

UN *ESCHWEILERA* (LECYTHIDACEAE) A PNEUMATOPHORES EN GUYANE FRANÇAISE

PAR

R. A. A. OLDEMAN *

RÉSUMÉ

L'auteur décrit des pneumatophores chez Eschweilera sp., très grand arbre poussant dans des bas-fonds de l'intérieur de la Guyane française. Il apparaît que ces organes se ramifient rythmiquement; l'interprétation de ce rythme est rendue difficile par le manque de renseignements fondamentaux sur la croissance racinaire. Une comparaison avec les pneumatophores chez d'autres espèces montre qu'une explication téléologique des pneumatophores semble acquise.

ABSTRACT

The author describes his observations on pneumatophores in Eschweilera sp., a big tree growing in swamps of the interior of French Guiana. These knee roots show an appearance of rhythmic ramification. Basic information on root growth is so scarce that interpretation of this rhythm is not yet possible. Comparison with the pneumatophores of other species shows the possibilities of a teleological theory concerning these organs.

Le parcours des terrains marécageux en Guyane est souvent rendu difficile par des amas de racines qui surgissent du sol. Les Créoles les appellent « jamb'chien », et le botaniste les reconnaît comme des pneumatophores.

D'après les habitants de la commune de Régina, l'une des espèces à pneumatophores serait un « mahot ». Ce nom local groupe de nombreuses espèces dépourvues d'affinités taxonomiques (*Bombacopsis*, *Couratari*, *Eriotheca*, *Eschweilera*, *Sterculia* - NORMAND, 1965) chez lesquelles les botanistes n'ont pas décrit de pneumatophores. Les renseignements des Guyanais se sont cependant trouvés exacts.

* Centre O.R.S.T.O.M. de Cayenne, B.P. n° 165, Cayenne (Guyane française).

Identité de l'arbre.

Le « mahot blanc » est un très grand arbre dont il est difficile de récolter des échantillons. Nous ne disposons que de fruits trouvés par terre et de feuilles de jeunesse (cf. « échantillons étudiés »).

Les herbiers portant le nom de « mahot blanc » que nous avons vus, proviennent tous d'espèces du genre *Eschweilera*, mais les pyxides de l'espèce à pneumatophores (voir planche, fig. 1) n'y correspondent pas. Ils ne se rapportent pas non plus aux *Eschweilera* (*sensu lato*, cf. LEDOUX, 1963 et LEMEE, 1953) dont le fruit est décrit dans les Flores (BERG, 1857 ; EYMA, 1934 ; LEMEE, 1953). Pourtant, ils appartiennent indubitablement à ce genre. Ceci se confirme par les plantules à phyllotaxie distique (voir planche, fig. 2 et 3) : tous les genres de Lecythidaceae guyanais, sauf *Eschweilera* et *Lecythis*, ont des plantules à feuilles en spirale.

Il est donc certain que le « mahot blanc » appartient au genre *Eschweilera*, mais nos données sont insuffisantes pour déterminer l'espèce.

Il est à remarquer que les pneumatophores de cet arbre, dont le rythidôme peut être détaché en lanières (voir planche, fig. 6), se distinguent facilement de ceux existant dans d'autres familles.

Ecologie.

Eschweilera sp. à pneumatophores est un arbre de l'est de la Guyane, où il pousse, en peuplements denses ou isolément, dans des bas-fonds appartenant aux bassins versants de l'Approuague et de l'Oyapock. La roche-mère des stations visitées appartient au groupe du mélange de granites caraïbes et de migmatites, et les sols du biotope du « mahot blanc » sont hydromorphes, dans des zones d'érosion ou de sédimentation.

Par endroits, on trouve des peuplements mixtes de « mahot blanc » et de « manil » (*Symphonia globulifera* L.f. – Guttiferae). Cette dernière espèce ne forme de pneumatophores que dans des conditions pédologiques asphyxiantes. En serait-il de même chez *Eschweilera* sp. ? Nous avons récolté des pyxides très semblables aux siens (cf. « échantillons étudiés ») sous un arbre sans pneumatophores à flanc de colline.

