

Sixième Conférence Biennale de la W.A.S.A.
Abidjan, 8 - 13 Avril 1968

RECHERCHES SUR L'ARCHITECTURE ET LA DYNAMIQUE
DE CROISSANCE DES ARBRES TROPICAUX.

Par Francis HALLE
Laboratoire de Botanique
Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé

P L A N :

I - TECHNIQUES D'OBSERVATION

- a) Structure des méristèmes.
- b) Séquence de différenciations méristématiques.
- c) Durée de vie des méristèmes.
- d) Rythme du fonctionnement méristématique.

II - RESULTATS

- a) Constance architecturale au niveau de l'espèce.
- b) L'architecture et la systématique.
- c) Familles pauvres. L'exemple des Myristicacées.
- d) Familles riches. L'exemple des Euphorbiacées.
- e) Polymorphisme au niveau générique.

III - CONCLUSIONS

IV - BIBLIOGRAPHIE

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

Collection de Référence

n°/2345

10 SEPT 1968

Depuis 1963, au Laboratoire de Botanique du Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire), nous poursuivons des recherches sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres. En effet, si la flore ivoirienne est bien connue sur le plan taxonomique, presque tout restait à découvrir de la morphogénèse des espèces ligneuses.

Ces recherches portent essentiellement sur les espèces indigènes ; toutefois, nous avons tenu compte, autant que possible, des espèces exotiques, vivrières, industrielles et ornementales ; par ailleurs, des contacts avec divers spécialistes des flores tropicales d'Asie et d'Amérique nous ont permis de donner à ces recherches une assise géographique très large.

I - TECHNIQUES D'OBSERVATION.

Pour arriver à une compréhension claire des mécanismes de la croissance, les arbres doivent être élevés, depuis la graine, à l'abri des traumatismes écologiques. En pays tropical humide, il suffit pour cela d'un abri de toile métallique, couvert de tôles transparentes, et muni d'un poste d'eau. Les graines sont extraites du fruit, lavées et mises à germer sur du buvard humide, en boîtes de Pétri ; les plantules sont repiquées en terrines, puis en pots, enfin dans des bacs de ciment contenant un mètre cube de bonne terre. Dans ces conditions, la seule limite à la croissance des arbres est la hauteur de l'abri. Autant que possible, cette croissance a été suivie jusqu'à l'apparition des premières fleurs fonctionnelles ; les diverses étapes de la morphogenèse sont enregistrées sous forme de schémas et de documents photographiques.

L'architecture de l'arbre est le résultat du fonctionnement de ses méristèmes apicaux, aériens et souterrains ; c'est pourquoi nos observations portent toutes, directement ou indirectement, sur ces méristèmes, sur leur structure, les séquences de différenciations qu'ils traversent, leur durée de vie et le rythme de leur fonctionnement. Nous donnerons brièvement quelques exemples concrets de telles observations.

a) Structure des méristèmes :

En dehors des observations directes sur coupes sériées, des données fondamentales sur la structure des méristèmes peuvent être obtenues par l'examen de la phyllotaxie. Ainsi chez le Cacaoyer (Theobroma cacao, Sterculiacées), la phyllotaxie spiralée de l'axe primaire témoigne de la structure radiale du méristème épicotyle, tandis que la structure bilatérale du méristème édifiant la branche est clairement indiquée par la phyllotaxie distique de cette dernière.

A ces structures apicales différentes correspondent, pour les axes qui naissent du fonctionnement de tels méristèmes, des propriétés biologiques et architecturales distinctes. Généralement, un méristème à structure radiale donne un axe vertical et stérile, tandis qu'un méristème à structure bilatérale donne un axe à croissance horizontale, porteur de fleurs. Diospyros heudelotii (Ebénacées), Xylopia aethiopica (Annonacées), Desplatsia chrysochlamys (Tiliacées), Trema guineensis (Ulmacées) sont, pour les botanistes de l'Ouest Africain, des exemples familiers de telles structures.

b) Séquence de différenciations méristématiques :

Par suite de variations dans le fonctionnement du génôme de la plante (voir BRINK, 1962, HESLCP-HARRISON, 1967), un même méristème peut, au cours de sa vie, modifier sa structure, sa biologie ou son type de fonctionnement ; nous dirons qu'il traverse une séquence de différenciations.

Ainsi le méristème épicotyle de Holoptelea grandis (Ulmacées) possède une structure initialement radiale marquée par la phyllotaxie spiralée de la plantule, puis acquiert une structure bilatérale qui donne à l'arbre sa phyllotaxie distique définitive.

