



CENTRE D'ADIOPODOUME

Laboratoire de Botanique

ESSAI DE DEFINITION MORPHOLOGIQUE DE LA PLANTULE

par

D-Y ALEXANDRE

B3567

27 OCT. 1983
O. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire

N° : 3567 ex 1

Cote : B

MARS 1977

DE LA PLANTULE

Une jeune plante, présente dans le sous-bois de la forêt dense, peut être soit une plantule ou "néophyte" (1), issue du développement de l'embryon de la graine au cours de la germination (Gatin 1924), soit un "pénéphyte" (1) résultant de la croissance de la plantule par son assimilation propre. Ces deux stades sont souvent difficiles à différencier comme le montre l'imprécision des termes employés pour les désigner : germination, plantule, jeune brin, brin de semis, seedling, etc. Ils sont pourtant fondamentalement différents, sur le plan physiologique, bien sûr, mais aussi sur les plans morphologique et écologique. C'est pourquoi, après avoir analysé rapidement leur signification écologique particulière, nous essaierons de dégager de leurs différences morphologiques une clef permettant de les distinguer rapidement sur le terrain.

I - SIGNIFICATION ECOLOGIQUE DES STADES NEOPHYTIQUES ET PENEPHYTIQUES1) Conditions d'existence du néophyte et du pénéphytea) Le néophyte

L'apparition d'une plantule sur le terrain requiert une graine viable et des conditions favorables à la germination.

En forêt tropicale, rappelons-le, le pourcentage de graines attaquées est très fort. Les facteurs de destruction des semences, au voisinage des arbres mères, sont tels que bien souvent, seules les graines préalablement disséminées restent aptes à germer (Janzen 1970).

La plantule apparaît et croît par un mécanisme d'hydrolyse et de transfert des réserves contenues dans les cotylédons ou l'albumen de la graine, dans lequel la photosynthèse ne joue aucun rôle. Pour ce faire, les espèces forestières ne demandent généralement qu'une humidité suffisante, condition exceptionnellement limitante en forêt dense. Certaines espèces exigent l'intervention de facteurs externes comme la présence de nitrates dans le sol ou des modifications physiques ou chimiques de la graine : scarification, sécheresse ou froid préalable, passage par le tractus digestif d'un animal, etc. mais il s'agit là surtout d'espèces héliophiles et plus spécialement des espèces dites "rudérales", espèces colonisatrices des milieux ouverts, perturbés, riches en azote. Les espèces du climax,

(1) Nous justifions l'emploi de ces termes plus loin.

elles, se satisfont le plus souvent d'une humidité suffisante.

b) Le pénéphyte

Le pénéphyte est un individu autonome qui se développe grâce à sa propre assimilation. La transformation de la plantule en pénéphyte exige donc des conditions qui permettent la photosynthèse : la lumière doit être suffisante et le néophyte doit être bien implanté. Or ses racines sont souvent trop superficielles et la lumière est, on le sait, fortement limitante en forêt dense. Rares sont donc les cas où ces conditions de développement sont remplies mais même alors, la plantule n'atteint que rarement le stade de pénéphyte car elle est très fragile et sa mortalité est grande.

2) Mortalité au stade néophytique

Chez un très grand nombre d'espèces forestières, c'est au stade de plantule que l'on observe la mortalité maximale. (C'est particulièrement flagrant pour une espèce comme Dacryodes klaineana). Peu de temps après la fructification, et si le stock de graines n'a pas été préalablement détruit, on voit apparaître, autour de l'arbre mère, un semis dense qui disparaît bien tôt en totalité, généralement à la suite d'une attaque par un insecte. Pourquoi ?

Passée la phase germinative, la croissance de la plantule est extrêmement lente. Un néophyte typique d'une quinzaine de centimètres de haut, pourvu de deux larges feuilles, met environ un mois pour se développer complètement. Il lui faudra ensuite, bien souvent, une pleine année, en sous-bois, pour former une feuille supplémentaire alors même que les conditions de croissance sont satisfaisantes. Pendant tout ce temps, la plantule est un organisme sans réserves, incapable de résister à la moindre attaque.

Cette précarité d'existence de la plantule, la relative rareté des conditions favorables à son évolution en pénéphyte donnent à ces deux stades une signification dynamique bien différente.

