

Plaidoyer pour le drageonnage et le marcottage en zone tropicale sèche et méditerranéenne : à certains moments de l'année, dans certains sites, et avec certaines espèces !

R. Bellefontaine ², A. Bouhari ³, C. Edelin ⁴, M. Coates-Palgrave ⁵, M. Sabir ⁶

Résumé

Lorsqu'il s'agit d'augmenter le couvert arboré d'un site dégradé, trois méthodes traditionnelles sont en général envisagées : les semis, naturels ou artificiels, les plantations, le recépage d'arbres existants pour favoriser les rejets de souches. Il existe cependant une quatrième voie alternative, très peu explorée, qui mérite une attention soutenue. Avant que la disparition des arbres existants ne soit complète, dans certaines régions (semi-arides et tempérées notamment), le marcottage et le drageonnage permettent de multiplier de manière très économique les ligneux que les populations locales souhaitent conserver.

Cette synthèse cite des chiffres pour les régions tempérées. Il est cependant difficile de convaincre les forestiers travaillant en régions semi-arides d'utiliser ces méthodes, car les habitudes sont ancrées et le volume d'études dans le domaine de la propagation végétative "naturelle" est très hétérogène, voire insignifiant, selon les régions et pays. Comparés aux semis et plantations, les avantages socio-économiques très induits par la propagation végétative sont importants. Les auteurs concluent sur la nécessité de mettre à jour les connaissances locales et traditionnelles en matière de drageonnage et marcottage naturels et de débiter des études sur quelques espèces-pilotes qui montrent ce genre d'aptitude.

Mots clés : drageonnage; drageonnement; drageon; marcottage; marcotte; bouture de racine, propagation végétative naturelle; régénération asexuée.

¹ Website : <http://www.etfrn.org/etfrn> ou <http://honeybee.helsinki.fi/tropic>

² Cirad-Forêt (Montpellier) France - ronald.bellefontaine@cirad.fr

³ Direction de l'Environnement (Niamey) Niger - direnv@intnet.ne

⁴ CNRS (Montpellier) France - edelin@cirad.fr

⁵ Consultante (Harare) Zimbabwe - megcp@zol.co.zw

⁶ Professeur ENFI (Rabat) Maroc - sabirenfi@wanadoo.net.ma

Introduction

Le drageonnage est un phénomène qui a généralement été très peu étudié sauf pour les peupliers, merisiers, ailanthes, voire certains fruitiers, etc., principalement dans les pays tempérés. Dans les régions tropicales d’Afrique de l’Ouest, il n’a jamais été analysé ou expérimenté, sauf exception (Bellefontaine *et al.* 2000). Or l’extension territoriale de drageons à partir d’un arbre-mère au cours d’une année peut être étonnante : de 1 à 2 mètres, mais souvent à 15-20 m, voire à plus de 80 m. (Fernandez *et al.* 1994; Alignon 1999). Ce dynamisme se répercute au sein de générations successives. Ces drageons peuvent former des taches de drageonnage (Clair-Maczulajtys, 1985; Coates-Palgrave 1998; Hasnaoui 1991; Pagès 1985; Schier 1973a).

Ce phénomène se produit dans certaines stations, telles que les clairières, les bas de pente bien exposée, les sols à bon drainage ou parfois inondés (Sharma *et al.* 1999; Deiller *et al.* 2003), quand par exemple les réserves en amidon (Clair-Maczulajtys 1985, 1986; Schier et Zasada 1973) sont élevées (soit dans le collet, soit dans le système racinaire primaire). Toutes les espèces ne drageonnent pas; certaines sont prolifiques, d’autres n’adoptent cette stratégie de propagation végétative qu’avec parcimonie (Troup 1921; Schier et Campbell 1976; Bellefontaine 1997; Bellefontaine *et al.* 1999).

A partir de données relatives à la multiplication et la propagation végétatives *naturelles* relevées dans la littérature scientifique, cet article suggère des recherches dans le cadre de l’induction de la propagation artificielle (Bellefontaine *et al.* 2000; Kimariyo 1990; Schier 1973b et 1973c; 1975, 1982), sans parler de culture *in vitro*, greffage ou bouturage. Il s’appuie principalement, mais non exclusivement sur le drageonnage des peupliers pour lesquels la bibliographie est abondante.

Phénomène ubiquiste

Dans les pays du nord de l’Europe, le drageonnage excessif de certains peupliers (*Populus tremula*) a été réduit par des herbicides dont l’emploi est remis en question pour des raisons de sauvegarde de l’environnement (Barring 1988). Selon cet auteur, des perturbations du milieu sont nécessaires pour que cette espèce drageonne, alors qu’il semble que l’espèce américaine affine, *P. tremuloides*, émette des drageons sans cause exogène.

Le merisier (*Prunus avium*) est en France une espèce disséminée par pieds isolés, par taches ou bouquets, et par peuplements. Dans ce dernier cas, on rencontre, soit des peuplements “normaux” où le merisier représente plus de 20 % des tiges régulièrement réparties sur une superficie supérieure à 0,5 ha, soit des peuplements de lisière, où sur une largeur de 10 à 50 mètres, les merisiers représentent plus de 10 % des tiges. Dans le cas des taches, « *les peuplements de bouquets généralement espacés les uns des autres regroupent quelques tiges à plusieurs dizaines,(...) souvent par drageonnage sur un rayon de 15 mètres environ. Ces taches de drageonnage (...) peuvent atteindre une surface de l’ordre de 700 m² (...) La distance la plus grande entre deux arbres de même génotype est de 80 mètres* » (Fernandez *et al.* 1994). Afin d’avoir une meilleure compréhension d’une part de l’équilibre entre la reproduction sexuée et la propagation végétative et d’autre part du rôle de la banque de graines du sol dans la dynamique de la régénération, Deiller *et al.* (2003) ont comparé trois peuplements forestiers présentant des conditions d’inondation différentes. Ils constatent que certaines espèces ligneuses présentes dans le peuplement ne figurent jamais parmi les graines retrouvées dans le

sol. Les auteurs concluent, en citant certaines espèces spécifiques, que des conditions environnementales restrictives telles que les inondations, le feu ou la sécheresse limitent l'établissement et la croissance des plantes à celles qui sont capables de développer des stratégies alternatives (marcottage ou production de drageons) permettant le succès de leur régénération en dépit des contraintes du milieu.

Dans les régions méditerranéennes, il est aisé de se rendre compte que les forêts de chênes verts (*Quercus ilex*) sont souvent issues de propagation végétative naturelle. Pour le chêne-liège (*Q. suber*) en Tunisie, Hasnaoui (1991) compte de 127 à 228 drageons sur 30 placettes de 100 m². Ces drageons sont de dimensions (hauteurs et diamètres) et d'âges divers et leur apparition, suite à la coupe à blanc des adultes, ne se fait pas en une seule année, mais est échelonnée. A Gabès (Tunisie) sur une croûte gypseuse et sous 100 mm de pluie, les *Acacia salicina*, issus de graines du Jardin Botanique de Tunis, ont donné une véritable forêt en constante expansion par drageonnage, malgré les dégradations des populations environnantes (A. Franclet, comm. pers., 1999).

En Israël à Atlit, à partir d'un *Faidherbia albida* planté en 1913, 25 drageons ont été comptés en 1961 dans un rayon de 22 mètres autour de cet arbre. Dans les années 60, ces drageons et l'arbre-mère ont été coupés pour faire place à une plantation d'abricotiers. L'arbre-mère et le drageon le plus vigoureux ont rejeté de souche vigoureusement et ont émis dans un rayon de 20 mètres des drageons, trop nombreux pour être individualisés. Dans les années 70, les abricotiers ont été remplacés par des bananiers après travail mécanique du sol, ce qui a réduit momentanément le nombre de drageons. Cependant le clone a continué à s'étendre en bordure et en 1974, 37 plants issus de drageons ont été recensés (Karschon 1976).

