

NOTE PRÉLIMINAIRE
SUR L'ORGANISATION FOLIAIRE
CHEZ LE PALMIER A HUILE

par M. P. HENRY

RÉSUMÉ

Les feuilles d'Elaeis guineensis se forment, à partir du point végétatif, suivant une spirale unique et sont, durant la majeure partie de leur existence, totalement engainantes. Elles ne sont donc jamais réellement contiguës. Le méristème apical est situé, à l'extrémité du stipe, au fond d'une surface concave; les jeunes feuilles, en forme d'écaille, sont successivement détachées par desquamation du cône méristématique.

Les Palmiers sont des Végétaux dont l'organisation est très primitive. Leur anachronisme, dans la flore actuelle, frappe particulièrement lorsqu'on envisage leur port, leur structure et leur mode de croissance. Ce sont, pour la plupart, des Végétaux de grande taille, dont la tige simple, appelée *stipe*, fortement scléreuse et souvent très épaisse, mais sans accroissement secondaire, croît indéfiniment en longueur par l'activité d'un méristème unique et permanent.

L'agencement des feuilles produites par ce bourgeon est très mal connu et paraît déconcertant. Ou bien celles-ci sont disposées tout le long de la tige, séparées par des entrenœuds très longs, ce qui est le cas des palmiers-lianes; ou bien les feuilles sont groupées en panache (couronne) au sommet d'une tige sans entrenœuds: c'est le cas de tous les Palmiers à tige dressée.

Des données précises sur cette organisation, dans un groupe certainement archaïque d'Angiospermes, ne peuvent qu'être très intéressantes du point de vue de la Morphologie générale. Elles ne peuvent manquer, d'autre part, d'avoir une incidence dans le domaine économique. En effet, chez plusieurs de ces Végétaux (Dattier, Cocotier, Palmier à huile), qui jouent un rôle très important pour l'homme, il existe une étroite relation entre la feuille et l'organe essentiel pour lequel on cultive la plante: le *régimé*.

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° 11906

13 DEC. 1967

Il est à souligner que les rapports entre la feuille et le régime axillaire correspondant n'ont encore jamais fait l'objet de recherches particulières.

Afin d'étudier, chez le Palmier à huile, la structure du méristème, la formation et le développement des bourgeons sexués, puis des régimes, il nous fallait au préalable connaître, de façon très précise, l'ensemble de l'organisation végétative de ce Palmier et, en particulier, son agencement foliaire, puisqu'à chaque feuille formée correspond un bourgeon sexué qui évolue, soit en inflorescence mâle, soit en inflorescence femelle.

Dès le début de nos investigations, nous avons été gêné par le manque presque complet de documents sur ce sujet. Les quelques publications qui traitent de la phyllotaxie en général ne citent les palmiers qu'en se référant à des observations hâtives et parfois erronées. Cette note préliminaire qui avait surtout pour but, initialement, de servir de base de travail à des recherches plus approfondies sur l'*Elaeis* vient donc combler une lacune en apportant une contribution entièrement originale au problème plus général de la *phyllotaxie*.

MATÉRIEL D'ÉTUDE.

Dans ce travail préliminaire, nous n'envisageons que l'agencement foliaire du Palmier à Huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Car ce Palmier est caractéristique de tous ceux chez qui les feuilles adultes forment un bouquet terminal au sommet de la tige. Il constitue, pour une telle étude, un matériel très favorable : le stipe est volumineux et les insertions foliaires y sont très marquées. L'arbre vit longtemps; on peut donc retrouver, sur le stipe, la trace d'un nombre considérable de feuilles et reconstituer ainsi l'histoire de son développement. Les accidents de croissance s'y trouvent inscrits d'une façon très lisible puisqu'aucun phénomène d'épaississement régulier, ni aucune desquamation ne viennent déranger ultérieurement la disposition des cicatrices, comme c'est toujours le cas chez les plantes à formation secondaire. Enfin, et surtout, la « couronne » d'un *Elaeis* adulte comprend de 35 à 45 feuilles vertes complètement développées et un grand nombre de jeunes feuilles en voie de croissance.