De la même façon, le méristème épicotyle de Anthocleista nobilis (Loganiacées) édifie un puissant axe feuillé dépassant 10 Mètres de hauteur, avant de subir une différenciation florale qui bloque son fonctionnement de façon irréversible.

Quant au méristème épicotyle de Triphyophyllum peltatum (Dioncophyllacées) il édifie d'abord, très lentement, un axe rigide à phyllotaxie dense, avant de s'emballer pour donner naissance à un axe lianescent à croissance rapide et à phyllotaxie lâche.

c) Durée de vie des méristèmes :

La durée de vie active des méristèmes est une donnée architecturale de première importance. Ainsi, chez Napoleona leonensis (Lécythidacées), le méristème épicotyle est pérennant, et édifie un tronc aussi élevé et aussi durable que l'arbre lui-même ; chez Combretodendron africanum, de la même famille des Lécythidacées, le méristème épicotyle n'a qu'une durée de vie très courte, et ne peut édifier qu'un axe d'environ 30 centimètres de hauteur avant de disparaître, de sorte qu'un mécanisme de relai est nécessaire pour la croissance en hauteur de cet arbre. De telles disparitions méristématiques doivent être interprétées comme des cas particuliers de différenciation ; elles existent dans de nombreuses familles (Lécythidacées, Apocynacées, Ochnacées, Euphorbiacées, Sterculiacées, Rubiacées).

d) Rythme du fonctionnement méristématique :

Chez un Palmier, comme Elaeis guineensis, le méristème apical fonctionne de façon continue, tant que les conditions externes restent favorables à la croissance ; par contre, chez Hevea brasiliensis (Euphorbiacées), et beaucoup d'autres arbres familiers comme le Manguier, le Cacaoyer et le Colatier, les méristèmes aériens présentent une alternance caractéristique de phases de repos et de phases d'activité, réglée par un rythme endogène (F. HALLE et R. MARTIN, 1968). L'architecture de l'arbre porte la marque de ce rythme, en particulier par la pseudoverticillation des branches sur le tronc.

II - RESULTATS

Les données architecturales, depuis la germination jusqu'à la floraison, ont été réunies pour chacune des espèces étudiées. Ces données sont ensuite groupées en un schéma, qui représente le modèle architectural de l'espèce. Les modèles architecturaux actuellement reconnus sont au nombre de

25. ; il n'est pas possible, dans le cadre de cette communication, de les présenter tous, aussi nous contenterons nous d'en donner quelques exemples.

a) Constance architecturale au niveau de l'espèce :