En Afrique de l'Ouest, les paysages à *Daniellia oliveri* (Bellefontaine *et al.* 2000), *Detarium microcarpum* (Bationo *et al.* 2001) ou à *Isoberlinia doka* (Dourma *et al.* 2003) semblent dans une large mesure dus au drageonnage. En zone soudano-sahélienne, si plus d'une centaine d'espèces ligneuses rejettent de souche, 56 % d'entre elles auraient la capacité de drageonner si l'on se base sur la littérature existante (Bellefontaine 1997)⁷. En Afrique de l'Ouest (jusqu'à l'isohyète de 1000 mm), 115 espèces ligneuses indigènes ou introduites de longue date émettent des drageons (Bellefontaine *et al.* 1999). Plus rares sont celles qui marcotent *naturellement* (Catinot 1994; Bationo 1994; Ichaou 2000; Karim 2001; Bellefontaine *et al.* 2001).

En Afrique de l'Est, les racines de *Baikiaea plurijuga* sont considérées comme un réservoir résilient de drageons (van Gils 1988; SARCDC 1993). Desanker *et al.* (1997) estiment que dans le miombo les arbres sont difficiles à éradiquer, car la plupart des ligneux rejettent vigoureusement par rejets de souche et drageons. Meg Coates-Palgrave (1998) est quant à elle convaincue que dans les formations naturelles zimbabwéennes, le nombre d'arbres provenant de semis naturels est infinitésimal et que plusieurs espèces (*Ochna pulchra*, *Brachystegia boehmii*, *Dichrostachys cinerea*, *Acacia erioloba*, *Baikiaea plurijuga*, etc.) se régénèrent par propagation végétative (Coates-Palgrave and Tiffin 1997). De plus, certaines espèces deviendraient suffrutescentes au fur et à mesure que les conditions écologiques se détériorent (aridité accrue, inondations temporaires par exemple pour certains massifs suffrutescents de *Colophospermum mopane*, périodes de froid intense, etc) et il faut admettre qu'en Afrique de l'Est ce nouveau concept est difficile à accepter (Coates-Palgrave 1998). Pour Chidumayo et Frost (1996), la plupart des arbres du miombo ont une aptitude à produire

⁷ près de 600 espèces ligneuses peuvent drageonner (liste non publiée; Bellefontaine, 2002 a)

des drageons. En Tanzanie, la régénération de *Milicia excelsa*, *Ocotea usambarensis*, *Brachylaena hutchinsii*, *Dalbergia melanoxylon* est obtenue par drageons (Kimariyo 1990).

Litsea glutinosa, introduit dans la deuxième moitié du XIX^{ème} siècle dans l'île de Mayotte, doit son caractère envahissant notamment à son potentiel d'émission de drageons. Jacq (2001) retient en moyenne un taux minimal de drageonnage de 42 % pour les peuplements de l'île.

Sur le continent indo-asiatique, *Populus euphratica* est largement utilisé pour sa productivité et sa grande capacité de survivre dans les dures conditions du milieu, notamment dans les zones inondées. Sept hectares inondés ont été régénérés en trois ans par des boutures de racines, qui ont ensuite drageonné abondamment (Sharma *et al.* 1999). En Inde Centrale (forêt de Govindgarh), Awasthi (1986) observe un drageonnage relativement important chez le *Diospyros melanoxylon* et suggère son utilisation dans les jachères et les zones considérées comme marginales pour couvrir le sol. En Inde, Troup (1921) signale que plus de 120 espèces drageonnent.

Dans le continent nord-américain, de vastes forêts mixtes à base de conifères et de peupliers ont été dévastées par des feux. Néanmoins, grâce à la multiplication végétative (par rejets de souche et drageons surtout), les peupliers colonisent l'écosystème et envahissent tout l'espace (Schier 1973a; Jones et Trujillo 1975; Bartos et Mueggler 1982; Corns et Maynard 1998).

Préciser de quoi l'on parle pour lever toute ambiguïté

Pour le dictionnaire "Le petit Robert" de la langue française, les deux termes drageonnage et drageonnement sont synonymes. Il a été proposé que "drageonnement" se limite aux phénomènes naturels (chablis, tornades, dégâts d'animaux, etc.) et que "drageonnage" soit réservé à l'opération anthropique (à l'instar du greffage et du bouturage) visant à induire l'émission de drageons. Pour des raisons de commodité, seul le terme "drageonnage" a finalement été retenu. Le drageon est une tige naissant sur une racine déjà établie, que la racine soit dans ou hors du sol, encore connectée à la souche ou non (Bellefontaine *et al.* 2002).

C'est un procédé de multiplication végétative permettant à certaines espèces, arborescentes ou non, de se multiplier et se propager, voire de coloniser le milieu par la formation de tiges adventives à partir du système racinaire⁸. Cette néoformation de pousses à partir de racines, généralement traçantes ou superficielles, différencie le drageon du ***rejet de souche*** (ce rejet est une forme de régénération, mais pas de multiplication). Ce dernier se développe sur une structure anatomique de tige. Ce peut être la partie aérienne, voire souterraine du tronc, en étant conscient de l'ambiguïté qui peut subsister pour les pousses apparaissant au niveau du collet ; la basitonie est encore mal connue (Barnola *et al.* 1987, Barnola et Crabbé 1991).

A l'inverse du drageon, la ***marcotte*** provient de la néoformation de racines à partir de tiges souples en contact du sol, voire de branches encore reliées au pied-mère, et dont la fonction première n'est pas d'assurer la multiplication végétative, contrairement aux ***stolons***⁹.

⁸ Ce paragraphe et les trois suivants sont extraits ou s'inspirent d'une communication précédente (Bellefontaine et Monteuis 2002).

⁹ Stolon : tige aérienne, rampante ou arquée, à morphologie particulière, destinée à assurer la reproduction végétative de certaines espèces en produisant, de loin en loin, des racines et des bourgeons feuillés.

Le caractère souvent spontané de ces manifestations est susceptible d'entraîner de regrettables confusions. Pour le drageonnage, comme pour le marcottage et éventuellement la division par éclatement de touffe ou de souche, le sevrage avec la plante-mère s'effectue en conditions naturelles, de façon progressive, voire très tardivement. **Le bouturage**, quant à lui, implique qu'il y ait séparation entre le fragment d'axe et la plante-mère avant tout phénomène de néoformation nécessaire à la régénération d'un nouvel individu. Il peut alors s'agir de néoformations de racines adventives à partir de portions de tiges, ou de néoformation de pousses feuillées à partir de portions d'axes racinaires dans le cas des **boutures (de segments) de racine**. Le succès du bouturage est conditionné par le maintien en vie du fragment d'axe séparé de la plante-mère le temps nécessaire à la néoformation du pôle - soit racinaire, soit caulinaire - manquant pour reconstituer un nouvel individu.

Il apparaît, au vu de la littérature, que la distinction entre **segment (bouture) de racine** - très utilisé(e) pour propager certaines espèces telles que les cultivars de framboisiers,... - et **drageon** n'est pas assez stricte. Le segment de racine se différencie fondamentalement de ce dernier par le fait que la séparation du fragment végétatif intervient, contrairement au drageon, avant la néoformation de bourgeons qui vont se développer en tige. La confusion s'explique d'autant plus que le bouturage de racine peut survenir naturellement, par exemple à l'issue de la formation de fentes de retraits en sols argileux, qui provoquent la rupture des racines et leur individualisation (Bellefontaine et Monteuis 2002). Depommier (1996) observe que dans les forêts-parcs de *Faidherbia albida* les racines restées dans le sol après le chablis de vieux arbres chancreux émettent de nombreux drageons quelques semaines après la chute du tronc moribond.

