feuillage chez tous les individus observés ; lorsqu'on est dans la canopée, il semble en fait difficile de trouver des zones sans timidité. La régularité des espaces, très nette dans une vision à deux dimensions, à partir du sol comme en vue aérienne, s'estompe lorsqu'on est au coeur même des couronnes. Les effets d'optique sur la régularité des formes devront être étudiés ultérieurement. Par ailleurs, certaines espèces comme *Dialium pachyphyllum* et, surtout, *Sacoglottis gabonensis*, présentent des phases plus ou moins timides quelle que soit leur hauteur dans la canopée ; chez *S. gabonensis*, les individus ou les zones de couronnes à pousses longues présentent beaucoup moins nettement une timidité que les zones à pousses plus courtes. En règle générale, plus les pousses

sont équivalentes, courtes et synchrones, plus la timidité est marquée. Une hiérarchisation des axes semble incompatible avec l'apparition de la timidité. Si l'on considère la canopée comme un fluide homogène, avec des zones d'expansion et de régression qui pourraient évoquer un passage entre phase liquide et phase gazeuse, les irrégularités de formes et les espaces vides peuvent se concevoir. Parmi les hypothèses classiquement proposées pour expliquer la timidité, l'abrasion entre cimettes ou couronnes adjacentes ne peut être retenue, au moins dans la canopée de forêt primaire de plaine, car d'une part, les espaces entre deux cimettes (au minimum 50 cm à 1 m) sont bien supérieurs à la distance occupée par des pousses, même horizontales, et d'autre part, aucune destruction sélective des bourgeons n'a pu être décelée. En revanche, chaque cimette tend davantage à s'étendre par le haut que par ses côtés, les pousses périphériques plus ombrées ayant davantage de probabilités de s'élaguer. Un affaissement apparemment coordonné et progressif de la périphérie des couronnes participe vraisemblablement à la libération d'espaces réguliers dans toute la couronne. Un autre facteur accentuant la timidité et les espaces vides concerne la destruction de cimettes entières (photo 7), probablement à la suite d'attaques par des insectes de type Longicornes, ou en raison de modifications du trajet de la sève ; les cassures de cimettes sont par ailleurs très fréquentes en début de saison des pluies, comme cela fut observable en Guyane. Quelles que soient les causes de son origine, la timidité offre probablement plusieurs avantages à l'arbre : augmentation de la surface foliaire pour une même quantité de tissus de soutien (phénomène comparable aux feuilles cloquées observées en sous-bois: cf. BLANC, 1989) et hétérogénéité de la disposition du feuillage par rapport à l'éclairement incident ; en effet, l'inhibition de la photosynthèse lors de

la dépression de midi déjà constatée dans la canopée (ROY et SALAGER, 1990 ; KOCH et al., ce rapport), sera vraisemblablement atténuée dans les zones périphériques et ombrées des cimettes, l'activité photosynthétique évoluant donc dans les différentes zones des cimettes suivant les heures de la journée et selon que le ciel est dégagé ou couvert. A l'homogénéité de la structure des pousses pourrait alors être opposée l'hétérogénéité de l'activité photosynthétique. Des mesures précises dans ce sens gagneront à être effectuées ultérieurement. Par ailleurs, comme le souligne PUTZ (1982, in PUTZ et al., 1984), des vides entre les cimes et les cimettes constituent vraisemblablement des barrières au passage des animaux et des lianes.

La couronne d'un arbre est en perpétuelle évolution et ses cimettes constitutives s'agrandissent et éclatent. Tout comme les longueurs des pousses sont relativement homogènes dans la canopée, les dimensions des cimettes sont comparables entre les espèces et mesurent habituellement 80 cm à 1,50 m de diamètre. Très souvent, 4 à 6 cimettes sont regroupées et portées par une même branche ; l'espace entre chacune de ces cimettes est inférieur à l'espace séparant les groupes de cimettes. A l'intérieur d'une cimette, des vides de moins en moins importants se retrouvent entre des groupes de pousses, puis entre les pousses elles-mêmes et enfin, bien sûr, entre les feuilles. Trois modalités principales qui ne traduisent que des tendances, peuvent être dégagées dans le processus de multiplication : l'éclatement apical, latéral ou erratique. L'éclatement apical avait été décrit pour *Taralea oppositifolia* (BLANC et HALLÉ). Chez cette espèce, l'équivalence entre les pousses se poursuit pendant les phases d'élagage descendant, les bifurcations dressées et égales évoquant des dichotomies. Ce mode d'éclatement se retrouve surtout chez les espèces dont les cimettes présentent

un sommet élargi et aplati, comme *Eschweilera* 89-102, *Qualea caerulea* et certaines phases de *Sacoglottis gabonensis*. L'éclatement latéral évoquerait globalement une croissance monopodiale de la cime avec émission d'entités feuillées latérales (photos 11 et 12). Cet écla-