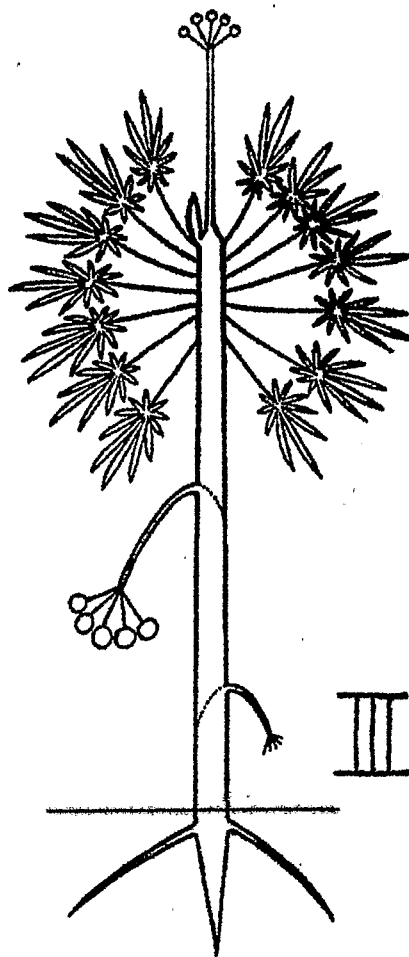
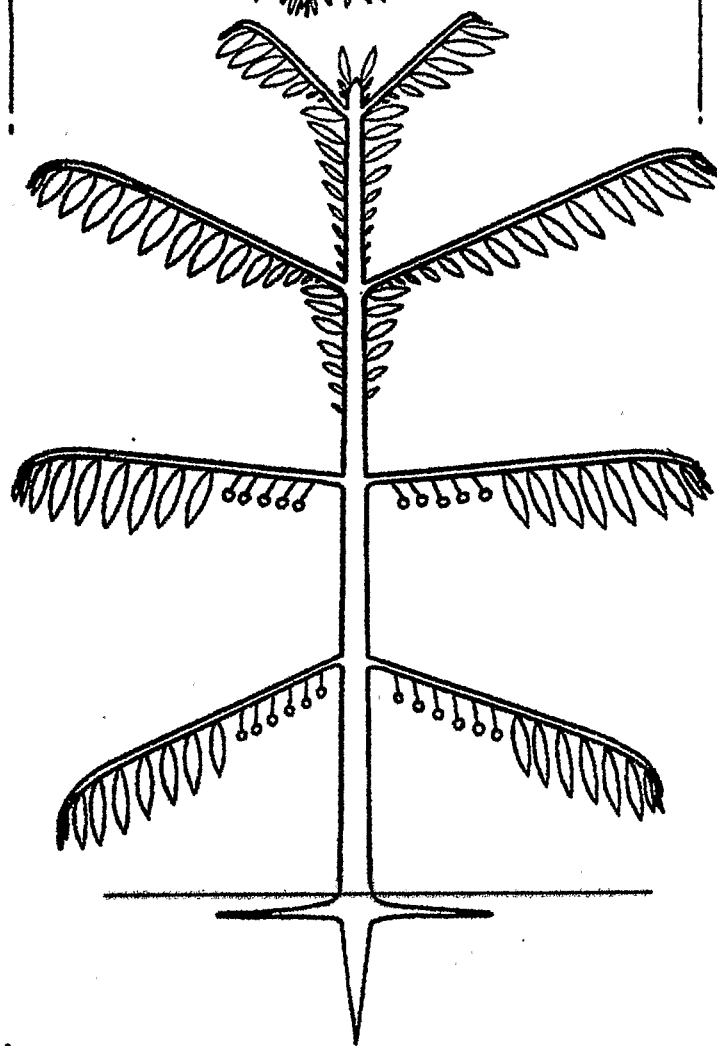
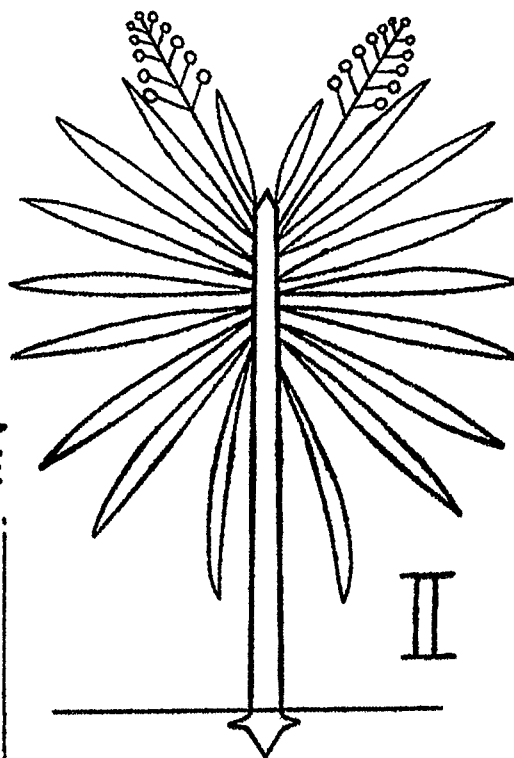
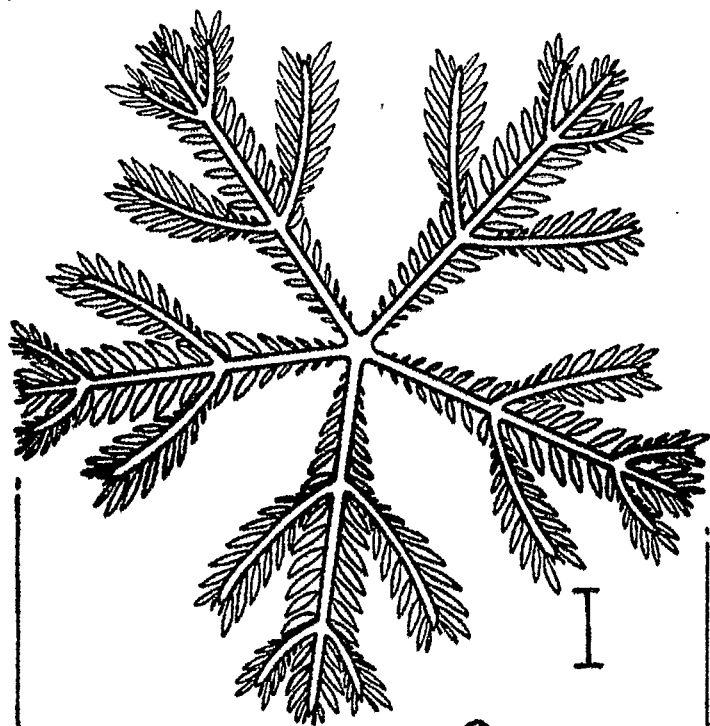
L'architecture et la dynamique de croissance sont fixées génétiquement et doivent être considérées comme des constantes de l'individu, et de l'espèce. Des variations naturelles de l'environnement n'entraînent que des variations morphologiques quantitatives ; par exemple, le Manioc (Manihot utilisima, Euphorbiacées), cultivé dans une petite clairière en forêt dense humide, ou sur des sables littoraux sans aucun ombrage, aura des physionomies bien différentes, mais son architecture reste la même.

