

Architecture de quelques Apocynacées ligneuses

PAR M. F. PREVOST

Laboratoire de Botanique, Centre ORSTOM Adiopodoumé, B.P. 20, Abidjan.

INTRODUCTION.

Répandue dans toutes les régions intertropicales, la famille des Apocynacées est représentée en Côte d'Ivoire par une vingtaine d'espèces ligneuses ; d'après A. AUBREVILLE (1959), « les lianes, les arbrisseaux ou arbustes grimpants sont de loin les plus abondamment représentés. Les arbres de grande taille sont rares... En revanche, les arbres de moyennes dimensions et les petits arbres sont nombreux ».

La plupart des espèces étudiées sont originaires des régions forestières de l'Afrique de l'Ouest, mais quelques espèces introduites d'Asie, d'Amérique et d'Afrique centrale ont également trouvé place dans cette étude descriptive architecturale.

Les Apocynacées sont caractérisées par la présence de latex, par une phyllotaxie opposée ou verticillée, très rarement alterne et des feuilles dépourvues de stipules.

Cette famille a une grande importance pharmacologique : de nombreux alcaloïdes ont pu être extraits de certaines espèces ; d'autres ont fourni à une certaine époque du caoutchouc, *Landolphia* sp. et surtout *Funtumia elastica* (Preuss) Stapf.

La simple observation nous a permis de différencier des formes en boule (g. *Tabernaemontana*, g. *Plumieria*...) de 5 à 6 mètres de hauteur, des formes sans tronc (g. *Paravallaris*, g. *Rauwolfia*...) à peu près de même taille, et des formes présentant un tronc (g. *Alstonia*, g. *Funtumia*) pouvant atteindre 20 à 40 mètres.

Le développement de toutes ces Apocynacées ligneuses est caractérisé par l'enchaînement indéfini d'articles identiques se succédant par ramification acrotonne.

Nous pouvons définir les articles comme des unités morphogénétiques simples et constantes qui dérivent les unes des autres par un mécanisme sympodial (que le sympode soit linéaire, dans un plan ou dans les trois dimensions de l'espace).

L'article peut donc être considéré comme l'unité élémentaire de l'appa-

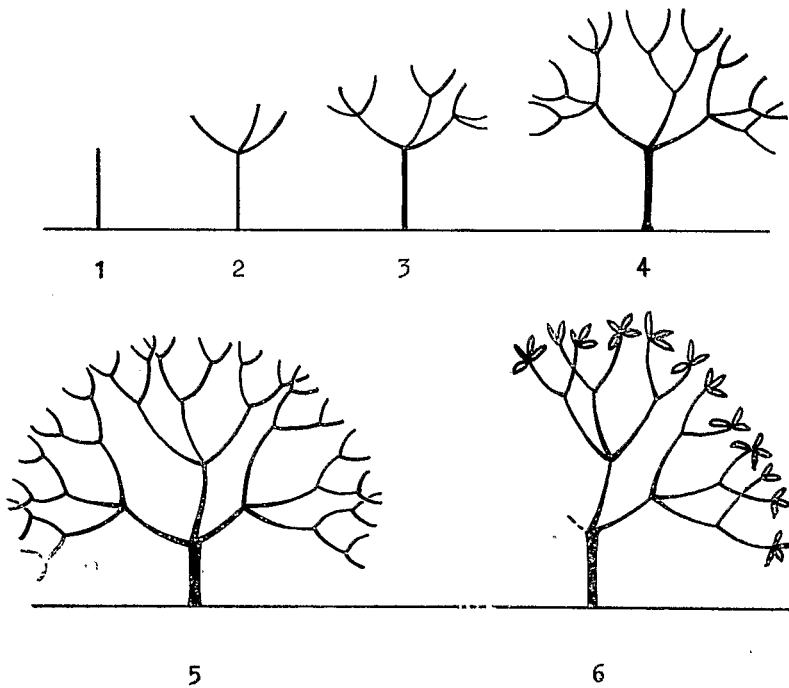
I. — FORMES EN BOULE ET FORMES SANS TRONC.

a) *Plumieria rubra* L.