Les racines.

Les arbres observés étaient trop grands pour en déterrer le système racinaire. Les figures 3 à 6 de la planche et les photos 1 et 2 représentent les parties étudiées.

Eschweilera sp. forme des racines superficielles dorsiventrales mesurant plusieurs dizaines de mètres de long. Le développement favorisé des organes dorsaux (pneumatophores) et latéraux (racines dorsiventrales à morphologie de la racine-mère) est l'expression morphologique de cette dorsiventralité. Sur la face ventrale se forment quelques faibles racines (voir planche, fig. 6) que l'on ne retrouve plus sur la racine horizontale très âgée (voir planche, fig. 4).

Nous ne savons pas si le géotropisme positif des extrémités des racines latérales que montre la photo 2 est un phénomène normal.

Les dimensions des racines formées successivement sur la jeune racine dorsiventrals montrent une variation assez régulière et qui semble rythmique (voir planche, fig. 6). Une comparaison avec la vieille racine (photo 1) suggère que seules survivent les plus fortes racines latérales : disposées en groupes, elles rappellent les « étages » de branches chez les arbres à ramification aérienne rythmique. A défaut de données fondamentales sur la croissance racinaire, nous ne sommes pas en mesure d'interpréter cette curieuse analogie.

Les pneumatophores d'*Eschweilera* sp. (voir planche, fig. 6) montrent une croissance illimitée et une inversion du géotropisme négatif de la première phase de leur croissance. L'endroit de l'inversion est celui du « genou ». La partie ultérieure du pneumatophore poursuit sa croissance à géotropisme positif jusqu'à une profondeur considérable.

Sur la partie ascendante du pneumatophore, on trouve un groupe de racines dorsiventrals juste sous le niveau du sol. Le segment émergeant est couvert de nombreux lenticelles. La partie descendante, après pénétration dans le sol, se comporte comme le pivot du jeune plant (voir planche, fig. 3 et 6) : on retrouve dans les deux cas la variation des dimensions des appendices successifs signalée pour la racine horizontale, mais sur le pneumatophore les plus fortes racines latérales ne survivent pas.

Comparaison avec d'autres pneumatophores. Fonctions biologiques.

Avec, par exemple, *Bruguiera* spp. (Rhizophoraceae – SCHIMPER, 1903), *Lumnitzera littorea* Voigt. (Combretaceae – OGURA, 1940), *Mitragyna stipulosa* O.Ktze (Rubiaceae – MACCARTHY, 1962), *Symphonia globulifera* L.f. (voir planche, fig. 12), le « mahot blanc » appartient à un groupe d'espèces à pneumatophores en « genou ». Mais la structure de ses pneumatophores, à genou unique, ne trouve pas de place dans les sept types distingués par OGURA (1940). MACCARTHY (1962) a prouvé expérimentalement que, chez *Mitragyna stipulosa*, l'inversion du géotropisme a lieu à une hauteur définie par une valeur-seuil du gradient d'humidité atmosphérique à partir du sol. Cette explication ne peut être appliquée sans vérification aux autres espèces à pneumatophores « en genou ».

Quant à la disposition assez régulière des pneumatophores sur les racines horizontales, *Eschweilera* sp. peut être comparé à *Avicennia nitida* Jacq. (Verbenaceae – CHAPMAN, 1944, voir planche, fig. 9) et *Sonneratia alba* Sm. (Sonneratiaceae – TROLL et DRAGENDORFF, 1931, voir planche, fig. 8). Cette disposition régulière n'est pas la règle ; chez *Mitragyna stipulosa* (voir planche, fig. 7) et *Euterpe oleracea* Mart. (Palmae – OLDEMAN, 1969), par exemple, les pneumatophores se trouvent disposés sans régularité apparente.