b) L'architecture et la systématique :

Les caractères architecturaux manifestent une indépendance complète vis à vis des grandes divisions systématiques : la monocaulie existe chez des Palmiers et des Sterculiacées ; les émissions de branches "en étages", chez des Bombacacées et des Combretacées ; la croissance rythmique, chez des Euphorbiacées et des Méliacées, etc...

Deux espèces, systématiquement et géographiquement très éloignées, peuvent être construites sur le même modèle architectural ; par exemple, la Sterculiacée américaine Theobroma cacao a une architecture semblable à celle de l'Euphorbiacée africaine Anthostema aubryanum (voir figure IX).

Ceci ne signifie pas que ces recherches ne puissent entraîner des conséquences systématiques ; nous allons voir, au contraire, qu'elles éclairent d'une lumière nouvelle la structure interne de certaines familles.



c) Familles pauvres. L'exemple des Myristicacées :

Certaines familles sont pauvres sur le plan de l'architecture végétative. Les Myristicacées, par exemple, semblent appartenir toutes, au moins à notre connaissance, au type architectural représenté dans la figure I.

Un méristème épicotyle à structure radiale et à fonctionnement rythmique édifie le tronc, vertical ; les branches, dont les méristèmes édificateurs ont une structure bilatérale, sont groupées en pseudogerticilles étagés horizontaux; elles portent les fleurs, en positions axillaires. Le même schéma vaut pour les Myristicacées africaines (Pycnanthus angolensis, Coelocaryon oxycarpum), asiatiques (Myristica fragrans) et américaines (Virola surinamensis, Iryanthera hostmannii).

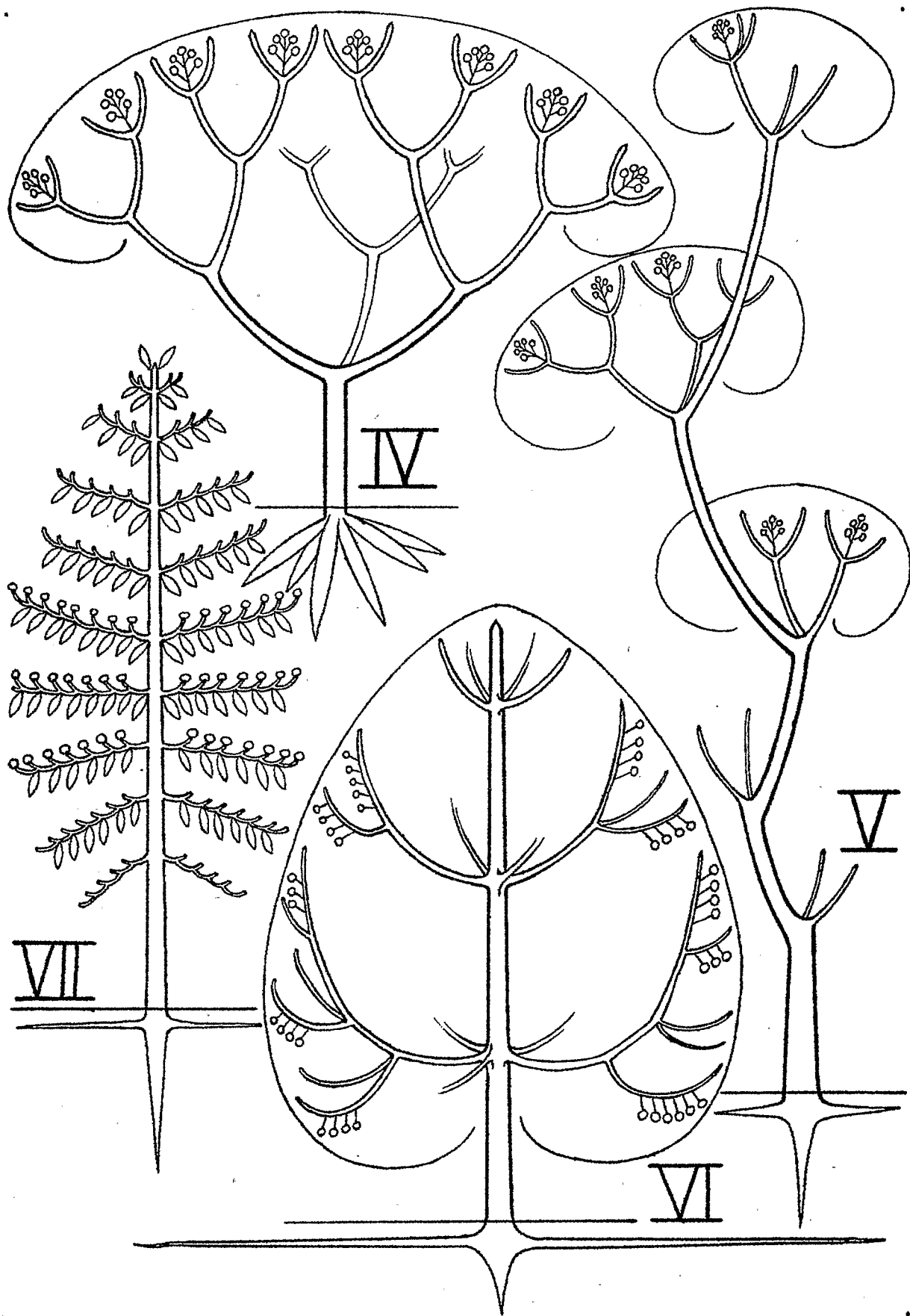
L'énorme famille des Légumineuses semble, elle aussi, dépourvue de toute imagination sur le plan de l'architecture végétative, au moins dans l'Ouest Africain.