La **multiplication végétative** est un mode de reproduction asexuée d'un végétal à partir de certains de ses tissus ou organes, sans intervention de la sexualité; la **propagation végétative** est plus une dynamique spatiale (de multiplication végétative) s'effectuant de proche en proche et un processus de colonisation d'un terrain par la végétation sans intervention de la reproduction sexuée (définition inspirée de Da Lage et Métaillé 2000). Quant au terme **régénération**, il est peu précis et évoque d'une part une idée de renouvellement d'un peuplement (soit naturellement par graines, rejet de souche, drageons ou marcottes naturels, soit artificiellement par plantations, semis artificiels, multiplication végétative induite), et d'autre part, le jeune peuplement ainsi obtenu. Nous ne l'emploierons qu'exceptionnellement.

Le peuplier, à titre d'exemple

Différents facteurs exogènes influencent le drageonnage, par exemple la suppression de la dominance apicale, la période de coupe, la compétition pour la lumière, la couverture du sol avec ou sans rémanent, les feux, etc.

La suppression de la dominance apicale est souvent responsable d'un drageonnage intense (Eliason, 1971a et b, cité par Barring 1988; Schier 1982; Steneker 1972a in Perala 1974b). La densité de drageons un an après l'exploitation d'une peupleraie (*Populus tremuloides*) peut ainsi varier de 55 000 (si on a laissé des rémanents) à 200 000 pieds par hectare (sans rémanents) au Centre-Est du Saskatchewan au Canada (Bella 1986). Bartos et Mueggler (1982) citent l'étude de Smith *et al.* (1972) qui comptent de 74 000 à 120 000 drageons par hectare. Une année après l'exploitation de *P. tremuloides* (Ontario), tous les brins recensés,

soit de 55 à 70 000 par hectare, sont des drageons; aucun ne provenant de graines (Kemperman 1978).

Selon que la coupe a été effectuée en période de repos de la végétation ou non, la densité de drageons et la croissance varient beaucoup (Zasada et Schier 1973; Perala 1974b; Bella 1986).

Au Canada (Saskatchewan), deux coupes rases dans une peupleraie (*P. tremuloides*) de 70-80 ans ont été effectuées l'une en mars (hiver), l'autre en mi-juillet (été) : la densité de drageons après la première saison de croissance est deux fois plus importante dans le bloc exploité en été. Après 17 ans, ces différences dues aux traitements s'estompent (Bella 1986).

Bartos et Mueggler (1982), étudiant la même espèce dans le nord de l'Utah (Etats Unis), comparent l'évolution du nombre de drageons. Ainsi, dans la partie non exploitée, ce nombre demeure plus ou moins constant, variant de 1 400 à 4 300 par hectare pendant les trois années d'observation, alors que la coupe stimule un important drageonnage : de 2 300 par hectare avant la coupe à 8 500 pendant la première année et à un maximum de 44 000 la deuxième année.

Cependant pour Corns et Maynard (1998), l'essentiel du drageonnage a lieu la première année après la coupe (de 85 000 la première année, on tombe à environ 35 000 drageons la troisième année). Appliquant trois épaisseurs de résidus (copeaux) et trois niveaux de compaction du sol (débusqueuse), ils constatent que la densité de drageons est plus importante dans la parcelle témoin et que les faibles épaisseurs de copeaux (5 cm) permettent un couvert végétal et un drageonnage adéquats, alors que les passages répétés de la débusqueuse stimulent le taux de drageonnage. En Suède, Barring (1988) constate sur *P. tremula* que beaucoup de drageons qui ont émergé la première année n'ont pas survécu lors de la deuxième saison. Par contre, chaque année de nouveaux drageons surgissent, broutés régulièrement par la faune sauvage. Les racines de peupliers exploités restent vivantes pendant une longue période après la disparition des arbres-mères (jusqu'à quarante ans pour *P. grandidentata*, selon De Byle 1964, cité par Barring 1988).

Par sélection naturelle, leur nombre diminue cependant rapidement pour se stabiliser assez vite autour de 20 à 35 000 drageons par hectare quelques années après l'exploitation (Bartos et Mueggler 1982; Crouch 1983; Barring 1988; Corns et Maynard 1998). En Arizona, 22 ans après un incendie de forêt, il subsiste encore 23 500 pieds par hectare parmi lesquels 77 % sont encore vivants (Jones et Trujillo 1975). Dans le Minnesota sur *P. tremuloides*, plus l'intensité du feu augmente, plus la croissance des drageons diminue. L'effet à long terme du feu sur la croissance des drageons demeure inconnu, mais des drageons âgés de deux ans ont tous été tués par l'incendie de mai 1967 et les nouveaux drageons apparus étaient plus nombreux et moins vigoureux. Si l'on utilise le feu comme "outil d'aménagement", les peuplements de peupliers devraient être mis à feu pendant la première saison d'arrêt de croissance qui suit la coupe (Perala 1974a). Dans cette même parcelle qu'il souhaite convertir en un peuplement de conifères, Perala (1974b) après une nouvelle mise à feu contrôlée deux et quatre saisons de croissance (mai 1969 et octobre 1970) après la première, conclut que sur sols sablonneux, le feu contrôlé peut être utilisé surtout en période de croissance.

Kemperman (1978) précise que c'est dans les 6 à 8 premiers cm (litière et humus) qu'apparaissent les drageons et que 80 à 85 % des brins examinés proviennent de racines ayant un diamètre inférieur à 1,5 cm.

L'éloignement maximal pour les peupliers entre arbre-mère et drageon est de 31,7 et 33,5 mètres (Buell et Buell 1959, Petrov 1967, cités par Barring 1988). Dans les peuplements âgés, les drageons émergent le plus souvent dans les vingt premiers mètres (Barring 1988).

Boutures de segments de racine

Plusieurs auteurs assimilent à des drageons les plants obtenus à partir de boutures de segments de racine re-positionnés dans le substrat soit horizontalement, soit verticalement (Zasada et Schier 1973 ; Lhoir et André 1996 ; etc.). Sans qu'il ne soit question de drageons au sens strict, mais bien de segments de boutures de racine, la technique suivante permet de propager un clone malgré certaines difficultés intrinsèques à l'espèce. En Belgique, le Peuplier picard (*Populus x canescens*) a un enracinement traçant. Tous les spécialistes reconnaissent qu'il se bouture difficilement. Par contre, sous certaines conditions, les peupliers canescens adultes « drageonnent ¹⁰ » : « *Des fragments racinaires, de 8 cm de long et de 1 à 2 cm de diamètre sont enterrés, en serre chaude, verticalement (...) Après trois semaines, les premières pousses aériennes (drageons) apparaissent et peuvent être classés en deux groupes selon le type d'enracinement observé :*

- *drageons formant leur propre système racinaire et s'affranchissant du pied-mère pour donner naissance directement à un plant forestier,*
- *drageons se développant aux dépens de la racine-mère sur laquelle apparaît une nouvelle rhizogenèse. Ce cas est le plus fréquent. Leur croissance est très rapide; ils n'ont cependant pas de système racinaire indépendant.*

A ce stade de développement, la capacité du second type de drageons d'être multipliés par bouturage herbacé est grande (...) C'est le seul cas où, chez Populus canescens, le bouturage de tigelle réussit parfaitement, car le taux d'enracinement se situe entre 90 et 100 % de réussite. Il est impératif que ce microbouturage juvénile s'effectue à cette dimension; au-delà, il devient aléatoire (Lhoir et André 1996).

Pour réaliser cette expérience, ils prélèvent des fragments racinaires en milieu naturel entre 20 et 50 cm sur des racines secondaires, car en ce qui concerne la multiplication végétative, les racines principales ne donnent jamais des résultats favorables. Par contre, ils notent que « *toute la racine prélevée ne présente pas la même prédisposition au drageonnage : les zones les plus propices sont situées à la bifurcation de racines ou aux environs de petites boursouflures : ce sont sans doute des zones méristématiques très actives. Les parties lisses, sans aucune boursouffure, restent inertes et se dégradent rapidement dans le substrat* » (Lhoir et André 1996).