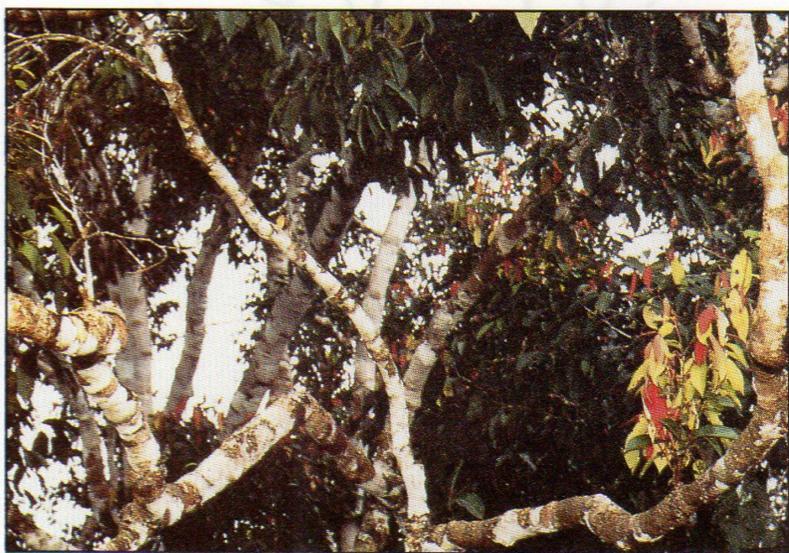


Photo 11 - Néoformation d'ensembles dressés comblant les espaces disponibles sur les vieilles branches de *Desbordesia glaucescens* (Irvingiaceae).



Photo 12 - Même situation chez *Dialium pachyphyllum*; les petits ensembles de droite sont encore vivants alors que le grand ensemble de gauche est déjà mort.

tement latéral, bien réalisé chez *Couepia* 89-101 et *Desbordesia glaucescens*, correspond à une tendance à maintenir un enchaînement globalement vertical des pousses successives de la zone sommitale de la cime, alors que les zones latérales gardent des pousses émises dans toutes les directions radiales. Mais, en

dehors de ces tendances, les cimes éclatent généralement de façon erratique dans les parties périphériques basales (figure 5), les nouvelles cimes occupant des vides disponibles.

3) Restauration des couronnes et comblement des trous.

Bien que les modes de croissance soient homogènes, la canopée doit être considérée comme un milieu en pleine évolution, avec des zones de destruction et des zones de comblement et d'expansion. Toute une zone de la couronne d'un arbre peut être perturbée, notamment par un envahissement par des lianes. A plusieurs reprises, des individus de *Sacoglottis gabonensis* présentaient un envahissement partiel par les lianes. Dans ce cas, l'arbre réagit en émettant une ou quelques pousses dressées vigoureuses et à croissance prolongée, émergeant à travers la masse du feuillage de la liane (figure 6). Ces pousses évoluent en branches ramifiées qui surciment la liane et finissent par la réduire à une auréole.

L'élagage des rameaux entraîne la formation de longues branches terminées par une zone feuillée ; lorsque ces branches vieillissent, elles s'affaissent légèrement et deviennent ainsi éclairées directement. Très souvent, des pousses dressées sont initiées sur ces branches et miment des petits arbres (figures 6, 7 et 8). Il est probable que ces ensembles puissent être rattachés à la réitération (OLDEMAN, 1974), bien que l'analyse architecturale n'ait pas été réalisée. Ces ensembles qui comblent donc des trous apparus suite à l'élagage et l'affaissement des branches, sont particulièrement fréquents chez *Qualea caerulea*, cf. *Drypetes* 89-113; *Desbordesia glaucescens*, *Sacoglottis gabonensis* et *Dialium pachyphyllum*. Si ces ensembles apparaissent vers le centre de la couronne, il semble qu'ils puissent persister et participer au développement ultérieur de la couronne. Mais, dans la plupart des cas, ces ensembles très ramifiés ont une durée de vie