La dissection du bouquet des feuilles terminales sera donc, dans ce cas, un moyen d'investigation particulièrement efficace.

En ce qui concerne l'*Elaeis*, nous attribuons, d'ailleurs, plus de valeur à la dissection, pour une étude phyllotaxique, qu'à la simple observation des cicatrices foliaires sur le stipe, car la dissection fait intervenir la notion d'ordre chronologique de formation des feuilles. Celles-ci se succèdent, dans leur formation,

avec un décalage qui est, en moyenne, de 15 jours. Un Palmier à huile forme ainsi environ 25 feuilles par an.

TECHNIQUE

Notre méthode d'investigation est donc basée sur la dissection de Palmiers de différents âges, par ablation, au sommet du stipe, de toutes les feuilles vivantes, de la plus ancienne formée jusqu'à la plus jeune ébauche. Des résultats obtenus par un travail de ce genre n'ont jamais été publiés.

Pour cela, le stipe, après abattage, est tronçonné à 1 m. environ au-dessous de la couronne de feuilles ; les feuilles vertes sont coupées à leur insertion sur la tige et numérotées dans leur ordre de formation, la plus ancienne portant le n° 0. On transporte alors le sommet du palmier ainsi préparé dans un endroit abrité. Une dissection complète dure en effet une journée et il faut éviter un dessèchement trop rapide des tissus en cours d'opération.

Chaque feuille étant détachée très exactement suivant sa zone d'insertion sur le stipe, on effectue alors un calque de l'insertion qui est reporté ensuite en plan sur un diagramme. On procède de même pour toutes les feuilles, en respectant toujours l'ordre chronologique d'apparition. On obtient ainsi une reproduction en plan, aussi fidèle que possible, de la disposition réelle des feuilles.

RÉSULTATS

1° Nous signalons à nouveau un fait déjà connu de tous ceux qui ont jusqu'ici observé le Palmier à huile ; la spirale chronologique de formation des feuilles, vue de face, tourne, suivant les arbres que l'on dissèque, tantôt dans le sens des aiguilles d'une montre, tantôt dans l'autre sens. On ignore encore quel est le déterminisme du sens de rotation.

2° En plan, la disposition des feuilles de l'*Elaeis* se présente comme sur le diagramme 1. Pour ne pas surcharger ce schéma d'ensemble, on n'a pas fait figurer les prolongements latéraux des gaines foliaires qui se recouvrent partiellement. Une disposition de détail rigoureusement exacte est donnée par la figure 4.

On constate, sur le diagramme 1, que 2 feuilles successives sont séparées par un angle de 137 degrés environ. Il constitue l'angle de divergence de la théorie classique.

On voit aussi que la feuille 21 est superposée à la feuille 0 et qu'il faut faire 8 tours complets du stipe, en suivant l'ordre d'apparition des feuilles, pour passer de la feuille 0 à la feuille 21,

dé la feuille 1 à la feuille 22, etc. C'est ce qu'on exprime par la fraction $8/21^e$ qui constitue la formule phyllotaxique de l'*Elaeis*.

Deux auteurs qui ont, par ailleurs, remarquablement décrit le Palmier à huile, BÜCHER et FICKENDEY, avaient indiqué un arrangement phyllotaxique plus simple, répondant à la formule $3/8$. En fait, la feuille 8 n'est jamais superposée à la feuille 0, mais