Originnaire d'Amérique centrale, *Plumieria rubra* L. appelé communément frangipanier, a été introduit à titre ornemental dans toute la zone intertropicale.

D'après les individus observés, cette espèce, haute de 5 à 6 mètres ne différencie pas de tronc : l'axe épicotyle ayant atteint 50 à 60 cm ne s'allonge plus et 2 ou 3 relais acrotones forment les articles d'ordre 2. Chacun de ces axes ayant atteint une certaine taille sera à son tour relayé par les rameaux d'ordre 3.

SCHEMA 1. — Développement végétatif aérien en articles de *Plumieria rubra* L.



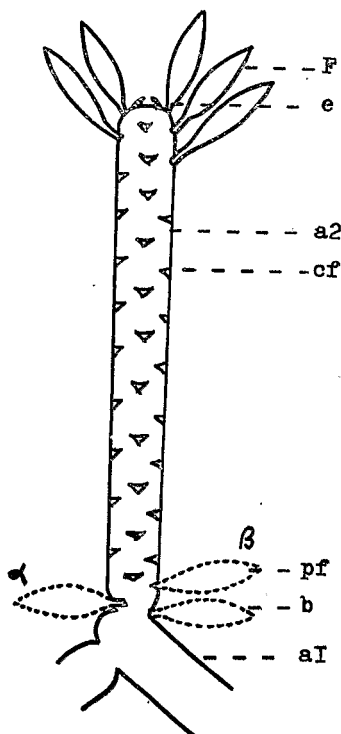
en 6 : localisation des feuilles assimilatrices à la partie terminale des derniers articles émis

Morphologiquement tous les articles émis sont équivalents, on ne peut différencier des rameaux plagiotropes et des rameaux orthotropes (schéma 1).

La structure d'un article d'ordre quelconque est simple mais variable surtout pour la longueur : celle-ci varie de 10 à 60 cm, l'axe épicotyle et les premiers articles lui faisant suite étant les plus longs ; le nombre de feuilles émises peut atteindre 40 (phylloxtaxie spiralee), le méristème

apical différenciant alternativement des feuilles assimilatrices et des écailles protectrices selon un rythme que nous n'avons pu préciser (schéma 2).

SCHEMA 2. — Article végétatif de *Plumieria rubra* L.



F : feuilles assimilatrices terminales sur l'article
 e : écailles entourant le méristème terminal
 cf : cicatrices foliaires
 a1, a2 : articles d'ordre 1, 2
 pf : préfeuilles α , β
 b : bractée axillante

L'arbre perd ses feuilles chaque année. Les feuilles assimilatrices ont une durée de vie limitée ; même en saison humide elles sont rapidement caduques, celles qui persistent étant alors localisées à la région apicale de l'article. Le nombre de relais varie de 1 à 3.

L'inflorescence chez *Plumieria rubra* L. est terminale et au cours de la phase adulte c'est sa formation qui arrête l'allongement de l'article : le déterminisme de l'arrêt méristématique est connu au moins au cours de cette phase.

b) *Voacanga africana* Stapf.

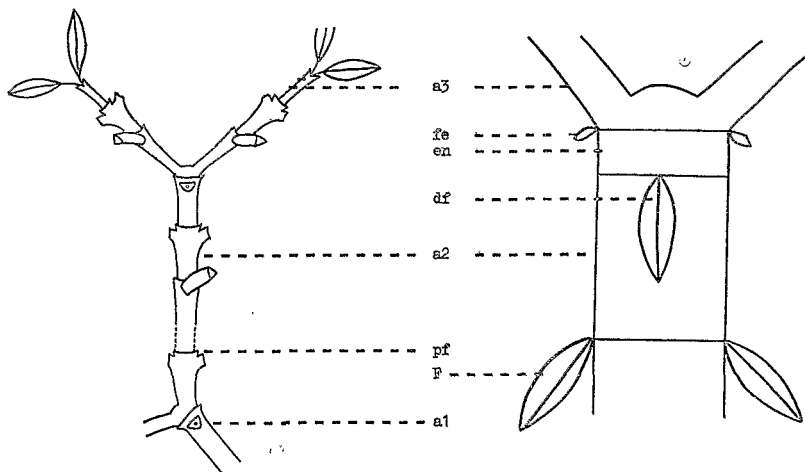
Voacanga africana Stapf. est originaire de la savane arbustive ; c'est une espèce atteignant 5 à 6 m, aux feuilles opposées décussées. Au cours

de la saison sèche elle perd son feuillage ; la floraison a lieu une fois par an, au moment où sont émises les nouvelles feuilles.