3) Signification dynamique du néophytion et du pénéphytion

La présence sur le terrain d'un important néophytion indique que l'on se trouve en présence d'une espèce qui fructifie abondamment et dont les graines sont peu attaquées. Elle ne signifie rien de plus et surtout pas que l'espèce se régénère (cf. les brosses de Turraeanthus africana, Dacryodes klaineana, etc.)

...

Au contraire, un pénéphytion, même réduit, montre une amorce de régénération. Quand la plante a atteint ce stade, elle a déjà effectué une certaine assimilation, elle est pourvue d'un système racinaire développé, a quelques réserves et peut donc survivre à un traumatisme.

La différence de signification écologique entre ces deux stades est donc fondamentale et exige l'emploi d'un vocabulaire précis pour les désigner. Le terme de plantule, bien que souvent mal utilisé, a un sens précis et convient à notre propos. En revanche, le terme de "brin" (ou "brin de semis") qui correspondrait le plus exactement au stade succédant à celui de plantule, est bien trop vague en ce qui nous concerne. Nous sommes donc conduit à créer un nouveau terme, celui de "pénéphyte" en nous référant à la terminologie descriptive de Richard et al. (1976). Dans ce langage, on appelle "prophyte" une tige ayant réalisé son modèle architectural et "palyphyte" celle qui l'a réitéré. Le terme de "pénéphyte" décrit donc une tige plus évoluée que la plantule mais d'architecture encore indifférenciée. Par souci d'homogénéité, nous avons créé le terme de "néophyte" comme synonyme de plantule. L'ensemble des néophytes constitue le "néophytion" et celui des pénéphytes le "pénéphytton".

Sur le terrain, il faudra disposer d'une clef commode pour distinguer le néophyte du pénéphyte alors même qu'on ne connaît pas l'espèce. C'est ce moyen de diagnose que nous recherchons.

II - CARACTERES DISTINCTIFS DU NEOPHYTE

1) Méthode d'étude

Si on établit la courbe de croissance d'une espèce forestière sciaphile comme Turraeanthus africana, on constate, comme nous l'avons dit, la présence d'une période de croissance nulle post germinative (cf. fig. 1). Ce palier est d'autant plus net que l'espèce est plus sciaphile et bien que sa durée soit d'autant plus longue que l'ombrage est plus important, c'est une propriété de l'espèce largement indépendante des conditions externes. C'est à ce stade que la plantule a atteint son développement maximal et qu'elle prépare sa transformation en pénéphyte.

Pour décrire les stades néophytiques, nous avons donc semé les graines d'un grand nombre d'espèces forestières - une centaine environ - dans des conditions aussi proches que possible de celles du milieu naturel (humidité et ombrage suffisants) et avons relevé les caractères morphologiques des plantules obtenues au

...

moment du ralentissement de leur croissance, c'est-à-dire avant leur transformation en pénéphyte. De cette observation, nous avons dégagé trois caractères propres au stade néophytique, que nous allons décrire et qui pourront nous permettre de le reconnaître.

Notons que chez les espèces peu tolérantes à l'ombrage, il ne se manifeste pas de palier dans la croissance de la plantule. Nous proposons d'utiliser provisoirement les critères morphologiques de distinction établis sur les espèces sciaphiles à palier net.

Ce travail étant essentiellement préliminaire, nous allons utiliser une démarche inductive plutôt que déductive pour illustrer notre propos.

2) Caractères du néophyte

Le néophyte possède un caractère absolu et deux caractères secondaires :

- 1° - Les organes assimilateurs ne se recouvrent jamais. C'est un caractère absolu.
- 2° - Les organes assimilateurs ont tendance à n'occuper qu'une surface : ils sont le plus souvent dans un même plan.
- 3° - Les organes foliaires ont souvent une morphologie particulière, différente de celle des stades suivants.

a) Non recouvrement des organes assimilateurs

Nous avons constaté que chez aucune des plantules étudiées il n'y a recouvrement des organes assimilateurs quels que soient le nombre de ceux-ci. Les cotylédons foliacés ou les premières feuilles ont un indice foliaire égal ou inférieur à 1 : c'est une règle essentielle.

Pour l'illustrer, prenons l'exemple de ces espèces telles que Entandrophragma angolense, Sterculia tragacantha, etc. dont les néophytes ont tantôt 2 tantôt 3 feuilles. Nous remarquons que dans chaque cas, les individus qui ont 2 feuilles les opposent à 180°, ceux qui en ont 3 les disposent à 120°. Le même phénomène s'observe quand on compare deux espèces voisines ; prenons Ceiba pentandra et Bombax buononense qui ont des graines presque semblables : la première a 2 cotylédons foliacés placés à 180°, la seconde intercale une feuille palmée à 3 folioles entre ses 2 cotylédons.