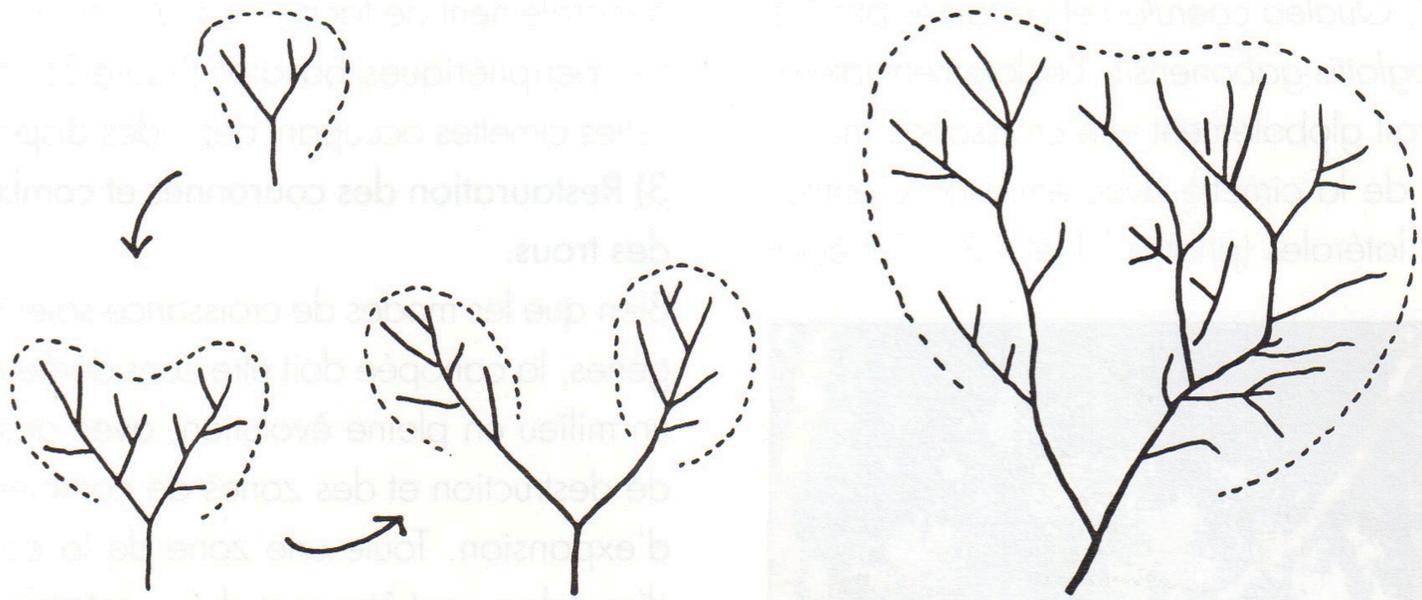


Figure 5 - Schéma de l'éclatement apical et exemple de *Taralea oppositifolia*.