L'architecture générale est en tous points comparable à celle de *Plumiera rubra* L. ; l'observation des articles nous montre cependant quelques particularités (schéma 3).

Les articles sont plus courts : 40 à 50 cm en moyenne pour l'épicotyle, 10 à 20 cm pour les suivants ; le nombre de paires de feuilles émises est plus petit (de 4 à 11), mais surtout le nombre de relais devient constant, il est de 2.

SCHEMA 3. — Rameaux végétatifs de *Voacanga africana* Stapf.



Observation macroscopique (a)

Observation microscopique (b)

Les relais sont apparemment extra-axillaires

a1, a2, a3 : articles d'ordre 1, 2, 3.

en : entre-nœud réduit

fe : feuilles réduites à des écailles

F : feuilles assimilatrices opposées décussées

df : dernière paire de feuilles assimilatrices de l'article d'ordre 2

pf : préfeuilles de l'article d'ordre 2.

La présence d'un entre-nœud réduit, masqué par l'anneau stipulaire explique la position des relais axillés par les feuilles-écailles de cet entre-nœud.

La position de ces relais est paradoxale comme l'a souligné G. MANGENOT (1965) pour *Voacanga bracteata* Stapf. ; deux nouveaux rameaux, en position décussée par rapport aux deux feuilles précédentes, assurent le relais de la croissance.

L'observation précise de la partie terminale d'un article nous a montré la présence d'un entre-nœud extrêmement réduit et masqué par l'anneau stipulaire de la dernière paire de feuilles assimilatrices (schéma 3a et 3b). Cet entre-nœud porte deux feuilles réduites à des écailles, comme si le méristème, ralenti dans son développement était devenu incapable de former une nouvelle paire de feuilles assimilatrices.

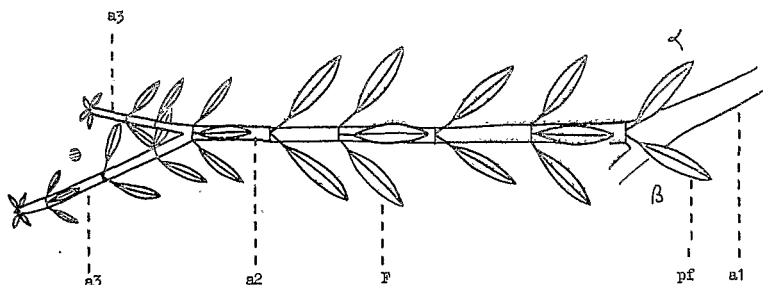
La position d'apparence extra-axillaire des 2 relais s'explique donc par la présence d'un entre-nœud réduit dont les feuilles-écailles axillent les relais.

c) *Tabernaemontana crassa* Benth.

A. AUBREVILLE (1959) décrit les *Tabernaemontana* comme « des arbustes ou des petits arbres ». Leur taille peut atteindre une dizaine de mètres et G. MANGENOT (1965) parle de leur « frondaison dense en boule ».

La structure de l'article élémentaire de *Tabernaemontana crassa* Benth. est plus simple que celle des espèces déjà vues : le nombre de paires de feuilles est constant ; il est de 4 en phase végétative et souvent en phase sexuelle. L'axe épicotyle et les tout premiers articles possèdent souvent plus de 4 paires de feuilles assimilatrices, mais ce nombre va devenir presque constant.

L'inflorescence terminale interrompt l'allongement de l'article : 2 relais, le nombre est également constant, apparemment extra-axillaires poursuivent le développement. Leur position paradoxale s'explique comme pour *Voacanga africana* Stapf., par la présence d'un entre-nœud réduit.