Il va de soi que les cotylédons charnus des espèces à germination épigée, qui sont plus épais et se détachent plus facilement que les cotylédons foliacés, ne doivent pas être considérés comme des organes assimilateurs. Irvingia gabonica, par

...

exemple, a un néophyte composé de 2 grands cotylédons charnus et de 4 feuilles opposées décussées 2 à 2 qui recouvrent les cotylédons.

Nous pouvons ajouter, comme corollaire à cette règle, que puisque le néophyte n'a jamais un indice foliaire supérieur à 1, il doit mobiliser ses réserves, parfois très importantes, ailleurs que dans les organes assimilateurs :

- dans la racine : c'est le cas d'Anthonotha crassifolia dont le pivot atteint 1 m de long et 1 cm de diamètre au collet avant la sortie de la tige.
- dans l'axe caulinaire : chez d'autres espèces comme Pentadesma butyracea ou Turraeanthus africana (fig. 2), où le développement de la racine n'est pas aussi spectaculaire, les feuilles sont portées au sommet d'une tige élevée couverte d'écaillés foliaires.
- la graine peut même donner naissance à deux plantules comme dans le cas particulier de Strephonema pseudocola.

Nous ne connaissons, jusqu'à présent, aucune exception au principe de non recouvrement si ce n'est, peut être, celle du makoré (Tieghemella heckelii) dont le cas n'est pas très net.

b) Groupement des organes assimilateurs dans un même plan

Nous avons également observé, chez les plantules étudiées, une tendance à grouper leurs organes assimilateurs dans un même plan. Il ne s'agit pas, comme dans le premier cas, d'une règle absolue mais d'une simple tendance que nous pouvons illustrer par quelques chiffres tirés du tableau récapitulatif des caractères des "plantules"(1) publié par de la Mensbruge (1966).

Nous relevons que chez les essences à feuilles composées pennées alternes, 73 espèces ont leurs deux premières feuilles opposées (Trichoscypha arborea (fig. 3), Dacryodes klaineana, Entandrophragma spp., Guarea cedrata, Guarea thompsonii, Khaya spp., etc.) alors que 22 seulement les ont alternes (Turraeanthus africana par exemple).

Chez les essences à feuilles simples alternes, 44 espèces ont leurs deux premières feuilles opposées et 111 les ont alternes. Mais il faut noter que parmi ces dernières, la plantule de 74 espèces est constituée de 2 grands cotylédons foliacés ; c'est le cas de Strombosia glaucescens, Panda oleosa, Chysophyllum spp. Au total donc, 118 espèces ont un stade néophytique caractérisé par des organes assimilateurs opposés contre 37 seulement alternes.

(1) Notons que les "plantules" décrites par de la Mensbruge sont parfois soit incomplètement développées, soit des pénéphytes.

Si l'on ajoute à ces deux groupes d'espèces à feuilles simples ou composées alternes toutes les espèces à feuilles opposées (42 espèces à feuilles simples et 5 bignoniacées à feuilles composées pennées), on obtient une très forte majorité d'espèces dont les plantules ont les organes assimilateurs opposés.

Cette analyse de la disposition des deux premières feuilles peut sembler trompeuse dans la mesure où le néophyte n'est pas toujours composé exactement de 2 feuilles mais la règle se vérifie aussi bien dans les autres cas, que la plantule soit composée de grands cotylédons foliacés -elle ne comporte alors généralement que ces deux organes- ou qu'elle possède plus de 2 feuilles comme, chez les Guttifères, Mammea africana ou Pentadesma butyracea dont la plantule comporte 4 feuilles décussées opposées 2 à 2 en pseudo-rosette à l'extrémité d'une tige élevée. De telles pseudo-rosettes se retrouvent chez des espèces comme Hirtella butavei, ^{Pj4}Kantou quereensis, Tetrapleura tetraptera, Dialium aubrevillei, qui toutes illustrent bien cette tendance au regroupement des organes foliaires dans un plan (1).