Deux explications fonctionnelles des pneumathodes ont été proposées jusqu'ici. La plus ancienne les considère comme des organes apportant de l'oxygène aux parties souterraines immergées dans un environnement asphyxiant. La présence de multiples lenticelles ou autres pneumathodes est la pierre angulaire de cette théorie, soutenue par de nombreux auteurs (cf. JENIK – et WARDLAW, 1968).

TROLL et DRAGENDORFF (1931) soulignent le fait que la distribution d'oxygène par simple diffusion ne peut avoir qu'une importance localisée. Ils présentent alors une deuxième explication, valable d'abord pour des terrains à sédimentation périodique : les pneumatophores serviraient de support pour élever des groupes de racines absorbantes jusqu'aux horizons de sédimentation récente, riches en nourriture, et où l'anaérobiose n'est pas totale. Des groupes de racines superficielles portées par des pneumatophores se trouvent en effet chez plusieurs espèces, entre autres *Sonneratia alba* (voir planche, fig. 10), *Avicennia nitida* (voir planche, fig. 15), *Anthocleista nobilis* G. Don. (Loganiaceae – WARDLAW, 1968, voir planche, fig. 11), *Raphia hookeri* Mann et Wendl. (Palmae – WARDLAW, 1968, voir planche, fig. 11) et *Eschweilera* sp. (voir planche, fig. 6).

Une synthèse des deux théories, vers laquelle tendent par exemple TROLL (1959) et SCULTHORPE (1967) est très possible. Le pneumatophore serait alors un organe destiné en même temps à former et à oxygéner des racines absorbantes dans des couches superficielles des sols hydromorphes périodiquement inondés. Ceci est d'autant plus probable que des liens étroits existent entre la respiration et l'absorption racinaires (KRAMER,

1956). En outre, cette définition peut englober d'autres complexes de racines, comme certaines racines-échasses formant des racines superficielles à fleur du sol (cf. *Rhizophora racemosa* G.F.W.Mey. – ATTIMS et CREMERS, 1967, et *Iriarteia exorrhiza* Mart. – Palmae – voir planche, fig. 13), ainsi que les racines flottantes formant des racines dorsales à aerenchyme abondant, chez des espèces herbacées (cf. *Sesbania aculeata* Pers. – Papilionatae – OGURA, 1940, et *Ludwigia* spp. – Onagraceae – SCULTHORPE, 1967). Cette explication couvre donc un champ plus vaste que celui des seuls pneumatophores, et s'enchaîne en effet aux considérations de BIROT (1965), concernant les racines en forêt tropicale sempervirente.

De telles théories téléologiques sont pourtant à considérer comme provisoires à cause de la pénurie de données concernant la croissance racinaire en général. Nous pensons, avec WARDLAW (1968) et BIROT (1965), que l'acquisition de telles données peut ouvrir de nouvelles perspectives concernant les racines dites respiratoires.

Manuscrit reçu février 1970

PLANCHE (FIG. 1 à 15)

FIG. 1-6. – *Eschweilera* sp.: 1 : pyxide. 2 : germination. 3 : jeune plant. 4 : racine dorsiventrals très âgée avec organes dorsaux et latéraux en groupes. 5 : racine dorsiventrals moins âgée avec pneumatophores. 6 : pneumatophore avec racines latérales. Flèches des figures 3 et 6 : maxima plus ou moins discrets des variations des dimensions des racines latérales

FIG. 7-15. – 7 : *Mitragyna stipulosa* avant courbure des pneumatophores (d'après MCCARTHY, 1962). 8 : *Sonneratia alba* (synthèse de 2 figures de TROLL et DRAGENDORFF, 1931). 9 : *Avicennia nitida* (d'après CHAPMAN, 1944, modifié). 10 : *Sonneratia alba*, pneumatophore ramifié (d'après TROLL et DRAGENDORFF, 1931). 11 : *Anthocleista nobilis* (d'après WARDLAW, 1968). 12 : *Symphonia globulifera* (d'après WARDLAW, 1968). 13 : *Iriarteia exorrhiza*, extrémité de racine-échasse. 14 : *Raphia hookeri* (d'après WARDLAW, 1968). 15 : *Avicennia nitida*, pneumatophore ramifié (d'après CHAPMAN, 1944)