Sharma *et al.* (1999) constatent sur *P. euphratica* que le taux de survie après 160 jours et la croissance sont plus élevés pour les plants obtenus à partir de boutures de racine que pour ceux issus de boutures de tige : 65 % contre 47 % pour le taux de survie, alors que pour les plants issus de boutures de racine après quatre années, le gain sur le diamètre et sur la hauteur est respectivement de 59 et 54 %.

Johansson et Lundh (1988) ont travaillé sur des segments de racine de 10 mm de diamètre moyen prélevés sur *P. tremula* âgés de 10 et 15 ans en les repositionnant horizontalement en serre à diverses (cinq) profondeurs, températures (10 et 25 °C) et (quatre) intensités de lumière. Après 83 jours d'observation, le nombre de « drageons » obtenus est le plus élevé à 4 et 6 cm de profondeur et leur poids sec est supérieur à 25 °C pour ces mêmes profondeurs. Le pourcentage de boutures qui « drageonnent » croît avec l'intensité de lumière.

¹⁰ Rappelons que les termes « drageon », « drageonnage » doivent être pris ici avec précaution.

La formation de drageons chez *P. tremuloides* est partiellement régulée par la dominance apicale (Eliason 1971a et b; Schier 1973b; Perala 1974a). Le taux d'auxines dans les racines varie avec les saisons. Ainsi, on n'enregistre pas de régénération après une coupe ou un feu d'été, ce qui serait expliqué par des inhibiteurs de croissance saisonniers (Jones et Trujillo 1975). L'inhibition complète du développement de drageons sur des racines d'une plante en bon état se transforme en une inhibition partielle sur des segments de racine de plusieurs clones (Schier et Zasada 1973). Il est indéniable que des variations génétiques entre clones existent en ce qui concerne la formation de drageons (Johnsson 1942, Farmer 1962, Maini 1972, cités par Barring 1988; Schier 1973b; Schier et Zasada 1973; Zasada et Schier 1973; Schier 1975). Ces différences seraient corrélées également avec l'aptitude qu'a un drageon de s'affranchir et de former son propre réseau de racines. Dans la région de Moscou, 23 % des drageons apparaissant dans un cercle de 4 mètres autour des arbres-mères sont indépendants (Petrov 1967, cité par Barring 1988). Sur 12 clones de *P. tremuloides*, un seul avait développé des racines adventives indépendantes (Schier 1982). Les clones se différencieraient également par leurs réserves en hydrates de carbone; leur concentration varie d'un clone à l'autre en fonction des saisons (Schier et Zasada 1973).

L'effet de l'acide gibbérellique sur *P. tremuloides* a été déterminé en traitant deux types de boutures de segments de racine, l'un produisant des drageons de primordiums récemment formés ou à un stade initial de développement (racines EP¹¹), l'autre produisant des drageons surtout à partir de primordiums relativement bien développés et visibles (racines LP). L'acide gibbérellique a stimulé la croissance des drageons des racines LP à toutes les concentrations utilisées (25-400 mg/l), alors qu'il a inhibé celle des drageons de racines EP (collectées à différentes dates : l'inhibition étant plus importante sur les primordiums de racines collectées en juillet plutôt qu'en octobre en Utah) (Schier 1973c).

Sur *P. tremuloides*, des primordiums de pousse préformés, protubérances du phellogène, semblent exister sur toutes les racines dans toute l'aire de distribution du peuplier faux-tremble. Ces primordiums préexistants, dispersés ou concentrés et le plus souvent très difficiles à détecter, peuvent être à différents stades de développement. Il y a co-existence de primordiums inhibés et de jeunes primordiums en formation. La présence de pousses inhibées montre bien qu'à tout moment l'élongation peut être suspendue même après que la croissance ait démarré. Ces primordiums ressemblent à des monticules circulaires microscopiques qui montrent cependant un degré relativement élevé d'organisation tissulaire et de polarité. Les premières cellules ne peuvent pas être facilement identifiées à moins qu'elles n'apparaissent en des endroits préétablis. Sur un ensemble de 541 drageons issus de deux clones différents, l'examen a permis de constater qu'aucun drageon ne présente des traces vasculaires pénétrant dans les couches annuelles du xylème. Ce qui permet d'avancer au moins pour ces deux clones que les drageons ne proviennent pas des bourgeons enfouis dans le périoderme, mais plutôt de primordiums préexistants ou initiés couramment (Schier 1973a).

A l'aide de boutures de segments de racine placées en serre et observées après 21 jours, Schier et Campbell (1976) comparent l'aptitude au drageonnage de *P. angustifolia*, *P. deltoides*, *P. balsamifera*, *P. tremuloides*. Cette dernière espèce ne produit des « drageons » qu'à partir du périoderme au niveau des primordiums dormants préexistants qui proviennent de la région du phellogène (drageons de surface), alors que pour les trois autres espèces, les drageons peuvent provenir du périoderme, mais aussi du cambium exposé à l'extrémité des boutures (drageons terminaux). Ces derniers n'apparaissent qu'à une extrémité de la bouture,

¹¹ EP primordium précoce ; LP primordium tardif.

rarement aux deux. C'est seulement quand les racines subissent un stress exposant le cambium que les drageons pourraient apparaître à partir des bourgeons nouvellement formés, semblables à ceux qui apparaissent à l'extrémité des boutures. L'essentiel des drageons pour ces quatre espèces sont cependant issus de bourgeons dormants enfoncés dans le périoderme. Sur *P. deltoïdes*, il y a plus de rejets sur l'extrémité proximale que sur la distale et plus de racines sur la distale que sur la proximale, ce qui démontre une polarité des boutures des segments de racine.

Il apparaît évident que pour comprendre les phénomènes liés au drageonnage, des expériences devront être tentées parallèlement avec des segments de racine et les « drageons » obtenus. Les observations sur le terrain sont cependant indispensables pour la compréhension de ce mécanisme.

Où se forment les drageons ?

Sur une tige, les nœuds et entre-nœuds sont localisés. Sur une racine, il n'y a apparemment pas de marqueur morphologique. De plus, si la distinction sur une tige ou sur une souche entre bourgeons adventifs et proventifs n'est pas simple, que dire de ces derniers dans le sol ? Cette différence semble pourtant essentielle. De nos jours, on parle peu des bourgeons proventifs. Guinier *et al.* (1947) précise à propos des bourgeons proventifs des tiges qu'« *ils restent en apparence inertes* », mais qu'ils « *donnent naissance chaque année à quelques cellules formant un petit rameau, englobé par le bois et l'écorce du rameau. Le bourgeon se trouve donc repoussé vers l'extérieur et peut se maintenir à la surface du rameau, malgré l'accroissement en diamètre* ». Poskin (1939) associe les bourgeons proventifs à une phase de latence (bourgeons dormants) - précédant le débourrement -, phase qui serait levée par « *une surabondance de sève et une influence plus grande de la lumière. Cette faculté d'évolution se conserve pendant de longues années mais elle diminue avec l'âge et disparaît chez les individus relativement vieux* ». Sur une souche, ils donnent naissance à des rejets proventifs, qui, par leur développement autour de la souche et leur relation étroite avec celle-ci, sont moins exposés que les rejets adventifs aux dommages physiques (par la neige, par le passage de la faune, par les volis lors de tempête). De plus, lorsqu'ils sont au contact du sol, ils ont la capacité de s'enraciner et de s'affranchir de la racine-mère à l'inverse des rejets adventifs. Le bourgeon proventif, qui lui se distingue par sa capacité à un raccordement à la moelle, a toujours un avenir quand il est libéré des corrélations d'inhibition.