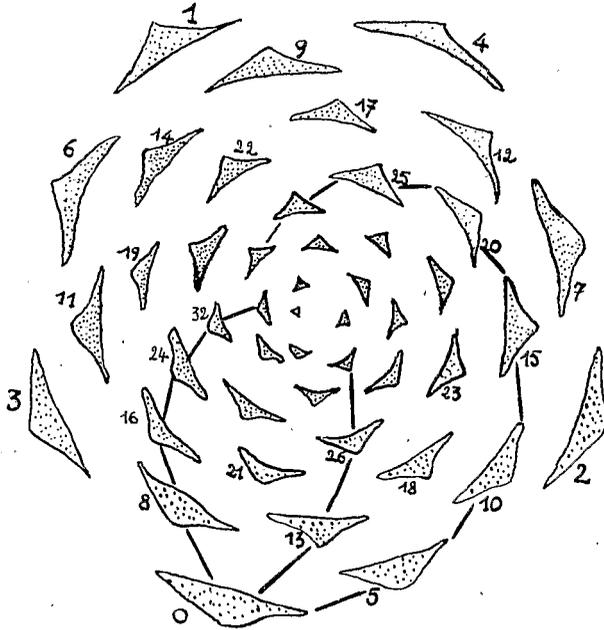


Fig. 1. — Diagramme de la phyllotaxie de l'*Elaeis*. On a figuré les diverses spirales visibles sur le stipe. Pour plus de clarté, les feuilles ont été représentées sans leur gaine, qui est complètement fermée.

toujours décalée. On pourrait, bien entendu, admettre hypothétiquement qu'il n'y a que 8 orthostiques qui subissent une torsion, ce qui a pour effet d'engendrer 8 spirales à pas redressé. Mais on pourrait tout aussi bien admettre l'hypothèse de 13 spirales et considérer que la feuille 13 est, dans ce cas, superposée à la feuille 0. C'est d'ailleurs ce qu'expriment certains observateurs lorsqu'ils disent que, chez l'*Elaeis*, il y a, soit 13 *spires*, soit 8 *spires* sur lesquelles s'insèrent les feuilles.

Ces hypothèses ne font que repousser le problème, sans rien apporter de nouveau. Nous allons voir maintenant comment s'insèrent les feuilles, non plus en les considérant dans un plan, mais dans l'espace.