d) Familles riches. L'exemple des Euphorbiacées.

D'autres familles, au contraire, ont réalisé de nombreuses architectures différentes. Un des meilleurs exemples est celui de la famille des Euphorbiacées (figures II à X).

- II représente l'architecture ligneuse la plus simple qui soit, celle de l'arbre monocaule à inflorescences axillaires. Pycnocomma angustifolia en Afrique, Agrostistachys sessilifolia en Asie (CORNER, 1952) relèvent de ce type architectural.

- III représente une architecture articulée linéaire. Le méristème apical de chaque article subit une différenciation florale et se trouve rejeté sur le côté par la croissance de l'article suivant. C'est l'architecture de l'espèce américaine Jatropha multifida.



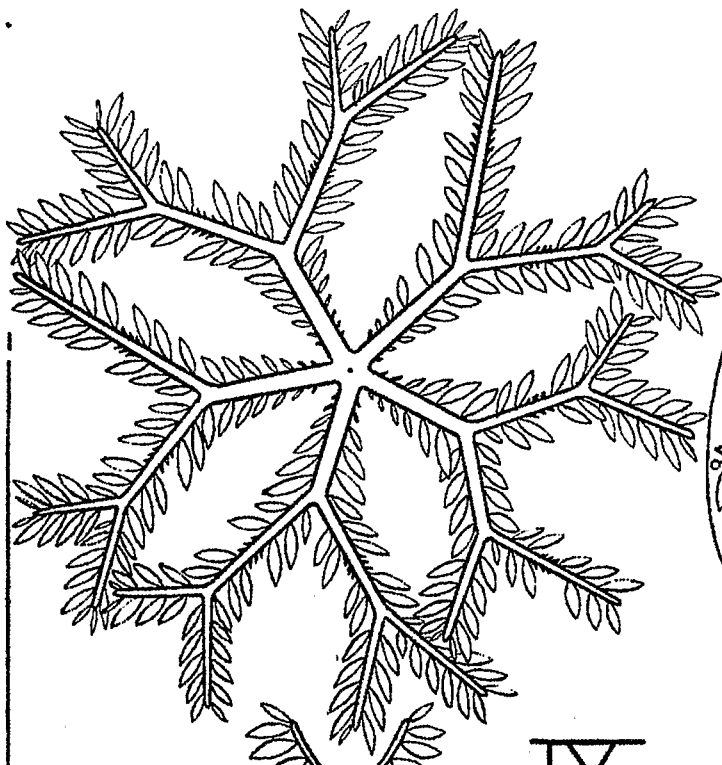
- IV représente une architecture articulée tridimensionnelle. Chaque article, subissant une différenciation florale apicale, est relayé par plusieurs articles, tous équivalents. Les Maniocs (Manihot esculenta, Manihot glaziovii) sont de ce type.