SCHEMA 4. — Rameaux végétatifs de *Rauwolfia vomitoria* Afzel.

a1, a2, a3 : articles d'ordre 1, 2, 3.

a3 : des deux relais a3, le plus développé est issu de la face inférieure de l'article a2 (développement hypotone)

F : verticille de feuilles assimilatrices

pf : verticille de préfeuilles de l'article d'ordre 2.

d) *Rauwolfia vomitoria* Afzel.

Rauwolfia vomitoria Afzel. est « un arbuste buissonnant... petit arbre atteignant 12 m de haut et 0,40 m de diamètre » (AUBREVILLE 1959).

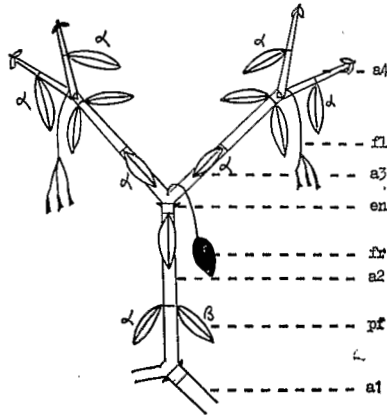
Cette espèce présente une phyllotaxie verticillée, chaque verticille étant constitué de 3 à 5 feuilles (schéma 4). Le nombre de relais varie de 2 à 4 et ceux-ci sont axillés par un verticille de feuilles-écailles ; le nombre de verticilles de feuilles par article varie de 4 à 10.

e) *Tabernanthe iboga* Baill.

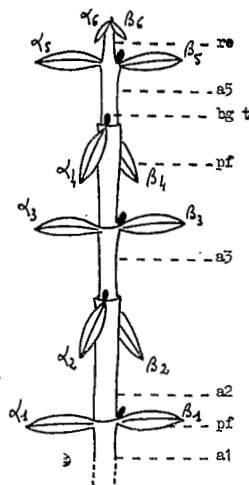
Tabernanthe iboga Baill., appelé iboga en Afrique centrale d'où il est originaire, a été introduit en Afrique de l'Ouest pour ses propriétés pharmacodynamiques.

L. DUBOIS (1955) le décrit comme un « arbrisseau de 1 à 1,5 m de hauteur, à grosse racine pivotante..., à rameaux grêles, ...à ramifications dichotomiques ».

L'article élémentaire a une structure beaucoup plus précise que ne l'était celle des espèces précédentes. Chaque article porte 3 entre-nœuds,

SCHÉMA 5. — Rameaux florifères de *Tabernanthe iboga* Baill.

a1, a2, a3, a4 : articles d'ordre 1, 2, 3, 4.
 pf α β : préfeuilles de chaque article
 fl : inflorescence
 fr : infrutescence
 en : entre-nœud réduit portant deux écailles.

SCHÉMA 6. — Rameaux végétatifs de *Paravallaris microphylla* Pitard.

a1, a2, a3, a4, a5 : articles d'ordre 1, 2, 3, 4, 5.
 re : relais (ou article d'ordre 6) issu du développement de l'axillaire de α_5

soit une paire de préfeuilles, une paire de feuilles et une paire de feuilles-écailles (schéma 5).

Chaque entre-nœud mesure de 5 à 7 cm, la longueur totale d'un article excède rarement 15 cm. Le nombre de relais est toujours égal à 2 et leur position d'apparence extra-axillaire s'explique comme précédemment.

f) *Paravallaris microphylla* Pitard.

Paravallaris microphylla Pitard est originaire de l'Asie du sud-est ; c'est un arbuste de quelques mètres dont les articles sont encore plus réduits que ceux de *Tabernanthe iboga* Baill. : ils ne portent qu'une paire de feuilles assimilatrices qui sont donc des préfeuilles au point de vue morphologique (schéma 6).

Un seul relais par article poursuivra le développement : c'est un des axillaires des préfeuilles qui donnent naissance au relais, le second demeurant latent ; il arrive cependant que cet axillaire se développe, la ramification forme alors une fourche.