Par contre, chez les Mimosées à feuilles composées bipennées, le néophyte ne comporte parfois qu'une seule feuille (ex : Parkia bicolor). Les modèles de croissance, sans axe orthotrope, de ces espèces (modèles de Champagnat, Mangenot, Troll (Hallé et Oldemann 1970) font que la possibilité de superposition des feuilles est très limitée, le développement étant latéral plutôt que vertical (exemple : Piptadeniastrum africanum, modèle de Troll). Ni la notion de superposition foliaire ni celle de regroupement dans un même plan ne peuvent donc servir, chez ces espèces, à distinguer le passage de néophyte à pénéphyte.

On remarque, néanmoins, dans l'ensemble, une certaine uniformisation de la disposition des organes foliaires chez les néophytés puisque, à ce stade, près des trois quarts d'entre eux les groupent dans un même plan.

c) Particularités morphologiques des organes foliaires

Nous avons vu que chez un très grand nombre d'espèces à feuilles alternes, les organes foliaires du néophyte ont une distribution opposée. Cette distribution particulière des organes foliaires chez le néophyte s'accompagne d'une morphologie également particulière propre aux stades jeunes, sinon exclusivement au néophyte.

(1) Chez ces espèces, la transition entre néophyte et pénéphyte est d'ailleurs particulièrement visible par le contraste entre la longueur des entre-noeuds des deux stades.

Ainsi toutes les espèces à feuilles composées que nous avons citées précédemment (Triposcypha arborea,... et les Binomiacées) ont des feuilles simples au stade néophytique à l'exception de Guarea cedrata. Ce Guarea présente l'intéressante particularité d'avoir un néophyte formé de 2 feuilles composées digitées trifoliées; son pénéphyte a des feuilles simples puis progressivement composées pennées. Hannoa klaineana présente exactement la même particularité.

Dans le groupe des néophytes à feuilles cotylédonnaires, certaines espèces possèdent, en plus des cotylédons, des feuilles normales (ex : Cleistofolius patens, Ricinodendron heudelotii, Bombax buonoponense) : Les autres, la majorité, ne possèdent que ces deux organes assimilateurs; chez elles, la morphologie du néophyte est donc entièrement différente de celle du pénéphyte (ex : Strombosia glaucescens, Afraegle paniculata, Ceiba pentandra, Mansonia altissima, Chrysophyllum spp., Endotricha taïensis (fig. 5), Picralima nitida,...).

Quelques espèces ont d'ailleurs des feuilles cotylédonnaires de forme tout à fait remarquable, comme Panda oleosa qui a des cotylédons tronqués ou Canarium sweinfurthii qui a des cotylédons digités de grande taille.

La forme particulière des organes foliaires chez les néophytes est donc un phénomène tout à fait général. C'est un caractère des plus précieux pour la détermination de l'espèce, en revanche, il ne permet pas d'établir une séparation néophyte/pénéphyte car le plus souvent le passage de la morphologie juvénile à la morphologie définitive est tardif.

III - DISCUSSION

Des trois caractères envisagés, seul le premier manifeste à la fois une grande constance et un intérêt écologique évident. La superposition des organes photosynthétiques de la plantule constituerait, en effet, dans un milieu où la lumière est rare, une perte de ressource qui ne peut être que défavorable.

Dans ce milieu où les gradients écologiques au voisinage du sol sont très intenses, en particulier celui de la concentration en gaz carbonique (Alexandre non publié), le groupement des organes foliaires dans un plan pourrait être une tentative pour se placer dans un milieu homogène, éloigné du sol. Il est possible, en effet, que de très fortes différences mésologiques au niveau des différentes feuilles soient un handicap physiologique et gênent en particulier les mécanismes de régulation. Mais le groupement dans un plan peut n'être que le résultat

...

de la fuite en hauteur des organes assimilateurs. Cette fuite bien illustrée par la présence fréquente des écailles sur l'épicotyle, est rendue possible, comme nous l'avons dit, par l'importance des réserves de la graine des espèces forestières climaciques (1). Une grande plantule constitue, bien sûr, un atout compétitif, mais pas seulement pour les espèces sciaphiles. Il se peut que malgré, ou à cause, de l'intense activité biologique qui règne au niveau de l'épiplexol, le métaplexion inférieur soit défavorable à l'existence d'une végétation à son niveau, comme semblerait en témoigner l'absence généralisée des mousses en dehors des affleurements du substrat.