Mais sur une souche, il y a également de nombreux bourgeons adventifs. Ces derniers produisent des brins capables de soutenir une croissance importante pendant une certaine période avant de disparaître pour la plupart, car ils n'ont pas pu installer un système de conduction. Selon la littérature consultée par Pagès (1985), les bourgeons adventifs peuvent être issus de méristèmes néoformés à partir « *i) d'un tissu permanent : le parenchyme de l'écorce chez le tilleul ou le péricycle chez le robinier, divers peupliers et Liquidambar styraciflua; ii) de méristèmes très différenciés et spécialisés : cambium chez le frêne, les peupliers, le saule ou le phellogène sur divers peupliers; iii) de cals : bourgeons cicatriciels* ».

Clair-Maczulajtys (1985), étudiant les drageons émis par *Ailanthus altissima*, observe plusieurs types de bourgeons. En plus des « *bourgeons adventifs apparus sur la section de tige* », cet auteur distingue « *des bourgeons localisés dans le parenchyme cortical de la zone du collet, provenant du développement de territoires méristématiques préexistants* ». Elle

parle également de « *bourgeons déjà en place dans l'écorce des racines latérales qui ne se développent que très exceptionnellement* ». Repérer et distinguer ces deux types de bourgeons est difficile.

Lors d'une première réunion (Bellefontaine *et al.* 2002) relative à la propagation végétative, tenue le 10 mai 2001 au Cirad (Montpellier), les participants ont admis qu'il semblerait que le drageon quant à lui naisse généralement au niveau du péricycle sur des structures jeunes (si par hasard il naît sur une racine ancienne, ce sera à partir du parenchyme périphérique cortical; dans ce cas, il fera sa connexion ultérieurement vers l'intérieur). Le drageon est donc une structure anatomique de tige qui se néoforme sur une structure de racine. Il ne peut-être qu'adventif. Quant aux racines latérales, leur néoformation se fait loin en arrière du méristème et tardivement, le méristème racinaire n'étant pas organogène. C'est également au niveau du péricycle que la ramification et les racines latérales se forment (en face de pôles soit ligneux, soit phloémiens, selon les espèces) (comm. pers. Cl. Atger, *in* Bellefontaine *et al.* 2002).

De nos jours, on ne parle plus guère de bourgeons proventifs. Il y a peut-être là un espace de recherche à investir.

Pourquoi ne pas étudier le drageonnage et le marcottage (naturels ou induits) dans les zones sèches ?

En zone sèche (tropicale, méditerranéenne, sur glacis, etc.), l'eau est un facteur déterminant et malheureusement souvent rare. Sans eau, les plantations et les semis naturels ou artificiels n'ont pas d'avenir. Si l'on pouvait repérer des racines traçantes (d'espèces que l'on souhaite propager pour le fourrage ou pour les fruits) et induire au moment le plus opportun (de l'année -la meilleure saison- ou du développement ontogénique durant la vie de l'arbre), par diverses techniques appropriées¹², l'apparition de drageons, l'espace pourrait ainsi être colonisé à peu de frais (Bellefontaine *et al.* 2000). Par rapport aux rejets de souche qui ont la réputation d'épuiser la souche, cette particularité des drageons (et des marcottes) qu'ils ont de s'étendre territorialement, et donc de densifier la couverture végétale au moindre coût, est déterminante lorsqu'ils s'auto-affranchissent de l'arbre-mère. De plus, ils assurent la pérennité de l'ensouchement et le rajeunissement du système racinaire (Bellefontaine 1995), sans parler des bienfaits qu'ils procurent dans le cadre de la lutte contre l'érosion ou contre la désertification.

¹² 1/ Des essais pour induire artificiellement le drageonnage pourraient être menés i/ le forçage : lors de l'abattage de certaines espèces, le recouvrement de la souche par une toile opaque plastifiée immédiatement après exploitation peut empêcher l'apparition de rejets sur la souche et simultanément, pour certaines espèces drageonnantes et dans certains sites, avoir une action favorable sur l'émission de drageons. Il convient de laisser une couche d'air de quelques centimètres entre la souche et le plastique opaque (de couleur blanche pour favoriser une meilleure réverbération des rayons lumineux) pour éviter la mort des bourgeons à la suite de températures trop élevées. Il faut un matériau qui ne laisse pas passer les rayons lumineux ii/ le labour (occasionnant un stress des racines); iii/ le chablis artificiel d'arbres sénescents laissant dans le sol des racines coupées de l'arbre-mère; iv/ le feu et les coupes successives peuvent favoriser un plateau contenant un amas de bourgeons souterrains.

2/ pour le marcottage : au début de la saison des pluies, recouvrir les branches plagiotropes de monticules de sol ou briser les tiges souples afin de les mettre au contact du sol.

La multiplication végétative induite ou provoquée (par rejet de souche, par drageon, par marcotte - Bellefontaine *et al.* 2001-) pourrait être une méthode économique permettant de ne pas dépendre des pépinières nationales, d'autant que leur réseau dans les régions éloignées et arides est souvent éparé et que le choix d'espèces disponibles est limité. Le paysan, l'éleveur nomade ou le guérisseur pourrait alors choisir lui-même les ligneux de son entourage à propager. De plus, les drageons et les marcottes ne demandent aucun entretien, ni aucun arrosage (donc un gain de temps et d'argent), ni évidemment un transport sur de longues distances comme pour les plants. Plusieurs articles traitant de la rapidité de croissance de plants issus de la propagation végétative naturelle signalent une croissance plus rapide des drageons quand on la compare au développement des plants issus de semis (naturels ou artificiels) ou de plants en sachets (Bellefontaine 1998).

Le drageonnage et le marcottage permettraient à l'évidence d'améliorer les conditions de vie des communautés rurales : maintien des sols, restauration de leur productivité, diminution de l'exode des jeunes, vente de co-produits (bois de feu, fourrage, fruits, pharmacopée). Par la propagation végétative, les propriétés génotypiques sont fidèlement reproduites, ce qui peut être intéressant par exemple pour la production clonale de fruits. Il en va de même pour la propagation de clones à feuillage à haute teneur en matières azotées, car il constitue en saison sèche une source alimentaire indispensable pour le bétail.

C'est une technique à utiliser pour les arbres qui ne produisent pas ou peu de semences fertiles, ou uniquement lors de cycles espacés de plusieurs années, ou lorsque le nombre d'arbres de la même espèce à l'hectare est peu élevé (décalages phénologiques importants réduisant les possibilités de croisement) ou lorsque le sex-ratio est négatif (Barring 1988) désavantageant la fécondation croisée. C'est encore vrai lorsque les semences montrent une dormance très profonde (Bellefontaine *et al.* 1997) et nécessitent alors pour germer dans la nature une conjonction rare de phénomènes climatiques.

La mise à feu (et l'augmentation de température qui s'en suit – Monnier 1968) dans des peuplements d'espèces tempérées comme les peupliers a été un facteur stimulateur de drageonnage qui a permis une régénération adéquate de ces peuplements (Zasada et Schier 1973; Perala 1974a et b; Jones et Trujillo 1975; Bartos et Mueggler 1982; Johansson et Lundh 1988). Dans les zones tropicales, vu la sensibilité extrême de certaines espèces, cette technique est peu recommandée. Il est bien connu que l'usage à grande échelle et sans précaution peut causer des dommages énormes (Coates Palgrave comm. pers.; Calvert 1990).