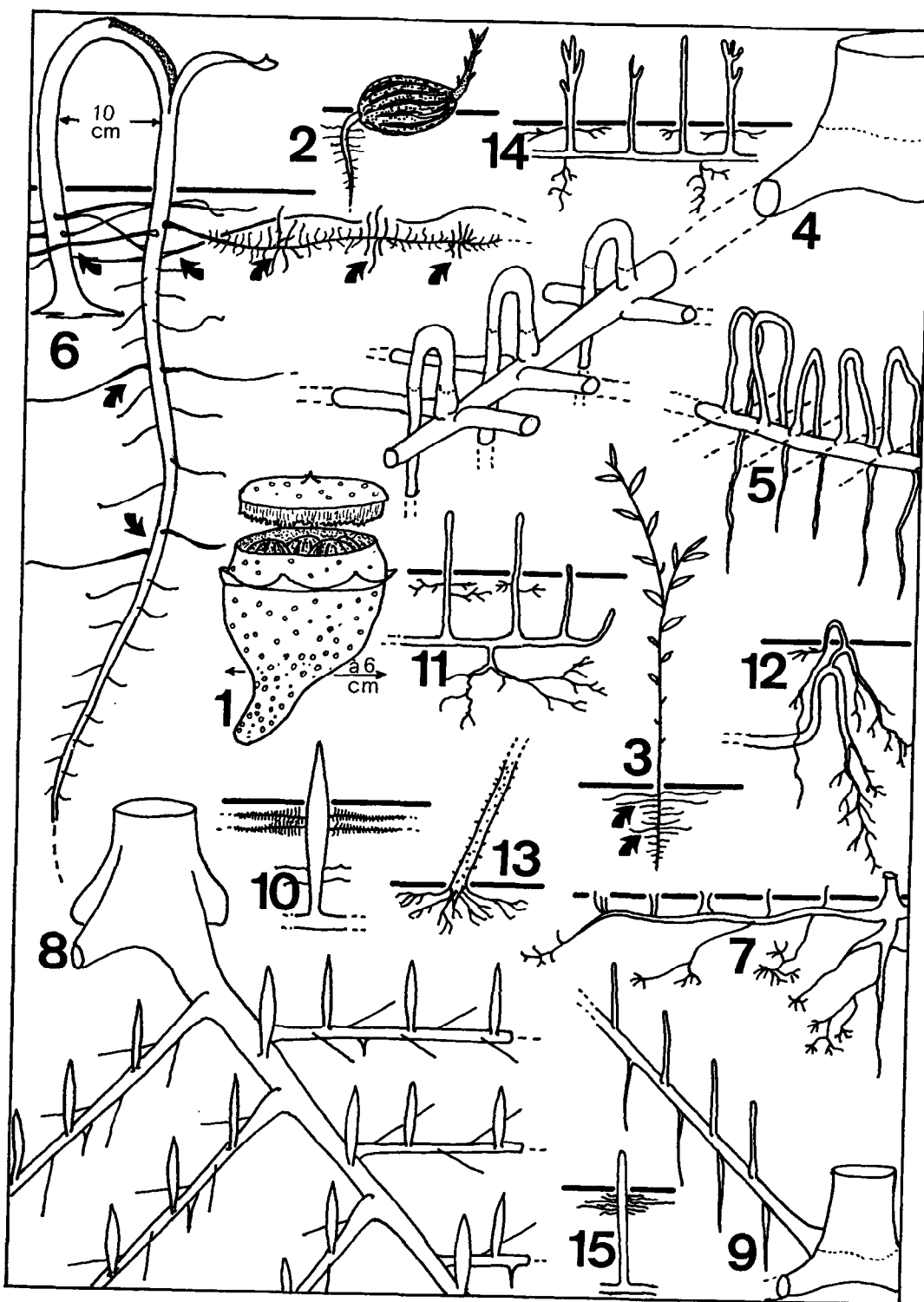




PHOTO 1. — *Eschweilera* sp. (« mahot blanc »). Vieille partie du système racinaire mise à nu par l'érosion (Crique Matarony)