Le troisième caractère enfin, qui est surtout celui d'une disposition morphologique des organes assimilateurs du néophyte et du pénéphyte, pourrait être en rapport avec de profondes différences physiologiques entre ces deux stades. Mais la transition est le plus souvent progressive et le pénéphyte diffère encore profondément, par ses feuilles, du polyphyte.

CONCLUSION

Beaucoup reste encore à apprendre sur la distinction entre stade néophytique et stade pénéphytique. En particulier, nous ne sommes pas encore capable de donner un critère morphologique simple permettant de distinguer de façon stricte les deux stades. Cependant, la présence sur une plante d'une feuille en recouvrant une autre permet d'ores et déjà de la ranger parmi les pénéphytes et de lui attribuer, par sa présence, une valeur dans la végétation très supérieure à celle d'un néophyte.

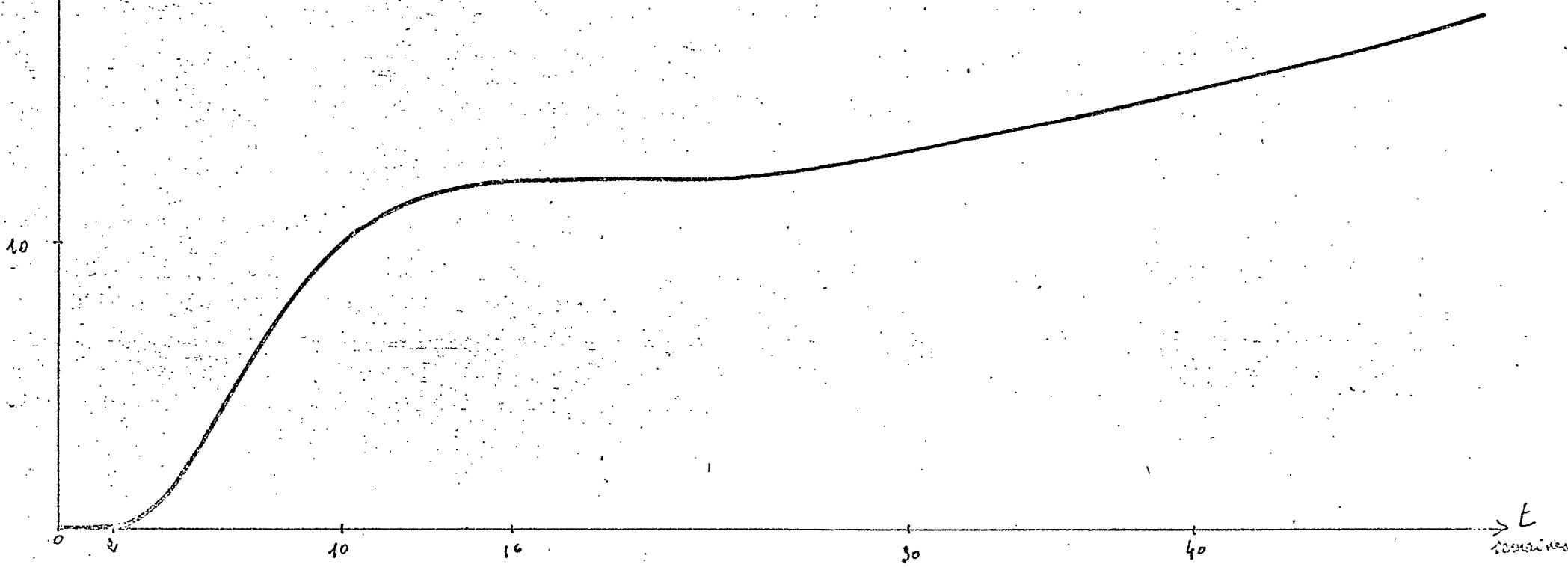
(1) Ce caractère remarqué par Corner (1949) distingue, selon Budowski (1965) les espèces primaires des espèces secondaires.