Le drageonnage et le marcottage pourraient être utilisés dans certains peuplements forestiers comme une méthode visant à changer ou à orienter la dynamique d'un écosystème pour répondre à des besoins écologiques, économiques, culturels ou sociaux. Par exemple, il a été utilisé pour améliorer l'habitat pour la faune sauvage et pour développer accessoirement l'écotourisme (Jones et Trujillo 1975; Crouch 1983; Barring 1988), pour favoriser le développement d'une espèce ligneuse au détriment d'une autre (Jones et Trujillo 1975; Bartos et Mueggler 1982), pour stabiliser un écosystème fragile (Awasthi 1986; Sharma *et al.* 1999; Bellefontaine *et al.* 1999) ou encore pour maintenir le potentiel génétique de certaines espèces végétales. Le principe étant donc d'exploiter les aptitudes à drageonner (ou à marcotter naturellement) de certaines espèces, mais aussi d'agir sur les facteurs qui l'influencent pour aboutir aux résultats escomptés. Parmi ces facteurs, l'état des rémanents laissés à la surface du sol a une influence sur le nombre de drageons qui apparaîtront après une exploitation forestière (Bella 1986; Corns 1998). Tenant compte de ces acquis, on est en droit de se demander si la pratique qui consiste à laisser sur place les résidus issus de l'exploitation de

bois-énergie dans les écosystèmes contractés sahéliens¹³ (d'Herbès *et al.* 1997), afin de maintenir la dynamique particulière de ces écosystèmes, n'a pas une influence sur la reproduction à la fois sexuée et asexuée.

Corrélations à rechercher entre différents caractères

L'idéal serait de trouver une corrélation entre certaines caractéristiques endogènes des ligneux et leur propension à drageonner (ou à marcotter). Ci-après figurent certaines idées qu'il faudrait sans doute approfondir.

- Les espèces dont les semences montrent une forte dormance tégumentaire ont-elles un potentiel à drageonner plus important ?
- Certaines espèces produisent des quantités énormes de graines sans endosperme, dont très peu d'entre elles survivront. Cet « handicap » induit-il une stratégie de propagation par marcottes ou drageons ? Ce serait le cas pour certains peupliers.
- Des espèces à forte production de semences drageonnent très abondamment (*Populus tremuloides*, *Litsea glutinosa*, etc.) ; ces deux espèces sont dioïques; existe-t'il un lien ?
- Un initium racinaire ne naît pas n'importe où; il est lié aux tissus (pôles) vasculaires et part du parenchyme. Le bois est un tissu mort, mais chez certaines espèces ligneuses, le bois reste vivant car il est riche en parenchyme. Trente pour cent des bois tropicaux (C. Edelin, comm. pers. 2000) restent vivants tout au long de leur vie, par exemple le fromager (*Ceiba pentandra*). Il y a t il un lien entre espèces parenchymateuses et espèces drageonnantes ?
- Les espèces buissonnantes ont-elles en général une meilleure capacité à marcotter (et à drageonner – Coates-Palgrave 1998) que les espèces arborées ?
- Il serait intéressant d'étudier les aptitudes à drageonner pour les espèces qui ont la réputation de ne pas rejeter de souche. Ainsi le Peuplier tremble rejette très mal de souche, mais Perrin (1963) fait remarquer que « *chez le Tremble, il est fréquent que, après une exploitation ou après la mort d'une souche, des portions de racines subsistent en vie ralentie et que, lorsqu'une coupe vient apporter au terrain la chaleur et la lumière, ces racines "enkystées" donnent naissance à une subite invasion de drageons, en des endroits où l'espèce paraissait avoir disparu.*
- Les dicotylédones ont-ils généralement un système pivotant, alors que les monocotylédones auraient plutôt un système racinaire fasciculé. Ces dernières ont-elles une aptitude particulière à drageonner ?
- Le classement par famille (Bellefontaine *et al.* 1999) n'apporte apparemment aucune indication spéciale. Faut-il chercher un lien entre certains types architecturaux des arbres et les espèces qui drageonnent abondamment (Edelin 1991) ?

Conclusions

Il est important que des enquêtes sur les connaissances locales et traditionnelles en matière de drageonnage et de marcottage naturels (Bellefontaine 2002-b) soient entreprises sans tarder. Les femmes qui récoltent le bois-énergie, les éleveurs, les pasteurs, les guérisseurs et les paysans détiennent des connaissances sur la propagation végétative de certaines espèces (et sur le rôle du feu de brousse dans la reproduction asexuée). Ce faisant, on valoriserait des connaissances locales jusque là inexprimées. De même, la littérature "grise" (thèses, rapports internes, etc.) devrait être étudiée notamment en Afrique de l'Est et australe.

¹³ Encore appelés « brousses tigrées » ;

D'un point de vue écologique, notamment de la dynamique des populations, il est vital de connaître l'importance de la propagation végétative naturelle dans une population d'arbres que l'on doit aménager (Pierce 1993; Bellefontaine *et al.* 1997; Coates Palgrave and Tiffin 1997). L'efficacité de ce phénomène naturel et la composition des populations ligneuses peuvent être abordées par les marqueurs moléculaires génétiques actuels, si l'on s'en donne les moyens techniques et financiers. Les conséquences des décisions prises par les aménagistes forestiers pourront être analysées dans un contexte de conservation optimale de la biodiversité.

Sans engager de trop grands frais, il est aussi important d'apprendre à reconnaître avant tout la stratégie de chaque plante, de mieux appréhender le déterminisme et les mécanismes fondamentaux à l'origine de l'apparition des marcottes et de ces réitérats que sont les drageons. Une approche architecturale d'une part morphologique (comment la plante s'organise? A quel stade ontogénique drageonne-t-elle? Quelle est la probabilité de survie de ces nouvelles tiges?) et une approche anatomique d'autre part (d'où proviennent ces drageons? Quand et comment s'individualisent-ils?) sont nécessaires. Un protocole de recherches sommaires a été établi (Bellefontaine *et al.* 2000). L'étude des réponses physiologiques à des variations climatiques, hormonales, ou des polyosides de réserve est souhaitable, mais plus onéreuse.

De nombreuses questions demeurent sans réponse (Bellefontaine *et al.* 2002; Bellefontaine, non publié) et cette liste s'agrandit au fur et à mesure des recherches bibliographiques. Des thèses sur les principales espèces drageonnantes (ou marcottantes) pourraient être initiées en se basant dans un premier temps sur une ou deux espèces ligneuses bien connues pour leur faculté à drageonner abondamment ou à marcotter naturellement et à s'individualiser en tige autonome.

Bibliographie

Alignon C., 1999. Etude du drageonnage de l'Alisier torminal. *Conservatoire Génétique des Arbres Forestiers, Ardon, ONF-INRA, 23 p. + ann.*

Awasthi A., 1986. Sucker Regeneration and Sprouting in *Diospyros melanoxylon* Roxb. *Journal of Tropical Forestry, 2 (1), 66-68.*

Barnola P. et Crabbé J. 1991. La basitonie chez les végétaux ligneux. Déterminismes et variabilité d'expression, 381-396. *In* : Edelin C. (Ed.) 1991. L'arbre. Biologie et développement. *Actes du 2^{ème} Colloque international sur l'Arbre, Montpellier 10-15 septembre 1990. Naturalia Monspeliensia, numéro hors série A7, 673 p.*

Barnola P., Lavarenne S., Champagnat P., Gendraud M., 1987. Basitonie de souche, basitonie de rameau d'un an, drageonnement ont-ils un dénominateur commun? pp. 43-64. *In* : L'arbre. Biologie et développement (Crabbé J. et Edelin C., Eds), *Groupe d'Etude de l'Arbre, Compte rendu du séminaire des 24 et 25 septembre 1987, 129 p.*

Barring U., 1988. On the Reproduction of Aspen (*Populus tremula* L.) with Emphasis on Its Suckering Ability. *Scandinavian Journal of Forest Research 3, 229-240.*

Bartos D.L. et Mueggler W.F., 1982. Early Succession Following Clearcutting of Aspen Communities in Northern Utah. *Journal of Range Management* 35 (6), 764-768.

Bationo BA., 1994. Etude des potentialités agroforestières de la multiplication et des usages de *Guiera senegalensis* JF. Gmel. Univ. Ouagadougou (Burkina Faso), *Mémoire Ingénieur*, 1994, 67 p + ann.