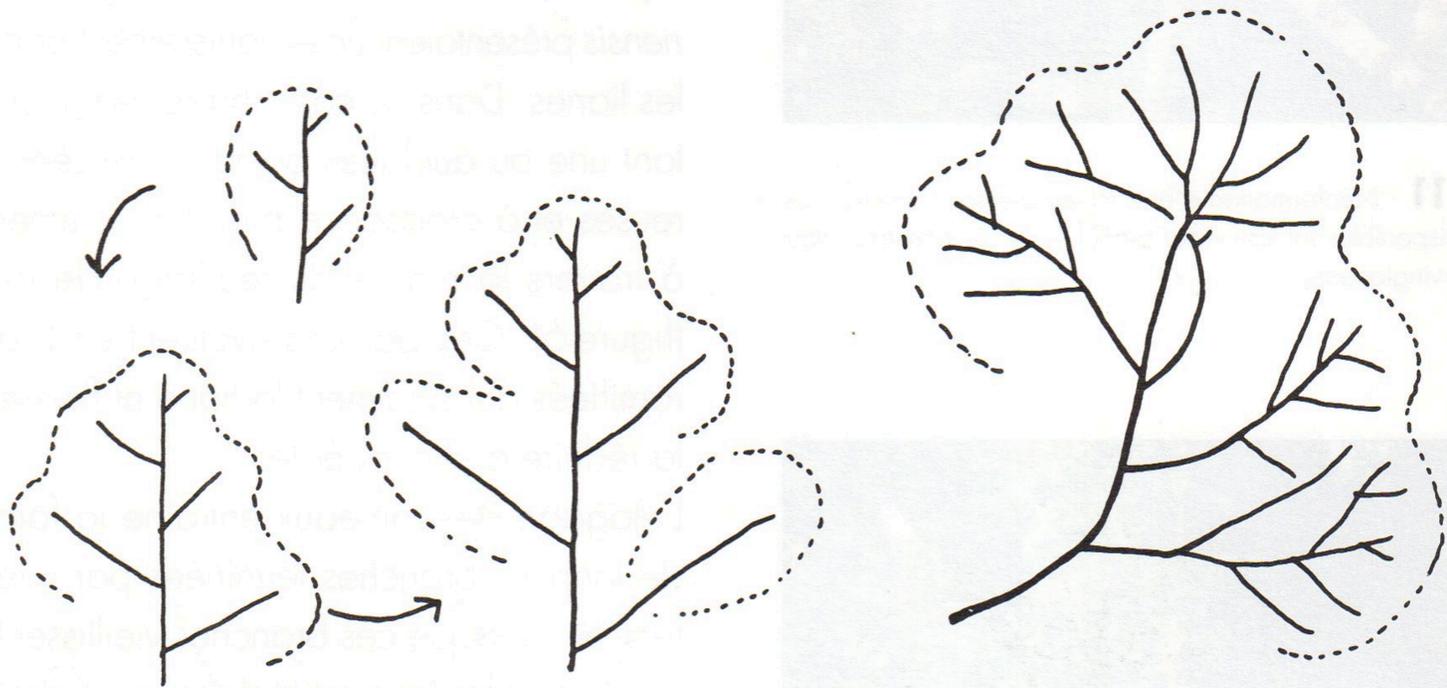


Figure 6 - Schéma de l'éclatement latéral et exemple de *Couepia* 89-101.