BIBLIOGRAPHIE

- BUDOWSKI G. - 1965 - Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15 : 40-42.
- CORNER E.J.H. - 1949 - The Durian theory of the origin of modern tree. *Ann. Bot. N.S.* 13 : 367 sq.
- GATIN C.L. - 1924 - Dictionnaire aide mémoire de botanique. P. Lechevalier éd., Paris, 847 pp.
- HALLE F. & OLDEMANN R.A.A. - 1970 - Essai sur l'architecture et la croissance des arbres tropicaux. Masson éd., 178 pp.
- JANZEN D.H. - 1970 - Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Amer. Nat.* 104 (940) : 501-525.
- LA MENSBRUGE G. (de) - 1966 - La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire. C.T.F.T. n° 26.
- RICHARD J.F., KAHN F. & CHATELIN Y. - 1976 - Vocabulaire de l'identification des unités des complexes naturels. Poly. ORSTOM, 29 pp.

hauteur
20
↑ cm

Fig 1: croissance de *Turraecanthus africana*



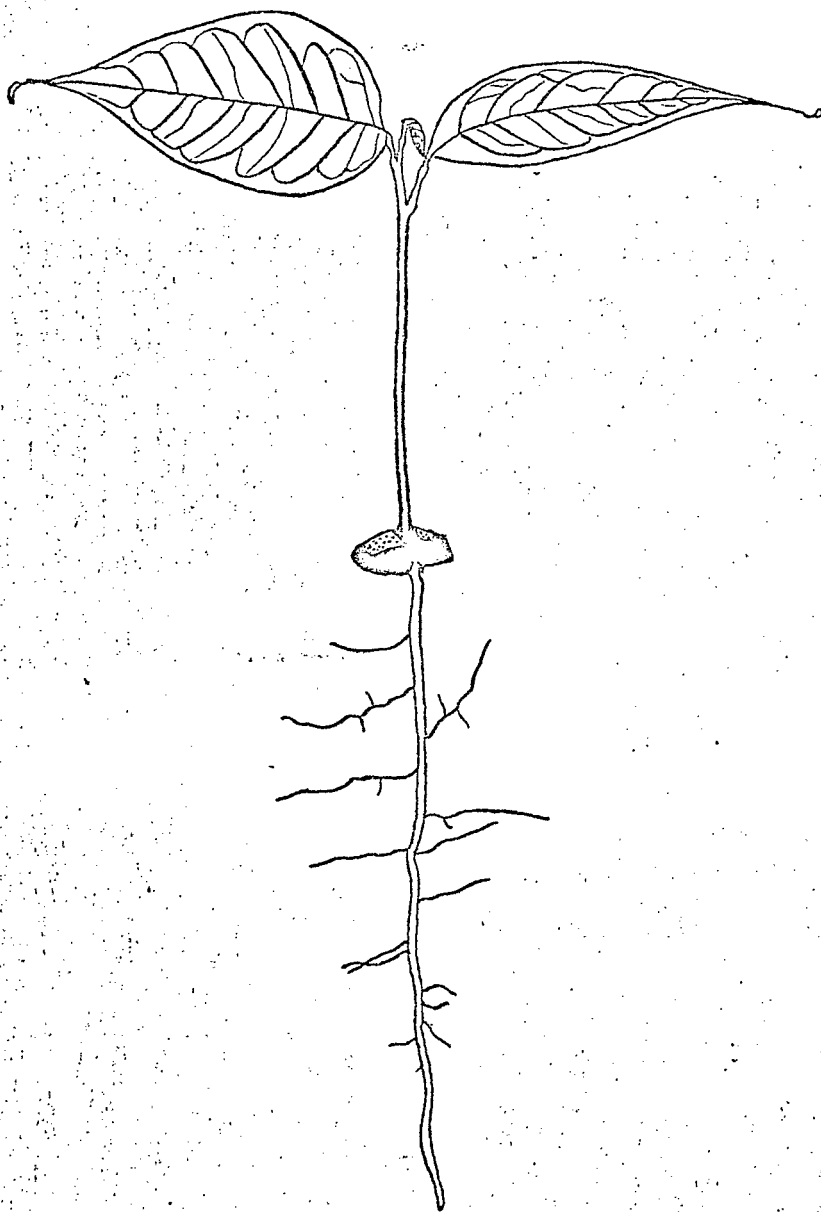


fig 2



Fig 3

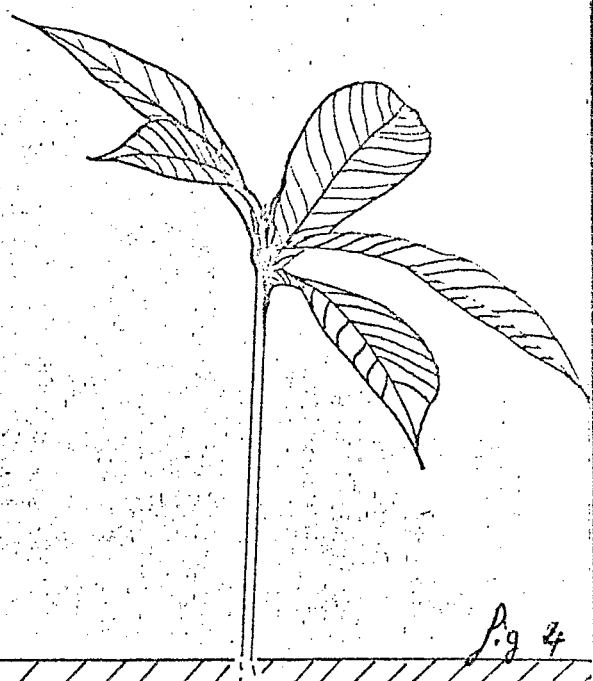


Fig 4

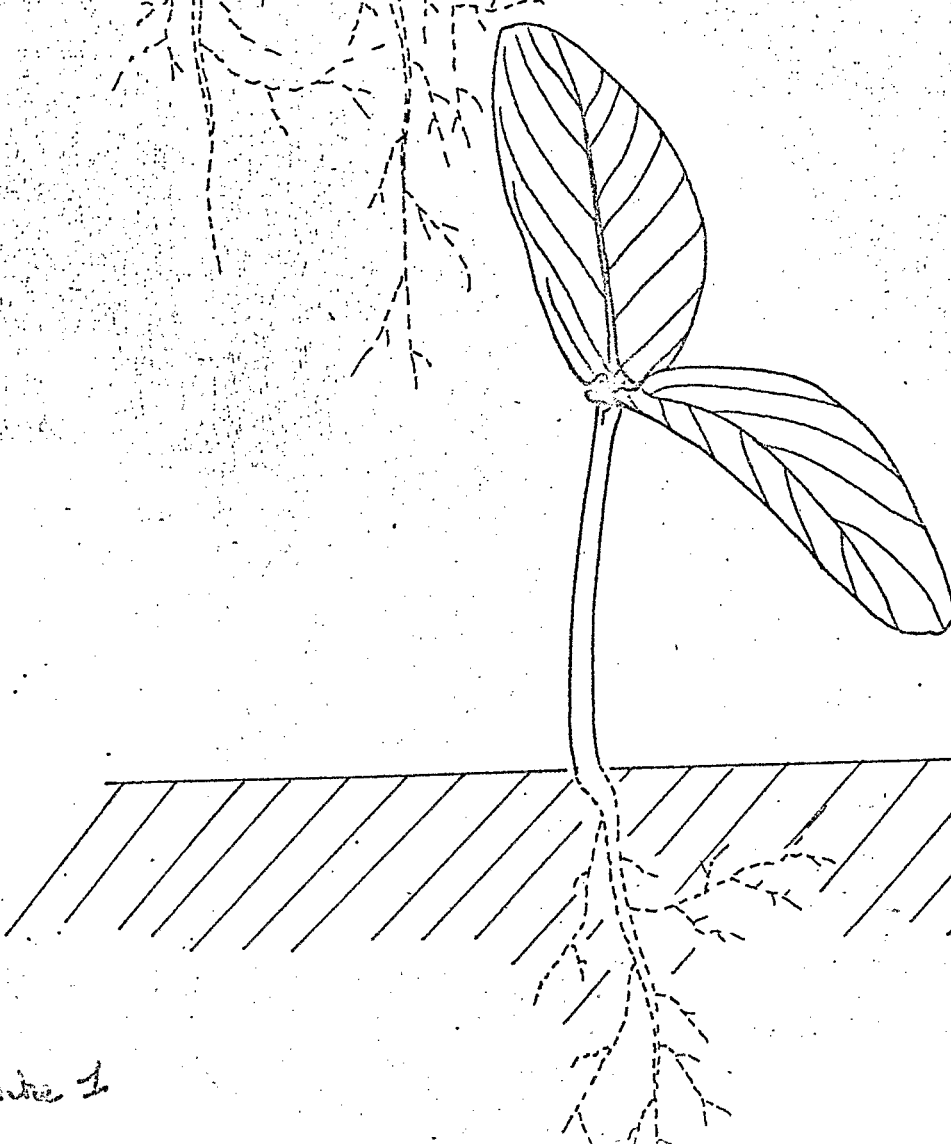


Fig 5

planta 1