Chez ces Apocynacées en boule et sans tronc, on ne trouve aucune différenciation en axes plagiotropes et axes orthotropes : les rameaux demeurent obliques. D'autres Apocynacées ligneuses présentent cette différenciation, elles possèdent un véritable tronc ; c'est leur description que nous allons maintenant aborder.

II. — ARBRES PRÉSENTANT UN VÉRITABLE TRONC.

Ces formes sont rares parmi les Apocynacées de Côte d'Ivoire ; à côté de l'Emien (*Alstonia congensis* Engl.) nous pouvons citer *Funtumia elastica* (Preuss) Stapf. ; nous étudierons également deux espèces introduites, *Alstonia macrophylla* Wall. d'origine malaise et *Alstonia constricta* d'origine australienne.

a) *Alstonia macrophylla* Wall.

E. J. H. CORNER (1952) le décrit comme un arbre d'une vingtaine de mètres, fréquent dans les forêts secondaires de Malaisie jusqu'en Nouvelle-Guinée ; ses feuilles sont verticillées par 4 ou 5, mais surtout c'est un arbre à étage ou « pagoda-tree ».

Comment est édifié le tronc ? (schéma 7).

L'axe épicotyle n'assure pas la formation du tronc tout au long de la vie de l'arbre ; après avoir émis un certain nombre de rameaux plagiotropes (3 ou 4), son méristème interrompt tout fonctionnement. Un des rameaux demeurés horizontaux, tend peu à peu à devenir vertical et formera le relais du tronc.

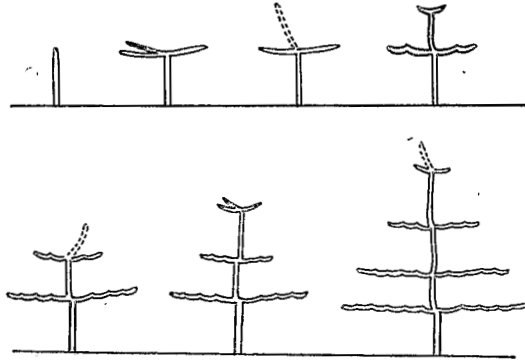
Le développement du tronc chez *Alstonia macrophylla* Wall. est donc de type sympodial.

A une seconde émission de rameaux plagiotropes (le second étage) fait suite un arrêt du méristème de l'article qui leur a donné naissance ; seul l'axe épicotyle est donc véritablement orthotropé ; le tronc est formé par la succession d'axes plagiotropes qui se différencient secondairement en axes orthotropes.

b) *Alstonia constricta*.

Alstonia constricta est un arbre d'origine australienne, à phyllotaxie opposée décussée. Le méristème terminal de l'épicotyle, après avoir

SCHEMA 7. — Développement végétatif d'*Alstonia macrophylla* Wall.
(en pointillés le rameau plagiotope devenant orthotrope)



SCHEMA 8. — Développement végétatif aérien d'*Alstonia constricta*,

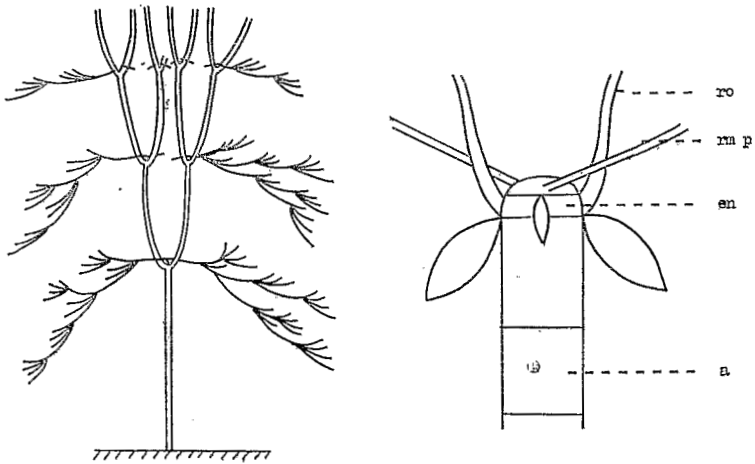


Schéma général d'*Alstonia constricta*

ramification de l'axe épicotyle

r o : rameaux orthotropes (ou relais) axillés par l'avant-dernière paire de feuilles

m p : rameaux plagiotropes axillés par la dernière paire de feuilles

a : axe épicotyle

en : dernier entre-nœud de l'épicotyle.