- V représente une variante du type précédent, dans laquelle les différents articles-relais ne sont plus équivalents. L'un d'entre eux adopte un port vertical et entre dans la constitution d'un tronc, les autres se trouvent rabattus dans un plan proche de l'horizontal, et constituent des branches. C'est le mode de croissance de Grossera vignei en Afrique, celui de Sapium discolor en Asie (KWAN KORIBA, 1958).

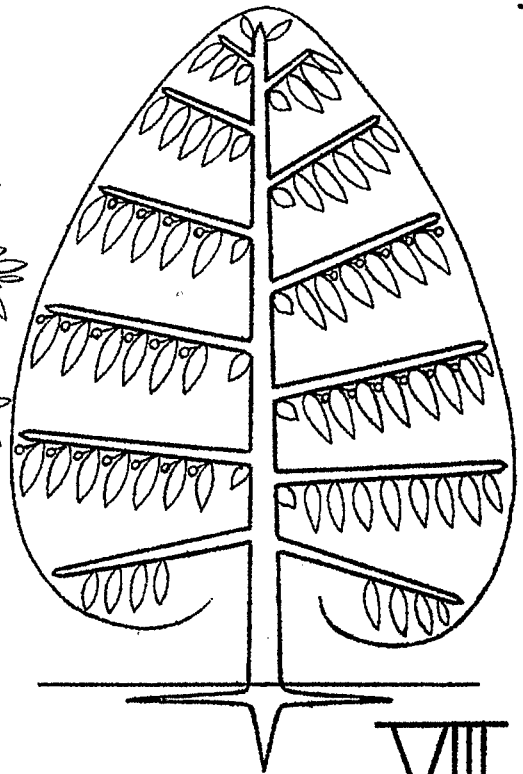
- VI représente un type architectural d'une grande importance, largement représenté dans de nombreuses familles. Le méristème épicotyle est pérennant et fonctionne de façon rythmique. Les branches, morphologiquement identiques au tronc, sont émises en pseudo-verticilles ; elles portent des inflorescences axillaires. Uapaca guineensis ou Ricinodendron heudelotii en Afrique, Hevea brasiliensis en Amérique, sont de bons exemples d'Euphorbiacées construites sur ce modèle.

- VII schématise l'architecture de l'espèce africaine Tetrorchidium didymostemon. Chaque feuille du tronc axille une branche sympode, horizontale, constituée d'une succession indéfinie de courts articles portant chacun une préfeuille assimilatrice et une inflorescence terminale.