(Photo OLDEMAN)



PHOTO 2. — *Eschweilera* sp. (« mahot blanc »). Amas de jeunes pneumatophores issus de parties plus jeunes du système racinaire (Crique Matarony)

(Photo OLDEMAN)

BIBLIOGRAPHIE

- ATTIMS (Y.), CREMERS (G.) – 1967 – Les radicules capillaires des palétuviers dans une mangrove de Côte d'Ivoire. *Adansonia*, sér. 2, 7, 4 : 547-551.
- BERG (O.) – 1857-1859 – Myrtaceae. In : MARTIUS, *Flora brasiliensis*, 14, 1 : 1-655.
- BIROT (P.) – 1965 – Formations végétales du globe. *S.E.D.E.S.*, Paris. 508 p.
- CHAPMAN (V. J.) – 1944 – The morphology of *Avicennia nitida* Jacq. and the Function of its Pneumatophores. *Cambr. Un. Exp. Jamaica*, 2. *J. linn. Soc. Bot.*, London, 52 : 487-533.
- EYMA (P. J.) – 1934 – Lecythidaceae. In : PULLE, *Fl. Sur.*, 3 : 119-155.
- KRAMER (P. J.) – 1956 – Roots as absorbing organs. *Enc. Pl. Phys.*, 3 : 188-214.
- LEDOUX (P.) – 1963 – *Neohuberia* Ledoux (Lecythidaceae), à graines munies d'un long funicule arilloïde. *Lecoïntea*, 1 : 3-7.
- LEMEÉ (A.) – 1953 – Flore de la Guyane Française. 3 : 118-127. Lechevalier, Paris.
- MCCARTHY (J.) – 1962 – The form and development of knee roots in *Mitragyna stipulosa*. *Phytomorphology*, 11 : 20-30.
- NORMAND (D.) – 1965 – Identification des principales essences forestières de la Guyane. *C.T.F.T.*, Nogent.
- OGURA (Y.) – 1940 – On the types of abnormal roots in mangrove and swamp plants (en Jap., rés. anglais). *Bot. Mag. Tokyo*, 54 : 389-404.
- OLDEMAN (R. A. A.) – 1969 – Etude biologique des pinotières de la Guyane Française. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. *Biol.*, 10 : 3-18.
- SCHIMPER (A. F. W.) – 1903 – Plant Geography upon a Physiological Basis. Rééd. Clarendon, Oxford, 839 p.
- SCULTHORPE (C. D.) – 1967 – The biology of aquatic vascular plants. Arnold, London. 610 p.
- TROLL (W.) – 1959 – Allgemeine Botanik. Enke, Stuttgart. 927 p.
- TROLL (W.), DRAGENDORFF (O.) – 1931 – Ueber die Luftwurzeln von *Sonneratia* Linn. f. und ihre biologische Bedeutung. *Planta*, 13 : 311-473.
- WARDLAW (C. W.) – 1968 – Morphogenesis in Plants. Methuen, London. 451 p.

ÉCHANTILLONS ÉTUDIÉS

- « *Mahot blanc* » (ne correspond pas à celui décrit ci-dessus) : Béna 266M (CAY, U ?, P ?), 1289 (CAY, P), 7067 (CAY, U ?), 7293 (CAY, U ?), OLDEMAN 1530 (CAY, P), 1859 (CAY, P).
- « *Mahot blanc* » à pneumatophores : OLDEMAN coll. carp. A4/T10 (CAY), OLDEMAN coll. carp. A5/T11 (CAY, P), OLDEMAN et SASTRE 183 (CAY, P), correspond à OLDEMAN A5/T11.
- « *Mahot blanc* », peut-être celui à pneumatophores ? Observé sans pneumatophores : OLDEMAN coll. carp. A1/T2.