édifié un axe d'une cinquantaine de centimètres, arrête son fonctionnement.

Les 2 dernières paires de feuilles émises avant cet arrêt présentent entre elles un entre-nœud extrêmement réduit et forment ainsi un pseudover-ticille ; on les distingue facilement, la paire foliaire supérieure ayant une taille plus petite et pouvant parfois être réduite à des écailles.

De ce pseudo-verticille naissent 2 types de rameaux :

— des axillaires de la paire foliaire inférieure naissent les relais ortho-tropes,

— des axillaires de la paire foliaire supérieure naissent les 2 rameaux plagiotropes.

Chaque relais orthotrope reproduit le développement de l'axe épicotyle en donnant naissance, à chaque arrêt méristématique à 2 axes plagio-tropes et 2 relais orthotropes. Le nombre d'axes orthotropes va donc en augmentant à mesure que l'arbre grandit ainsi que le montre le schéma 8.

Les axes plagiotropes sont formés d'une succession d'articles de 8 à 13 entre-nœuds, le dernier étant toujours réduit : à l'arrêt du méristème terminal fait suite le développement des axillaires des 2 dernières paires de feuilles, les 4 rameaux émis étant équivalents ; on constate toutefois un développement hypotone, les rameaux issus des bourgeons situés à la face inférieure étant les plus développés.

c) *Alstonia congensis* Engl.

Espèce de forêt sempervirente comme de forêt semi-décidue, *Alstonia congensis* Engl. est commune à toute l'Afrique de l'ouest. A. AUBREVILLE (1959) en parle comme d'un « très grand arbre atteignant 40 mètres de haut et un mètre de diamètre. Le fût est cylindrique, très droit, insensiblement élargi à la base en contreforts lui donnant un aspect de colonnades accolées ». Il ne signale pourtant pas le port en étages si caractéristique de l'Emien.

Alstonia congensis Engl. présente des axes morphologiquement différenciés (schéma 9) :

— un tronc orthotrope,

— des rameaux plagiotropes constituant les étages

L'axe épicotyle, après avoir formé le premier étage plagiotrope (les rameaux sont axillés par des feuilles-écailles) arrête son développement. Un bourgeon sous-jacent (c'est un axillaire d'une des feuilles du dernier verticille de feuilles assimilatrices) donne naissance à un axe orthotrope, relais du tronc en formation. Ce relais s'allonge sans se ramifier pendant un certain temps, puis émettra des axes plagiotropes formant le second étage, etc...

Un troisième puis un quatrième relais orthotrope, par différenciation d'un bourgeon axillaire sous-jacent à l'étage, poursuivent l'édification du tronc.

Le relais orthotrope n'apparaît pas immédiatement après l'émission de l'étage ; les rameaux plagiotropes ont déjà formé de 4 à 5 articles successifs avant que ne soit visible le relais : au moment où l'arbre s'étale en largeur il ne s'accroît pas en hauteur.

Chaque article plagiotrope porte plusieurs verticilles opposés de 5 à 8 feuilles ; les ramifications apparaissent à l'aisselle de feuilles-écailles, leur nombre varie de 3 à 4. Les articles issus de bourgeons situés à la face

de feuilles assimilatrices, la phyllotaxie de *Funtumia elastica* est, en effet, opposée décussée et cette espèce ne présente pas d'entre-nœud réduit.

Le relais de l'axe épicotyle orthotrope est formé par un bourgeon sérial de cette même paire de feuilles (schéma 10) ; il arrive que chacun des bourgeons des aisselles terminales se développe, un seul relais pourtant persistera, l'autre étant déjeté de côté.