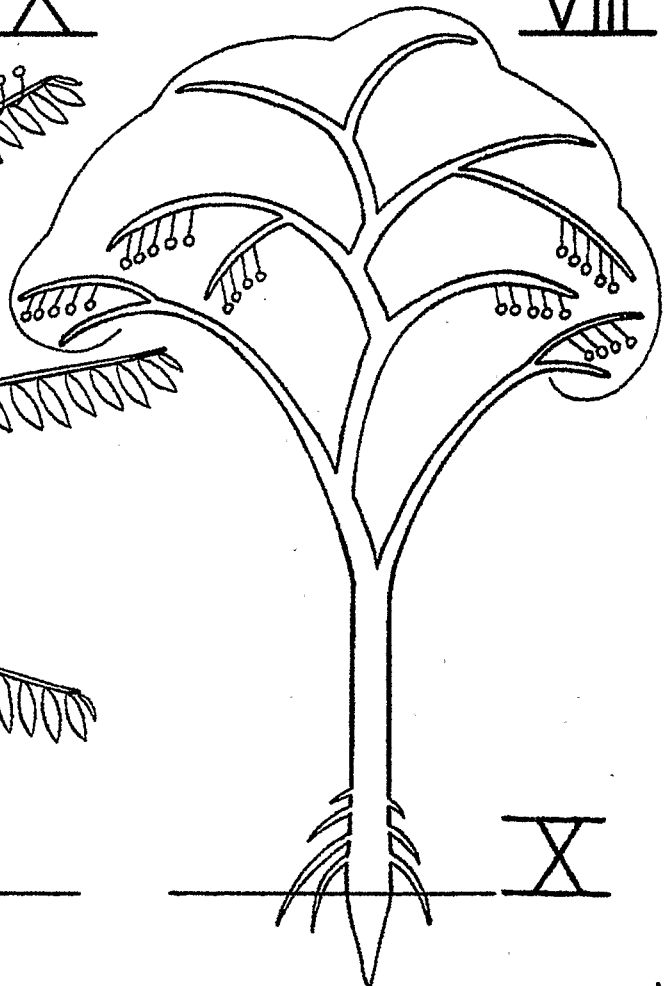
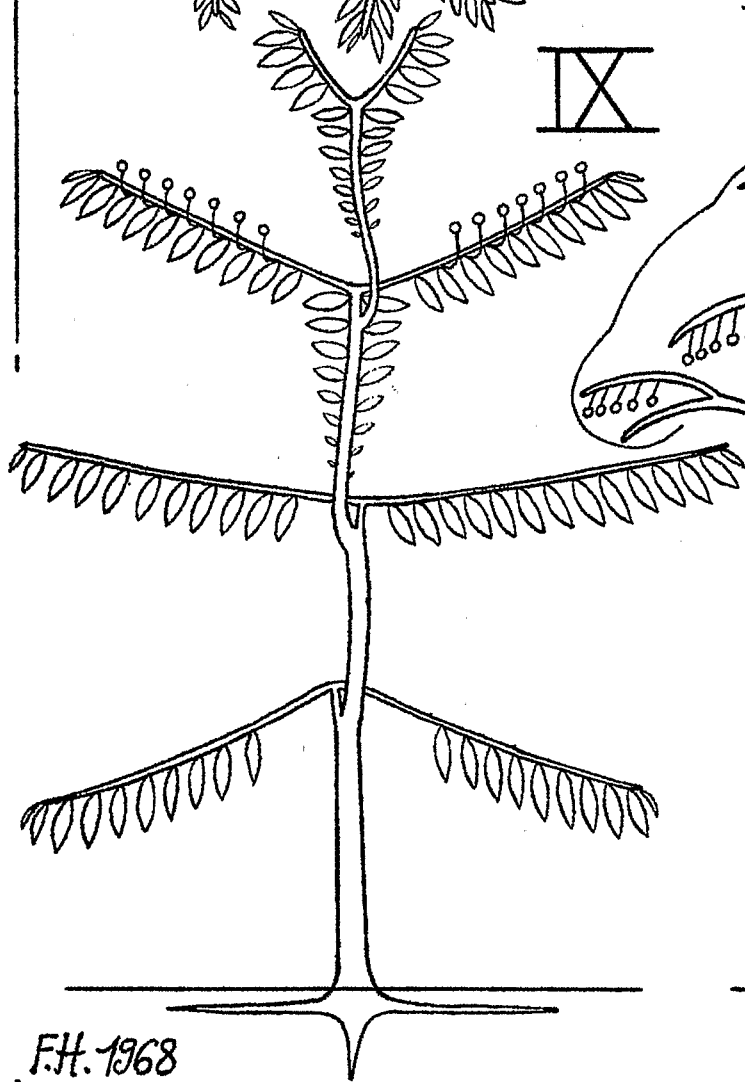
- VIII représente un arbre dont le méristème épicotyle édifie un tronc à phyllotaxie spiralée, portant des branches latérales florifères à phyllotaxie distique. Phyllanthus mimosoides en Amérique, Phyllanthus discoideus et Microdesmis puberula en Afrique, Glochidion laevigatum en Asie (CORNER, 1952) sont de bons exemples de ce type d'organisation.



IV



VII



X

F.H. 1968

- IX représente un type architectural plus rare que les précédents et beaucoup plus complexe. Le méristème épicotyle édifie un article de tronc à phyllotaxie spiralée, puis disparaît de façon brutale et irréversible.

Les méristèmes axillaires des cinq dernières feuilles formées avant cette disparition donnent naissance à un étage de branches horizontales florifères à phyllotaxie distique. Par la suite, un bourgeon latéral de l'axe primaire, situé à peu de distance sous l'étage, assure l'édification d'un nouvel article de tronc, couronné d'un nouvel étage de branches, etc... Anthostema aubryanum en Afrique (ROUX, 1966), Mabea caudata en Amérique, sont construits sur ce modèle.

- X représente un arbre plagiotrope ; tous ses rameaux feuillés, axe épicotyle compris, ont un port horizontal et une phyllotaxie distique. Chez l'espèce africaine Bridelia micrantha, qui est schématisée ici, les inflorescences sont en positions axillaires.

Cette abondance de types architecturaux dans une même famille nous conduit à poser le problème de la signification phylogénétique de ces types. Outre les Euphorbiacées, beaucoup de familles d'arbres tropicaux sont polymorphes : Sterculiacées, Icacinacées, Moracées, Lécythidacées, etc...

e) Polymorphisme au niveau générique :

Nous avons pu mettre en évidence la coexistence de plusieurs types architecturaux différents au sein d'un même genre. Ainsi, les genres Alstonia (Apocynacées), Averrhoa (Oxalidacées), Celtis (Ulmacées), Chrysophyllum (Sapotacées), Theobroma (Sterculiacées), Sapium (Euphorbiacées), présentent chacun deux ou trois architectures différentes.