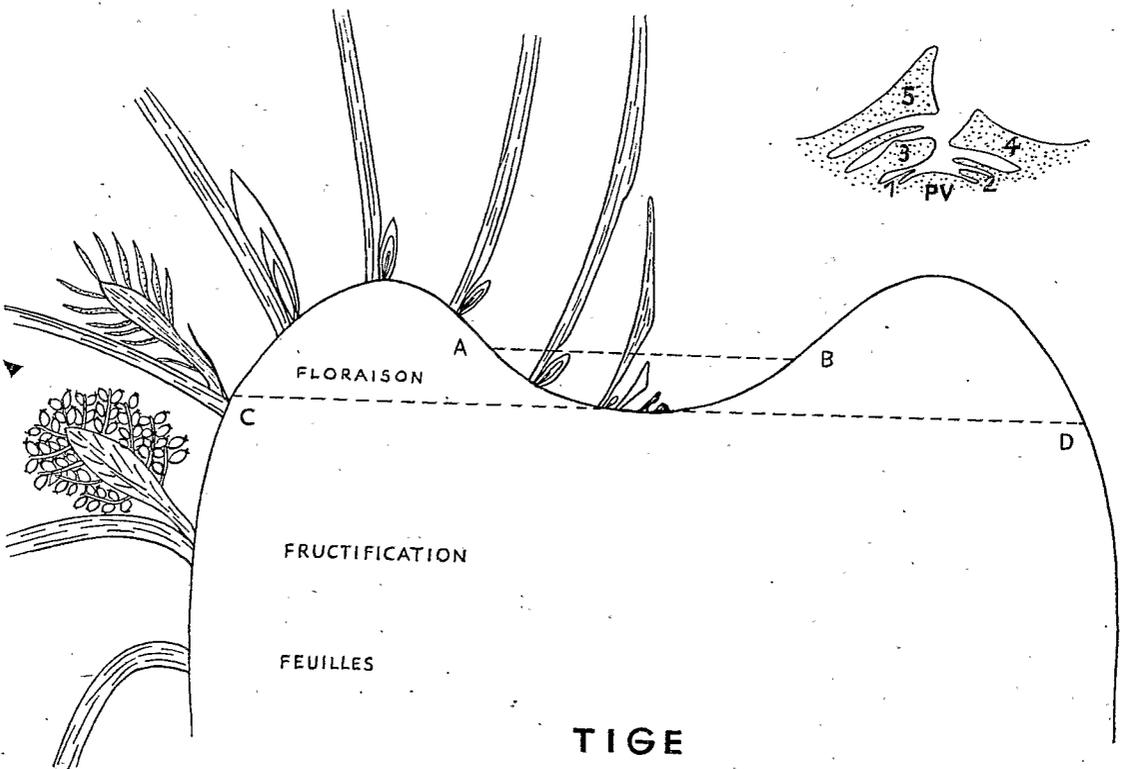


Fig. 2. — Coupe longitudinale schématique du sommet du stipe, montrant :

1° La forme du stipe.

2° L'épanouissement de la feuille, depuis sa naissance jusqu'à son complet développement.

Les feuilles schématisées sur la gauche sont les nos 5, 18, 31, 44, 57, etc., en partant du bourgeon.

En haut, à droite, détail du bourgeon terminal 1, montrant le point végétatif et les feuilles nos 1, 2, 3, 4 et 5.

3° Un fait assez curieux, qui n'a pas retenu beaucoup l'attention des observateurs, est que le développement de la feuille, chez ce Végétal, s'accompagne d'un *épanouissement d'une ampleur inusitée*. A l'exception d'autres Palmiers, aucune autre plante ne présente, à notre connaissance, un tel changement d'orientation de la feuille depuis son apparition jusqu'à son complet développement.

La feuille adulte de l'*Elaeis* est très décombante; elle s'incline vers la terre, parfois jusqu'à toucher le sol chez les arbres encore peu élevés. Sa face ventrale est alors tournée du côté opposé au stipe. Au contraire, la toute jeune feuille, située à proxi-

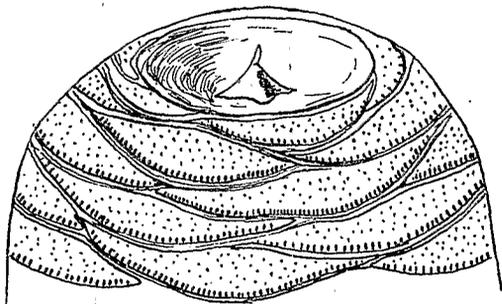


Fig. 3. — Vue cavalière du sommet d'un stipe, débarrassé de la plupart de ses feuilles, à l'exception du centre de la cavité où l'on voit une jeune feuille en voie de croissance.

mité du bourgeon, a sa face ventrale tournée vers le cœur de l'arbre. Au cours de son développement, la feuille de l'*Elaeis* pivote donc autour de son insertion, comme autour d'une charnière, d'un angle voisin ou supérieur à 180°. C'est ce que l'on peut voir sur le schéma 2.

4° Un autre fait, non moins curieux, intéresse la forme du sommet de la tige. Tandis que chez presque tous les autres Phanérogames, le sommet de la tige est plus ou moins cônica, chez le Palmier à huile, la tige, au niveau des feuilles vivantes, diminue progressivement de diamètre pour former une sorte de dôme qui s'aplatit, de plus en plus, jusqu'à former une crête circulaire encore très loin du méristème terminal, et s'invagine ensuite en une sorte de cratère au fond duquel se trouve le minuscule bourgeon terminal (fig. 3). Cette structure très particulière du sommet de la tige, que l'on retrouve chez d'autres Palmiers, est due à un mode d'accroissement spécial, étudié par HELM [2].