Les ramifications latérales plagiotropes ont une structure précise : chaque rameau est formé d'une succession d'articles élémentaires ; la longueur de l'article est comprise entre 5 et 10 cm et une seule paire de feuilles est émise par article.

La réduction de l'article est donc aussi poussée que chez *Paravallaris microphylla* Pitard.

Les relais d'ordre suivant proviennent du développement d'un des 2 axillaires de la paire de préfeuilles ; le bourgeon terminal est rejeté latéralement celui de l'autre aisselle demeurant latent. Au cours de la phase adulte, le méristème terminal donne naissance à l'inflorescence qui est bientôt rejetée sur le côté par suite du développement du relais.

La notion d'article comme unité de base du développement végétatif aérien de toutes ces Apocynacées ligneuses peut donc être considérée comme fondamentale au sein de cette famille, pour les formes sans tronc comme pour celles présentant un tronc.

Ces arrêts successifs dans la croissance des ébauches, cette durée de vie limitée des méristèmes, posent quelques problèmes morphogénétiques que nous pouvons maintenant aborder.

III. — PROBLÈMES MORPHOGÉNÉTIQUES.

a) Relation entre les formes sans tronc et les formes présentant un tronc.

L'observation immédiate nous avait permis de différencier parmi les Apocynacées ligneuses, des formes en boule, sans tronc, et des formes présentant un véritable tronc et pouvant atteindre de très grandes dimensions (jusqu'à 40 m chez *Alstonia congensis* Engl.).

Mais, malgré des différences physiologiques considérables, des relations morphologiques étroites existent entre ces deux types, de sorte que le passage de l'un à l'autre a pu se faire sans modifications génotypiques très profondes.

Il suffit, pour s'en convaincre, de comparer deux à deux les espèces

SCHÉMA 11. — Relations entre les formes sans tronc et les formes présentant un tronc.

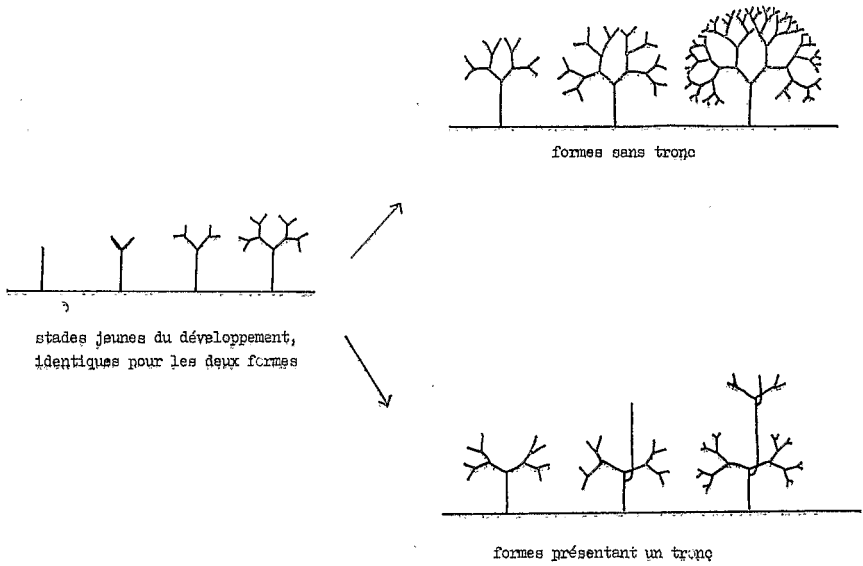


TABLEAU I. — Différents types d'articles rencontrés chez les Apocynacées ligneuses.