Si l'aire d'un genre polymorphe s'étend sur plusieurs continents, un lien peut être établi entre l'architecture et la biogéographie ; ainsi, les espèces africaines du genre Chrysophyllum (Sapotacées) relèvent d'un type architectural proche de celui de la figure VIII, alors que l'espèce américaine Chrysophyllum cainito est un arbre plagiotrope typique (figure X). Lorsque la valeur phylogénétique des modèles architecturaux sera comprise, il est clair que de telles observations pourront servir à préciser l'origine géographique du genre Chrysophyllum.

III - CONCLUSIONS

Ces résultats entraînent, on le voit, des implications dans différents domaines de la Botanique, morphologie, phylogénèse et biogéographie en particulier ; il s'agit donc d'un thème de recherches très vaste, et c'est pourquoi nous souhaitons vivement d'entrer en contact avec les botanistes intéressés par une éventuelle collaboration.

Laboratoire de Botanique
du Centre O.R.S.T.O.M.
BP. 20 ABIDJAN
Côte d' Ivoire

Janvier 1968

IV - BIBLIOGRAPHIE

- BRINK, R.A. (1962) - Phase change in higher plants and somatic cell heredity.
Quart. Rev. Biol., 37 : 1-22.
- CHAMPAGNAT, P. (1947) - Les principes généraux de la ramification des végétaux ligneux.
Rev. Hort., 2143 : 335-341.
- COOK, O.F. (1911) - Dimorphie branches in tropical crop plants.
Bull. US. Dept. Agric., 198 : 1-64.
- CORNER, E.J.H. (1949) - The Durian theory or the origin of the modern tree.
Ann. Bot., N.S., 13, 52 : 367-414.
- CORNER, E.J.H. (1952) - Wayside trees of Malaya.
Gov. Print, Singapore, 772p., 228 pl.
- HALLE, F. (1966) - Etude de la ramification du tronc chez quelques fougères arborescentes.
Adansonia, Paris, 6, 3 : 405-424.
- HALLE, F. (1967) - Etude biologique et morphologique de la tribu des Gardéniées (Rubiaceés).
ORSTOM, Mémoire n° 22, Paris, 130p.
- HALLE, F. et MARTIN, R. (1968) - Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (Hevea brasiliensis Müll Arg. Euphorbiacées. Crotonoïdées). (Sous-presse).
- HALLE, N. et HALLE, F. (1965) - Présentation de quelques formes ligneuses simples de la forêt de Bélinga (Gabon)
Biologia Gabonica, 1, 3 : 247-255.

- HESLOP-HARRISON, J. (1967) - Differentiation.
in Annual Review of Plant Physiology, 18 : 325-348.
- HOLDSWORTH, M. (1963) - Intermittent growth of the Mango tree.
J. West. Afr. Sci. Ass., 7, 2 : 163-171.
- HOLTUM, R.E. (1955) - Growth-habits in Monocotyledons. Variations on a theme.
Phytomorphology, 5, 4 : 399-413.
- KWAN-KORIBA (1958) - On the periodicity of tree growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf-fall, and the formation of the resting bud.
Garden's Bull. Singapore, 17, 1 : 11-81.
- LAVARENNE-ALLARY, S. (1965) - Recherches sur la croissance des bourgeons de chêne et de quelques autres espèces ligneuses. Ann. Sci. Forest., Nancy, 22, 1 : 1-203.
- MASSART, J. (1923) - Recherches expérimentales sur la spécialisation et l'orientation des tiges dorsiventrales.
Acad. R. Belg., Mém. Cl. Sci., 5 : 1-55.
- PREVOST, M-F. (1968) - Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. Bull. Soc. Bot. Fr. (sous-presse).
- REES, A.R. (1964) - The apical organization and phyllotaxis of the Oil Palm.
Ann. Bot., N.S., 28, 109 : 57-69.
- ROUX, J. (1966) - Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes ; le concept de rameau plagiotrope.
Thèse, Faculté des Sciences d'Orsay.
- SCARRONE, F. (1965) - Rôle respectif des rythmes endogènes et des facteurs climatiques dans la croissance du Manguier (Mangifera indica L.).
C.R. Acad. Sci., Paris, 260 : 3469-3472.