Bationo BA, Ouedraogo SJ, Guinko S. 2001. Stratégies de régénération naturelle de *Detarium microcarpum* dans la forêt classée de Nazinon-Burkina Faso. *Fruits*; 56, 4 : 271-85.

Bella I.E., 1986. Logging Practices and Subsequent Development of Aspen Stands in East-Central Saskatchewan. *The Forestry Chronicle*, April 1986, 62, 2, 81-83.

Bellefontaine R., 1995. Choix du type de régénération pour aménager les forêts tropicales sèches. Cinquième rencontre tripartite de chercheurs d'Afrique de l'Ouest. *Actes de la Cinquième Réunion tripartite mars 1995*, pp. 41-50, Idefor, Korhogo (Côte d'Ivoire) et Cirad-Forêt, Nogent sur Marne (France).

Bellefontaine R., 1997. Synthèse des espèces des domaines sahélien et soudanien qui se multiplient naturellement par voie végétative, pp. 95-104. In : Actes de l'Atelier « Fonctionnement et gestion des écosystèmes forestiers contractés sahéliens », Niamey, nov. 1995 (J.M. d'Herbès, J.M.K. Ambouta, R. Peltier Eds.), Orstom – Cirad - Min. Agr. Niamey. Ed. John Libbey Eurotext, Paris, 274 p.

Bellefontaine R., 1998. La multiplication végétative naturelle des ligneux sahéliens, pp. 123-130. In : Multiplication végétative des ligneux forestiers, fruitiers et ornementaux : seconde rencontre du groupe de la Sainte Catherine, Antibes, 24-26 novembre 1998 (Coordinateurs M. Verger, C. LePichon, H. LeBouler). Editeur Astredhor, Paris 186 p.

Bellefontaine R., 2002 a. Liste (tableau) de plus de 560 espèces pour lesquelles on a quelques renseignements concernant principalement le drageonnage et le bouturage de racine (références avec auteur, année et page de la citation). *Cirad-forêt (Montpellier), rapport interne*, ~ 70 p.

Bellefontaine R., 2002 b. Tableau d'enquête relative au drageonnage des espèces ligneuses (arbres, arbustes ou buissons). *Cirad-forêt (Montpellier), rapport interne*, 14 p.

Bellefontaine R., Edelin C., Ichaou A., du Laurens D., Monsarrat A., Loquai C., 2000. Le drageonnage, alternative aux semis et aux plantations de ligneux dans les zones semi-arides : protocole de recherches. *Sécheresse* 4, 11, 221-226.

Bellefontaine R., Edelin C., Monteuis O., 2002. Propagation végétative naturelle. Compte rendu de la première réunion du 10 mai 2001 au CIRAD (Montpellier). *CIRAD / Montpellier et GEA – Groupe d'Etude de l'Arbre / INRA Angers*, 16 p.

Bellefontaine R., Gaston A., Petrucci Y., 1997. Aménagement des forêts naturelles des zones tropicales sèches. *FAO Rome 1997, Cahier FAO Conservation*, n° 32, 315 p.; Management of natural forests of dry tropical zones, *FAO Rome 2000, Cahier FAO Conservation* 32, 318 p.

Bellefontaine R. et Monteuis O., 2002. Le drageonnage des arbres hors forêt : un moyen pour revégétaliser partiellement les zones arides et semi-arides sahéliennes ? pp. 135-148. In : Multiplication végétative des ligneux forestiers, fruitiers et ornementaux : troisième rencontre du groupe de la Sainte Catherine, Orléans, Antibes, 27-29 novembre 2000 (Coordinateurs M. Verger, H. LeBouler). *CD-Rom CIRAD-INRA, Librairie du Cirad Montpellier*.

Bellefontaine R., Nicolini E.A., Petit S., 1999. Réduction de l'érosion par l'exploitation de l'aptitude à drageonner de certains ligneux des zones tropicales sèches, pp. 342-352. In : Colloque International « L'homme et l'érosion », Cameroun, 9-18 décembre 1999 (Ed. E. Roose), *Bulletin du Réseau Erosion, IRD-CTA, n° 19, 608 p.*

Bellefontaine R., Petit S., Pain-Orcet M., Deleporte Ph., Bertault J.G., 2001. Les arbres hors forêt : vers une meilleure prise en compte. *Cahier FAO Conservation 35, FAO Rome, 2001, 215 pages*. Trees outside forests. Towards better awareness, *FAO Conservation Guide No. 35, Rome, 2002, 234 pp.* Arboles fuera del bosque, (Los). Hacia una mejor consideración, *Guía FAO Conservación No. 35, Roma, 2002, 238 págs.*

Calvert G.M. 1992. Indigenous forest management and research in Matabeleland - a personal view. In : D.G. Pierce & P. Shaw (Eds). *Forestry Research in Zimbabwe. Proceedings of the Anniversary Seminar - Forestry Research Advances in Zimbabwe – Mutare, Zimbabwe 27-31 August 1990. pp. 192—213.*

Catinot R., 1994. Aménager les savanes boisées africaines - un tel objectif semble désormais à notre portée. *Bois et Forêts des Tropiques, 241, 53-70.*

Chidumayo E. and Frost P. 1996. Population biology of miombo trees, pp. 59-72. In : The Miombo in Transition : Woodlands and Welfare in Africa (Ed. B. Campbell), *CIFOR, Bogor, Indonesia, 266 p.*

Clair - Maczulajtys D., 1985. Quelques aspects de la biologie de l'*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. Etude de la double stratégie de reproduction par graines et par drageonnement en relation avec les métabolites de réserve. *Thèse Univ. Paris VII, 441 p. + ann.*

Clair - Maczulajtys D., 1986. Evolution des réserves glucidiques dans les parties pérennes des drageons. *Naturalia Monpeliensis, n° hors série : l' arbre - Compte rendu du colloque international sur l'arbre, Montpellier, 9-14 septembre 1985, 523-533.*

Coates-Palgrave M., 1998. Regeneration in Indigenous Woodland – The Myth of the Seed. *Plant Life, 18, 30-32.*

Coates Palgrave M. and Tiffin J. 1997. Indigenous Woodland Management Report. Analysis and diagnosis of the state and use of biodiversity in the Mid-Zambezi Valley. *Cirad Biodiversity Conservation Project in the Mid-Zambezi Valley, Zimbabwe. September 1997, 23 p.*

Corns I.G.W. et Maynard D.G. 1998. Effects of soil compaction and chipped aspen residue on aspen regeneration and soil nutrients. *Canadian Journal of Soil Science 78, 1, 85-92.*

Crouch G.L., 1983. Aspen Regeneration After Commercial Clearcutting In Southwestern Colorado (USA). *Journal of Forestry, May 1983, 316-319.*