5° La dissection nous montre que l'on trouve des écailles foliaires nettement individualisées *jusqu'à proximité immédiate du bourgeon terminal*, tout au fond de cette cavité en forme de cratère. Certains auteurs avaient admis que celui-ci était séparé des premières feuilles formées par une large zone indifférenciée (1). En réalité, une coupe pratiquée suivant le plan CD (fig. 2), inté-

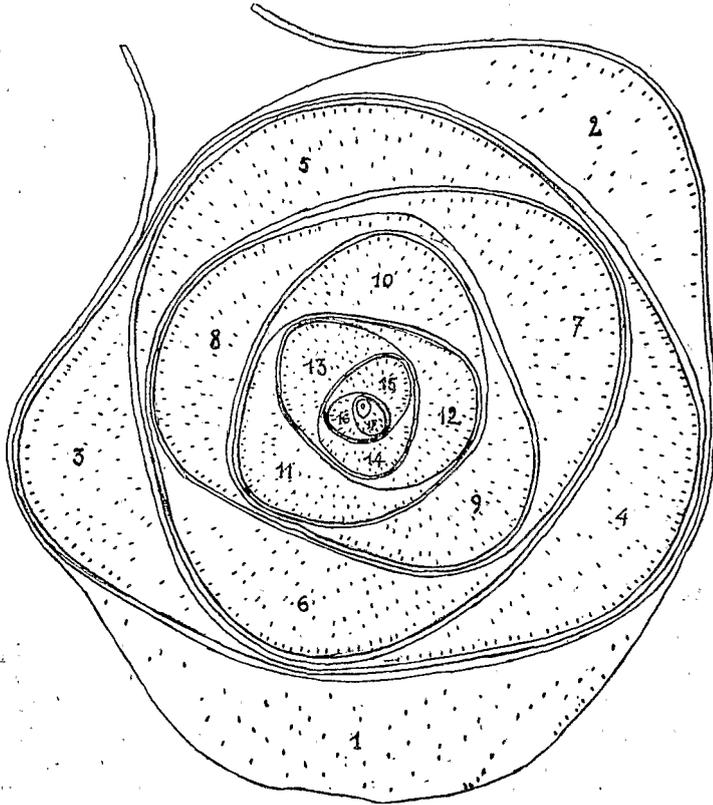


Fig. 4. — Coupe transversale d'un cœur d'*Elaeis*, légèrement au-dessus du bourgeon terminal (suivant le pointillé AB de la figure 2). On remarque que toutes les feuilles sont totalement engainantes. La gaine de la feuille la plus externe a été fendue ($\times 1$).

(1) « On sait de longue date que le point végétatif d'un Palmier a des caractères extrêmement particuliers. Le sommet de la tige, débarrassé de ses feuilles, offre une dépression profonde, au fond de laquelle émerge un bouton cône qui ne porte aucune ébauche foliaire; les plus jeunes ébauches foliaires se pressent ... relativement loin de lui. » L. PLANTÉFOL. La théorie des hélices foliaires multiples, p. 228 (Masson, 1948).

resse un ensemble complexe, avec, au centre, une région voisine du bourgeon effectivement peu différenciée, tandis que la zone périphérique, sur laquelle sont insérées des feuilles déjà très développées, appartient, en réalité, à la tige adulte. Ces anciennes conceptions sont donc basées sur une méconnaissance des parties juvéniles de la tige et des ébauches foliaires qu'elle supporte.

6° Par suite de l'accroissement du diamètre du sommet de la tige et du développement des inflorescences, les feuilles les plus âgées ne sont plus totalement engainantes. Leur gaine pétioleuse, qui n'a pu s'accroître aussi vite, a dû se fendre. Mais, dès que, désignant un bouquet foliaire terminal, on atteint, vers l'intérieur, des feuilles encore non décombantes, on s'aperçoit qu'*elles sont totalement engainantes par leur pétiole*. Les feuilles encore plus jeunes, en voie de croissance, se recouvrent comme une série d'entonnoirs de plus en plus petits emboîtés les uns dans les autres.