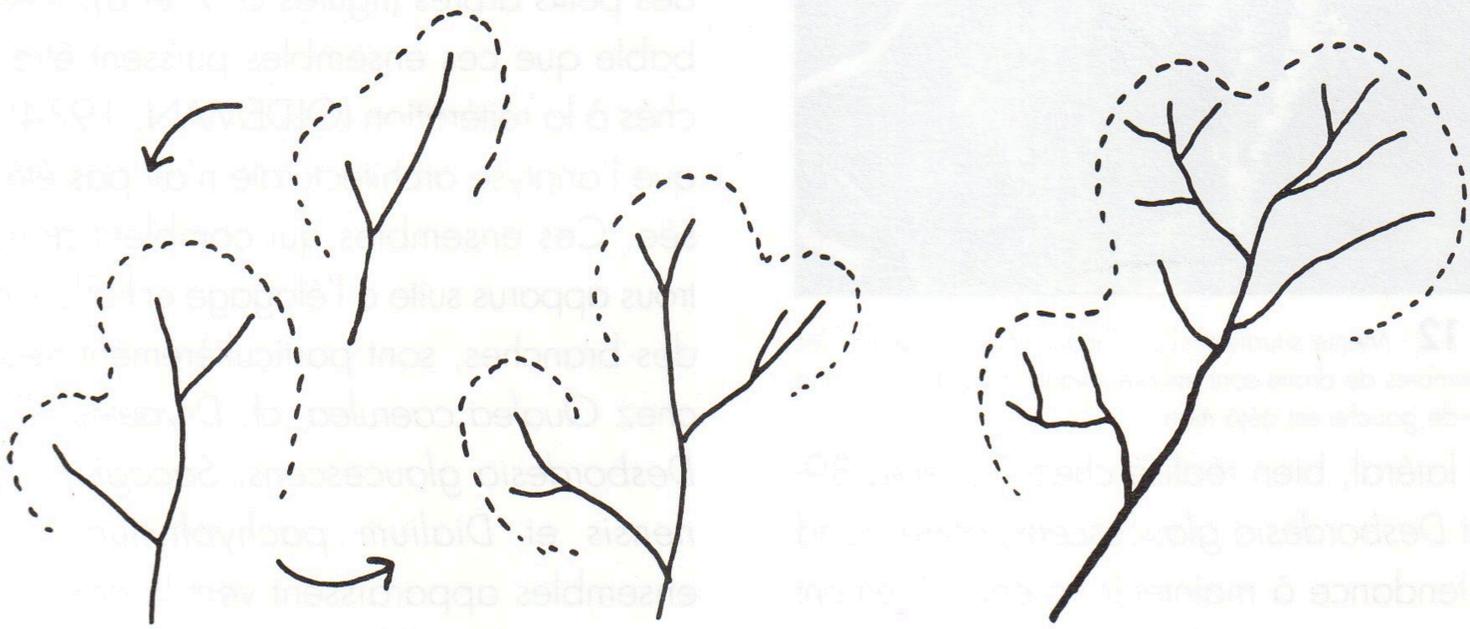


Figure 7 - Schéma de l'éclatement erratique et exemple de cf. *Drypetes* 89-113.