- Da Lage A. et Métaillé G., 2000. Dictionnaire de biogéographie végétale. *CNRS, Paris, 579 p.*
- Deiller A.F., Walter J.M.N., Trémolières M., 2003. Regeneration strategies in a temperate hardwood floodplain forest of the Upper Rhine: sexual versus vegetative reproduction of woody species. *Forest Ecology Management 6182, 1-11.*
- Depommier D., 1996. Structure, dynamique et fonctionnement des parcs à *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. - Caractérisation et incidence des facteurs biophysiques et anthropiques sur l'aménagement et le devenir des parcs de Dossi et de Watinoma, Burkina faso. *Thèse de Doctorat, Univ. P. Et M. Curie, Paris VI, Vol. 1, 541 p.*
- Desanker P.V., Frost P.G.H., Justice C.O., Scholes R.J., 1997. The Miombo Network : Framework for a Terrestrial Transect Study of Land-Use and Land-Cover Change in the Miombo Ecosystems of Central Africa. *Conclusions of the Miombo Network Workshop, Zomba (Malawi), December 1995. International Geosphere-Biosphere Programme (IGBP), Stockholm, Report 41.*
- d'Herbès J.M., Ambouta J.M.K., Peltier R., 1997. Fonctionnement et gestion des écosystèmes forestiers contractés sahéliens. *John Libbey Eurotext Ed., Paris, 274 p.*
- Dourma M, Guelly AK, Kokou K, Batawila K, Bellefontaine R, Akpagana K., 2003. Régénération sexuée et asexuée de deux espèces d'*Isobertinia* au Togo. *Mémoire volontaire, XII Congrès Forestier Mondial Montréal, sept. 2003 ; 8 p.*
- Edelin C. (Ed.) 1991. L'arbre. Biologie et développement. *Actes du 2^{ème} Colloque international sur l'Arbre, Montpellier 10-15 septembre 1990. Naturalia Monspeliensia, numéro hors série A7, 673 p.*
- Eliasson L., 1971a. Growth regulators in *Populus tremula* . III. Variation of auxin and inhibitor level in roots in relation to root sucker formation. *Physiol. Plant., 25, 118-121.*
- Eliasson L., 1971b. Growth regulators in *Populus tremula* . IV. Apical dominance and suckering in young plants. *Physiol. Plant., 25, 263-267.*
- Fernandez R., Santi F., Dufour J., 1994. Les matériels forestiers de reproduction sélectionnés de Merisier (*Prunus avium*) : classement, provenances et variabilité. *Rev. For. Fr., 46, 6, 629-638.*
- Guinier P., Oudin A., Schaeffer L., Duchauffour P., Pourtet J., Venet J., Viney R., 1947. Technique forestière. *Ed. La Maison Rustique, Paris, 316 p.*
- Hasnaoui B., 1991 - Régénération naturelle par rejets de souche et par drageonnement d'une suberaie dans le Nord-Ouest de la Tunisie. *Ecologia Mediterranea, 17, 79-87.*
- Ichaou A. 2000. Dynamique et productivité des structures forestières contractées des plateaux de l'Ouest nigérien. *Thèse en Ecologie végétale tropicale, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 230 p.*
- Jacq F., 2001. Dynamique et écologie d'une plante envahissante sur l'île de Mayotte : *Litsea glutinosa* (Lour.) C.B. Rob., *Lauraceae*. DESS Gestion des systèmes agro-sylvo-pastoraux en zones tropicales, *Mémoire Promotion 11, Univ. Paris Val de Marne, 70 p. + ann.*

Johansson T. et Lundh J-E., 1988. Sucker Production from Root Cuttings of *Populus tremula* in Relation to Growing Conditions. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 3, 75-82.

Jones J.R et Trujillo D.P., 1975. Developpement of Some Young Aspen Stands In Arizona. *USDA Forest Service, Research Paper RM-151, August 1975, 11 p.*

Karim S., 2001. Contribution à l'étude de la régénération par multiplication végétative naturelle de deux combrétacées dans l'ouest du Niger (*Combretum micranthum* G. Don et *Guiera senegalensis* J.F. Gmel) : conséquences pour une gestion sylvopastorale. *Ed. Univ. Ouagadougou, DEA, 58 p.*

Karschon R., 1976. Clonal growth patterns of *Acacia albida* Del. Contribution from the Agricultural Research Organization, Bet Dagan, Israël, n° 118-E (1976 series). *Groupe international pour l'étude des Mimosoideae, octobre 1976, n° 4, 28-30.*

Kemperman J.A., 1978. Sucker-Root Relationships in Aspen. *Forest Research Note (Ontario Forest Research Centre), Ministry of Natural Resources, Ontario, n° 12, 1-4.*

Kimariyo P.E. 1990. Silvicultural Treatments to Promote Regeneration of Commercially Valuable Tree Species in Natural Forests, pp. 33-38. *In* : Proceedings of a Joint Seminar/Workshop on « Management of Natural Forests of Tanzania ». Sokoine Univ. Of Agr. And Agr. Univ. Of Norway Coop. , Olmotonyi, Arusha (Tanzania), 5-10 th Dec. 1988. *Faculty of Forestry, Sokoine University of Agriculture, Morogoro, Record 43, 1990.*

Lhoir P, André P., 1996. Ecologie et multiplication de *Populus x canescens* (Ait.) Smith. *La Forêt privée, 230, 47-57.*

Monnier Y., 1968. Les effets des feux de brousse sur une savane pré-forestière de Côte d'Ivoire. *IX Etudes Eburnéennes, Min. Educ. Nat. Côte d'Ivoire, 260 p.*

Pagès L., 1985. Les taillis de Robinier du Val de Loire : croissance, biomasse, régénération; *Thèse, Univ. de Paris-Sud, Centre d'Orsay, 74 p. + ann.*

Perala D.A., 1974a. Prescribed Burning in an Aspen-Mixed Hardwood Forest. *Can. J. For. Res., 4, 222-228.*

Perala D.A., 1974b. Repeated Prescribed Burning in Aspen. *USDA Forest Service Research Note NC-171, 4 p.*

Perrin H., 1963. Sylviculture. Tome premier : bases scientifiques de la sylviculture. *2ème édition - Ecole nationale des Eaux et Forêts, Nancy, 318 p.*

Pierce G.D. 1993. Natural Regeneration of Indigenous Trees: The Key to their Successful Management, pp. 109—123. *In* D.G. Pierce & D.J. Gumbo (Eds). *The Ecology and Management of Indigenous Forests in Southern Africa. Proceedings of an International Symposium, Victoria Falls, Zimbabwe 27- 29 July 1992.*

Poskin A., 1939. Traité de sylviculture. Bibliothèque Agronomique Belge N° 5. *Ed. J. Duculot, Gembloux, La Maison Rustique, 518 p.*

Swedish Agency for Research Cooperation with Developing Countries (SARCDC) 1993. The Ecology and Management of Indigenous Forests in Zimbabwe (1990-1993). Final Technical Report. *Zimbabwean Forestry Commission, June 1993, 24 p.*

Schier G.A., 1973a. Origin and developpement of Aspen root suckers. *Can. J. For. Res.*, 3, 45-53.

Schier G.A., 1973b. Seasonal Variation in Sucker Production from Excised Roots of *Populus tremuloides* and the Role of Endogenous Auxin. *Can. J. For. Res.*, 3, 3, 459-461.

Schier G.A., 1973c. Effects of Gibberelic Acid and an Inhibitor of Gibberelic Action on Suckering from Aspen Root Cuttings. *Can. J. For. Res.*, 3, 39-44.

Schier G.A., 1975. Promotion of Sucker Development on *Populus tremuloides* Root Cuttings by an Antiauxin. *Can. J. For. Res.*, 5,2, 338-340.

Schier G.A., 1982. Sucker regeneration in some deteriorating Utah aspen stands: development of independent root systems. *Can. J. For. Res.*, 4, 1032-1035.

Schier G.A. et Campbell R.B., 1976. Differences among *Populus* species in ability to form adventitious shoots and roots. *Can. J. For. Res.*, 3, 253-261.

Schier G.A. et Zasada J.C., 1973. Role of Carbohydrate Reserves in the Development of Root Suckers in *Populus tremuloides*. *Can. J. For. Res.* 3, 243-250.

Sharma A., Dwivedi B.N., Singh B., et Kumar K., 1999. Introduction of *Populus euphratica* in Indian Semi-Arid Trans Gangetic Plains. *Ann. For.* 7(1), 1-8.

Troup R.S., 1921. The Silviculture of Indian Trees. *Oxford, The Clarendon Press (vol. I, II, III , 1115 p.)*

Van Gils H. 1988. Environmental Profile – Western Province, Zambia. *International Institute for Aerospace Survey and Earth Sciences (ITC) and Provincial Planning Unit, Mongu, Zambia, 37 p.*

Zasada J.C. and Schier G.A., 1973. Aspen Root Suckering in Alaska : Effect of Clone, Collection Date, and Temperature. *Northwest Science, Vol. 47, 2, 100-104.*