Une feuille quelconque est donc en contact étroit, par sa face externe, avec la feuille immédiatement plus âgée qu'elle et, par sa face interne, avec la feuille immédiatement plus jeune, qu'elle enferme entièrement, *mais avec aucune autre*.

Il est donc impossible d'admettre, chez ce Palmier, à aucun moment de son développement, la contiguïté des ébauches foliaires formant, par la suite, une même hélice apparente. Si, par exemple, sur le diagramme 1, on voit qu'une même hélice groupe les feuilles n° 0, 8, 16, 24, 32, etc., il ne faut pas perdre de vue qu'au cours de leur long développement, la feuille 8 a été séparée de la feuille 0 par 7 feuilles intermédiaires, et ainsi de suite.

CONCLUSIONS

1° Malgré la pluralité des spires apparentes sur le stipe, on est conduit à admettre, chez le Palmier à huile, l'existence d'une seule spirale chronologique d'apparition des feuilles; en effet, il n'y a jamais deux feuilles de même âge; on peut donc, au cours d'une dissection, reconstituer aisément l'ordre d'apparition des feuilles. Cette reconstitution donne toujours lieu à une spirale unique.

2° Les feuilles sont, durant la majeure partie de leur existence, totalement engainantes. Il ne saurait donc y avoir contiguïté des segments foliaires d'une même hélice apparente qui groupe des feuilles très éloignées les unes des autres dans l'ordre d'apparition chronologique. Si, ultérieurement, sur le stipe, certaines cicatrices paraissent presque contiguës, il n'est pas possible de tenir compte de cette apparence dans une interprétation phyllotaxique.

3° La formule phyllotaxique de l'*Elaeis* s'exprime par la fraction $8/21^e$.

4° La forme en cratère du sommet de la tige est une autre particularité qui doit retenir l'attention. Elle mérite d'être étudiée à part, dans une confrontation des aspects divers que peut prendre le méristème chez les Palmiers.

5° Contrairement à l'assertion de certains observateurs, on trouve des écailles foliaires nettement individualisées jusqu'à proximité immédiate du bourgeon terminal.

6° Enfin, nous attirons encore l'attention sur le changement d'orientation de la feuille de l'*Elaeis* qui, tournant de plus de 180° autour de son insertion, au cours de son développement, présente un épanouissement d'une ampleur inusitée.

BIBLIOGRAPHIE

1. H. BÜCHER et E. FICKENDEY. — Die Öpalme. Berlin 1919.
 2. J. HELM. — Das Erstärkungswachstum der Palmen und einiger anderer Monokotylen, zugleich ein Beitrag zur Frage des Erstärkungswachstums der Monokotylen überhaupt. *Planta*, XXVI, 1937.
 3. L. PLANTEFOL. — La théorie des hélices foliaires multiples. *Mason*, Paris 1948.
-

1000

REVUE GÉNÉRALE
DE
BOTANIQUE

FONDÉE PAR GASTON BONNIER

PUBLICATION MENSUELLE

(Éditée avec le concours du Centre National de la Recherche scientifique.)

COMITÉ DE RÉDACTION

MM. BLARINGHEM
BUVAT
CHADEFAUD
CHOUARD

MM. COMBES
DE CUGNAC
EICHHORN
FELDMANN
GAUTHERET

M^{me} HUREL-PY
MM. MANGENOT
PLANTEFOL
ULRICH

RÉDACTEUR EN CHEF : M. AD. DAVY DE VIRVILLE

Extrait de la " Revue générale de Botanique "
Tome 62 - 1955

P. HENRY

NOTE PRÉLIMINAIRE
SUR L'ORGANISATION FOLIAIRE
CHEZ LE PALMIER A HUILE

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
4, RUE DANTE, 4

1955

CR11906