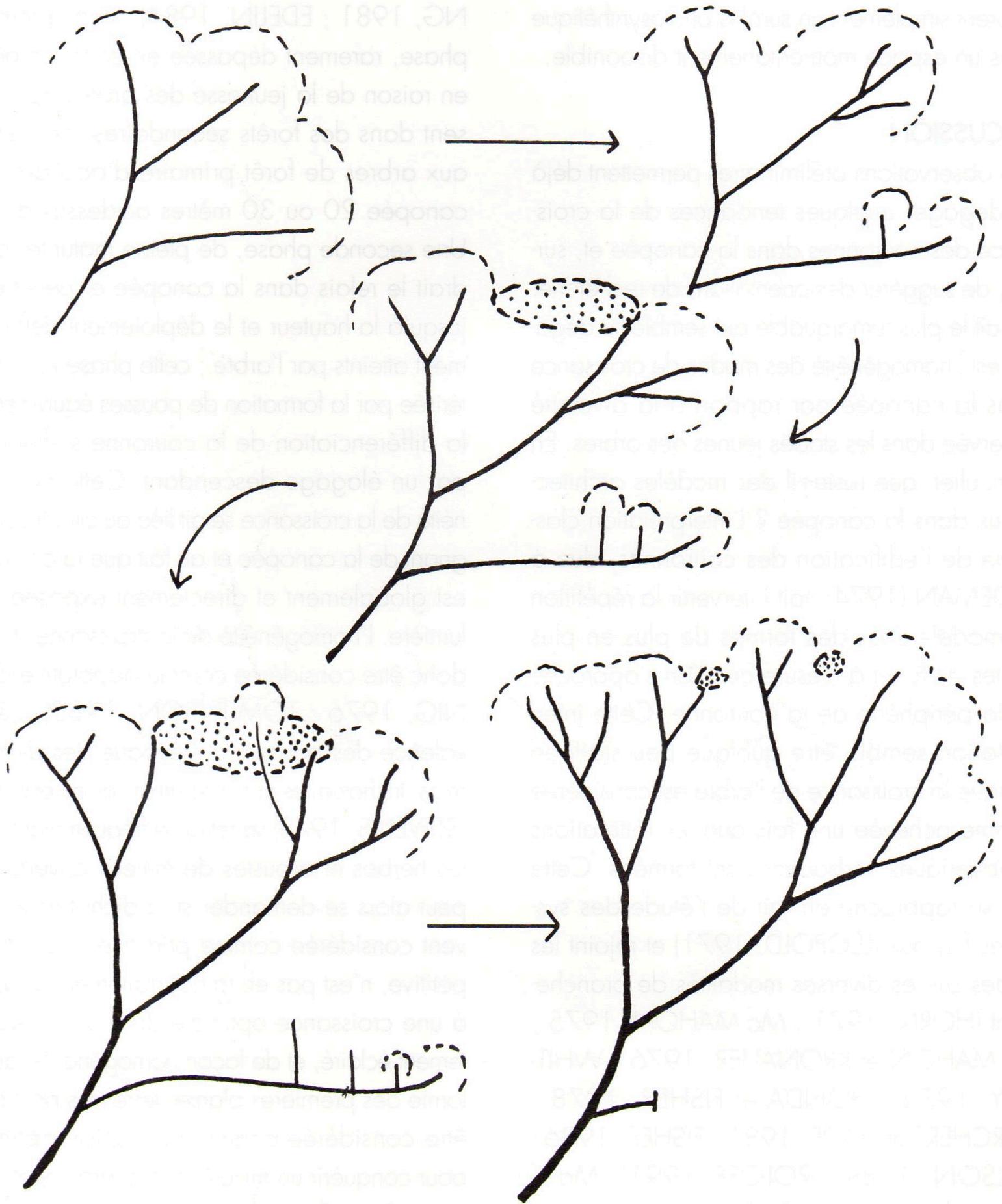


Figure 8 - Restauration et comblement

Restauration d'une partie de la couronne suite à un envahissement par une liane, par émission d'un vigoureux axe dressé émergeant du centre du feuillage de la liane ; comblement fugace des zones éclairées de vieilles branches finissant par s'élaguer.

courte et ne dépassent pas 2 à 3 mètres de hauteur : ils se nécrosent alors globalement et restent sous forme d'ensembles desséchés (figures 7 et 8). Ces ensembles ne participent donc pas à l'évolution de la couronne, mais assurent simplement un surplus photosynthétique dans un espace momentanément disponible.

DISCUSSION

Ces observations préliminaires permettent déjà de dégager quelques tendances de la croissance des couronnes dans la canopée et, surtout, de suggérer des orientations de recherche. Le trait le plus remarquable qui semble se dégager est l'homogénéité des modes de croissance dans la canopée par rapport à la diversité observée dans les stades jeunes des arbres. En particulier, que restent-il des modèles architecturaux dans la canopée ? L'interprétation classique de l'édification des couronnes, due à OLDEMAN (1974), fait intervenir la répétition du modèle sous des formes de plus en plus petites au fur et à mesure que l'on s'approche de la périphérie de la couronne. Cette interprétation semble être quelque peu statique puisque la croissance de l'arbre est considérée comme achevée une fois que les répétitions périphériques herbacées sont formées. Cette vue se rapproche en fait de l'étude des systèmes fluviaux (LEOPOLD, 1971) et rejoint les études sur les diverses modalités de branchement (HORN; 1971 ; Mc MAHON, 1975 ; Mc MAHON et KRONAUER, 1976 ; WHITNEY, 1976 ; HONDA et FISHER, 1978 ; BORCHERT et SLADE, 1981 ; FISHER, 1986 ; WILSON, 1989 ; ROLOFF, 1991). Mais, comme le soulignent GATSUK et al. (1980), les phases sénescents sont moins évidentes chez les arbres que chez de nombreux arbustes ou plantes herbacées. D'après ces premières observations, il semblerait que la vie d'un arbre puisse être divisée en deux phases plus ou moins distinctes : une phase jeune pendant laquelle

l'arbre exprime son modèle architectural, avec une nette différenciation des axes et des modes de croissance, ce modèle pouvant se répéter par répétition éventuellement spécialisée en métamorphose (ASHTON, 1978 ; HALLÉ et NG, 1981 ; EDELIN, 1984) ; cette première phase, rarement dépassée en zone tempérée en raison de la jeunesse des arbres qui poussent dans des forêts secondaires, permettrait aux arbres de forêt primaire d'accéder à la canopée 20 ou 30 mètres au-dessus du sol. Une seconde phase, de pleine maturité, prendrait le relais dans la canopée et persisterait jusqu'à la hauteur et le déploiement définitivement atteints par l'arbre ; cette phase est caractérisée par la formation de pousses équivalentes, la différenciation de la couronne s'effectuant par un élagage descendant. Cette homogénéité de la croissance serait liée au climat contraignant de la canopée et au fait que la couronne est globalement et directement exposée à la lumière. L'homogénéité de la croissance devrait donc être considérée comme adaptative (BRUNIG, 1976 ; TOMLINSON, 1982). L'équivalence des pousses qui évoque des dichotomies, trichotomies et autres structures en explosion (STEVENS, 1978) se retrouve fréquemment chez les herbes et arbustes de milieux ouverts. On peut alors se demander si la dichotomie, souvent considérée comme primitive et peu compétitive, n'est pas en fait parfaitement adaptée à une croissance optimale dans un milieu fortement éclairé, et de façon homogène. La dichotomie des premières plantes terrestres peut alors être considérée comme la solution optimale pour conquérir un milieu encore largement inoccupé. Par ailleurs, l'hétérogénéité de la canopée, qui peut se traduire par sa "rugosité" (GIVNISH, 1984), doit être étudiée pour dégager les formes globales les plus fréquentes des couronnes, les dimensions et les formes des trous, afin de préciser la réalité de la timidité.

REFERENCES

- ADDICOTT, F.T., 1982 - Abscission. Univ. California Press, Berkeley.
- ANONYME, 1986 - Compte rendu du Colloque international sur l'Arbre. *Naturalia Monspeliensis* h.s.
- ASHTON, P.S., 1978 - Crown characteristics of tropical trees. In P.B. Tomlinson et M.H. Zimmermann (Eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge Univ. Press : 591-615.
- BARTHELEMY, D., 1988 - Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique. Thèse Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier.
- BLANC, P., 1989 - Biologie des plantes de sous-bois tropicaux. Thèse de Doctorat d'Etat, Université P. et M. Curie, Paris VI.
- BLANC, P. et HALLÉ, F., 1990 - Timidité et multiplication végétative d'un arbre guyanais : *Taralea oppositifolia* Aublet (Legumineuse, Papilionaceae). In F. Hallé et P. Blanc (Eds.) : *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale* (Xylochimie, 125-132.
- BORCHERT, R. et SLADE, N.A., 1981 - Bifurcations ratios and the adaptive geometry of trees. *Bot. Gaz.* 142, 394-401.
- BRAUN, A., 1855-1856 - The vegetable individual in its relation to species. *Amer. Journ. Sci. Arts.*, 19, 297-318 ; 20, 181-201 ; 21, 58-79.
- BRUNIG, E.F.- 1976 - Tree forms in relation to environmental conditions : an ecological view point. In M.G.R. Connell et F.T. Last (Eds.) : *Tree physiology and yield improvement*. Academic Press Londres : 139-156.
- EDELIN, C., 1984 - L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Thèse d'Etat, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier.
- EDELIN, C., 1991 - Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux : le concept de plan d'organisation. In C. Edelin (Ed.) : *L'arbre, biologie et développement*. *Naturalia Monspeliensis* h.s. : 127-154.
- FISHER, J.B. 1986 - Branching patterns and angles in trees. In T.J. Givnish (Ed.) : *On the economy of plant form and function* : 493-523, Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- GARRISON, R. et WETMORE, R.H. 1962. Studies in shoot-tip abortion *Syringa vulgaris*. *Amer. Journ. Bot.* 48, 789-795.
- GATSUK, L.E. ; SMIRNOVA, O.V. ; VORONTZOVA L.I. ; ZAUGOLNVA, L.B. et SHUKOVA, L.A., 1980 - Age states of plants of various growth forms : a review. *Journ. Ecol.* 68, 675-696.
- GAUTIER, C., 1986 - Essai sur la timidité des cimes. DEA Univ. Sc. Tech. Lang. Montpellier.
- GIVNISH T.J., 1986 - Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In E. Medina, H.A., Mooney and C. Vazquez Yanes (Rds.) : *Physiological Ecology of plants of the wet tropics*. Junk Publ. 51-84.
- HALLÉ, F. et BLANC, P. 1990 (Eds.) - - Biologie d'une canopée de forêt équatoriale. *Xylochimie*.
- HALLÉ, F. et NG, F.S.P.- 1981 - Crown construction in mature Dipterocarp trees. *Malays. Forest.* 44, 222-233.
- HALLÉ, F. et OLDEMAN, R.A.A. 1970 - Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris.
- HALLÉ, F. ; OLDEMAN, R.A.A. and TOMLINSON, P.B. 1978 - *Tropical trees and forests, an architectural analysis*. Springer Verlag Berlin.
- HOLTUM, R.E. 1931 - Periodic leaf-change and flowering of trees in Singapore. *Gard. Bull. Sing (Suppl.)* 5 : 174-206.
- HONDA, J.B. and FISHER, J.B. 1978 - Tre branch angle : maximizing effective leaf area. *Science* 199 : 888-890.
- HORN H.S. 1971- *The adaptive geometry of trees*. Princeton Univ. Press, New-York.
- HOWARD, R.A. 1969 - The ecology of an elfin forest in Puerto-Rico - 8 : studies of stem growth and form and of leaf structure. *Journ. Arnold. arbor.* 50 : 225-267.
- JACOBS, M.R. 1955 - *Growth habits of the eucalyptus*. Forestry and timber Bureau, Canberra.
- KORIBA, K. 1958 - On the periodicity of tree-growth in the tropics. *Gard. Bull. Sing.* 17 : 11-81.
- LEIGH, Jr E.G. 1990 - Tree shape and leaf arrangement : a quantitative comparison of montane forests, with emphasis on Malaysia and South India. In

- D.C. Daniel et J.S. Serrao (Eds.). Conservation in developing countries : problems and prospects. Oxford Univ. Press, Bombay : 119-174.
- LEOPOLD, L.B. 1971 - Trees and streams : the efficiency of branching patterns. Journ. Theor. Biol. 31 : 339-354.
- Mc MAHON, T.A. 1975 - The mechanical design of trees. Sci. Am. 233 : 93-102.
- Mc MAHON, T.A. and KRONAUER, R.E. 1976 - Tree structures : deducing the principle of mechanical design. Journ. Theor. Biol. 59 : 443-466.
- MUELLER, R.J. 1988 - Shoot tip abortion and sympodial branch reorientation in *Brownea ariza* (Leguminosae). Amer. Journ. Bot. 75 : 391-400.
- NG, F.S.P. 1977 - Shyness in trees. Nature Malays. 2 : 34-38.
- OLDEMAN, R.A.A. 1974 - L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoire ORSTOM, 73, Paris.
- PAIJMANS, K. 1973 - Plant succession on Pago and Witori volcanoes. New Britain. Pacific Science, 27 : 260-268.
- PUTZ F.E. 1982 - Natural History of lianas and their influences on tropical forest dynamics. PhD Thesis. Cornell Univ. Ithaca, New-York.
- PUTZ, F.E. ; PARKER, G.G. and ARCHIBALD, R.M. 1984 - Mechanical abrasion and intercrown spacing. Amer. Midl. Nat. 112 : 24-28.
- REBERTUS, A.J. 1988 - Crown shyness in a tropical cloud forest. Biotropica 20 : 338-339.
- REMPHREY, W.R. and DAVIDSON, C.G. 1991 - Crown shape variation in *Fraxinus pennsylvanica* (Vahl.) Fern. : its relation to architectural parameters including the effect of shoot-tip abortion. In C. Edelin (Ed.) : L'arbre, biologie et développement. Naturalia Monspeliensis h.s. : 169-180.
- ROLOFF, A. 1991 - Crown morphology as a tool to determine tree vitality. In C. Edelin (Ed.) : L'arbre, biologie et développement. Naturalia Monspeliensis h.s.: 115-126.
- ROY, J. et SALAGER J.L. 1990 - Midday depression of net CO₂ exchange of leaves of an emergent rain forest tree. In F. Hallé et P. Blanc (Eds.) : Biologie d'une canopée de forêt équatoriale, Xylochimie, 139-149.
- SALAGER, J.L. ; SALAGER, D. et ROY, J. 1990 - Quelques données microclimatiques sur l'environnement forestier tropical. In F. Hallé et P. Blanc (Eds.) : Biologie d'une canopée de forêt équatoriale, Xylochimie, 44-53.
- STEVENS P.S. 1978 - Les formes dans la nature. Traduit de l'américain par J. Matricon et D. Morello. Seuil, Paris.
- TOMLINSON, P.B. 1982 - Chance and design in the construction of plants. Acta Biotheor. 31A, 162-183.
- TOMLINSON, P.B. et ZIMMERMANN, M.H. (Eds.) 1978 - Tropical trees as living systems. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- WHITE, J. 1979 - The plant as a metapopulation. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10, 109-145.
- WHITNEY, G.G. 1976 - The bifurcation ratio as an indicator of adaptive strategy in woody plant species. Bull. Torrey Bot. Club 103, 67-72.
- WILSON, B.F. 1989 - Tree branches as populations of twigs. Canad. Journ. Bot. 67, 434-442.