<p>I</p> <p>article de grande dimension, grand nombre de feuilles, 1 à 3 relais</p> <p><i>Eleutheria rubra</i> L.</p>	<p>III</p> <p>article de dimension moyenne, nombre de feuilles variable, 2 à 4 relais</p> <p><i>Rauwolfia yuccifolia</i> Ait., <i>Alstonia obovata</i> Engl.</p>	
<p>II</p> <p>article de grande dimension, nombre de feuilles plus petit, 2 relais</p> <p><i>Voucania africana</i> Stapf, <i>Tabernaemontana crassa</i> Benth.</p>	<p>IV</p> <p>article court, petit nombre fixe de feuilles, 2 relais</p> <p><i>Tabernaemontana iboga</i> Baill.</p>	<p>V</p> <p>article réduit, une paire de préfeuilles, un relais</p> <p><i>Canavallaria microphylla</i> Pitard <i>Puntania elastica</i> (Pavson) Stapf</p>

amorcée pendant la phase de jeunesse s'arrête précocement et se reporte vers l'axe épicotyle qu'elle prolonge par un mécanisme sympodial donnant naissance au tronc ; l'accroissement en largeur se poursuit par ramification sympodiale des axes plagiotropes.

b) *Différents types d'articles rencontrés chez les Apocynacées ligneuses.*

La notion d'article, fondamentale chez les Apocynacées ligneuses, ne doit cependant pas être considérée comme un critère trop précis : nous en avons vu les variations importantes au sein d'une même espèce, tant par la taille que par le nombre de feuilles émises et celui des relais.

Nous avons cependant envisagé une comparaison physiologique sous la forme d'un tableau de schémas (Tableau I). Il existe une progression très sensible dans la structure de ces différents articles, depuis des formes de grande taille à grand nombre de feuilles variable et à plusieurs relais, jusqu'à d'autres où ce nombre s'est réduit et devient constant (1 paire de feuilles et 1 relais).

CONCLUSION.

L'étude du développement des Apocynacées ligneuses ne semble pas avoir été souvent abordée, seules des études systématiques ont été effectuées jusqu'ici par les botanistes (A. AUBREVILLE (1959), M. PICHON (1948)...).

Cette famille présente cependant un mode de croissance très particulier, peu connu pour les végétaux des pays tempérés : le *développement par articles*. L'appareil végétatif aérien de ces Apocynacées se présente comme une succession indéfinie d'articles identiques, issus les uns des autres par ramification sympodiale acrotone.

Si nous avons pu différencier des formes en boule et des formes avec tronc, cette séparation n'est qu'un aspect physiologique de la question et le passage d'une forme à l'autre s'explique facilement. Les formes en boule ne possèdent pas de tronc, elles sont formées d'articles identiques demeurant obliques et se relayant par des fourches successives.

Le tronc apparaît :

— soit par redressement d'une des ramifications qui devient orthotrope,

— soit par formation d'un axe orthotrope après différenciation d'un des bourgeons sous-jacents à l'étage plagiotrope.

La notion d'article est la conséquence de l'arrêt d'un méristème axial qui interrompt son fonctionnement sans jamais le reprendre : il s'agit donc d'un mécanisme totalement différent du *flush* bien connu chez l'Hévéa.

Mais ce mode de développement n'est pas particulier aux Apocynacées, nous le rencontrons dans d'autres familles (Rubiacees, Combrétacées, Lécythidacées) et chez certaines plantes industrielles comme le Manioc ou le Cotonnier (Y. ARTIMS 1966).

Jusqu'à maintenant le déterminisme de ces arrêts est inconnu, du moins au cours de la phase végétative ; on ne peut faire intervenir les variations des conditions climatiques, ces plantes étant représentées dans la zone intertropicale où les facteurs écologiques sont les moins variables, il s'agit là d'un *rythme endogène*.

BIBLIOGRAPHIE.

- ATTIMS (Y.), 1966. Étude de la morphogénèse de quelques espèces du genre *Gossypium*. Rapport ORSTOM.
- AUBRÉVILLE (A.), 1959. La flore forestière de la Côte d'Ivoire. Tome III, deuxième édition CTFT. Nogent-sur-Marne.
- CORNER (E. J. H.), 1952. Wayside trees of Malaya, second edition, Tome I et II.
- DALZIEL (J. M.), 1957. The useful plants of West Tropical Africa. Londres. The White-friers Press Ltd, p. 365-385.
- DUBOIS (L.), 1955. *Tabernanthe iboga* Baillon. *Bull. Agricole Congo Belge*, XLVI, n° 4, août, 305-329.
- HUTCHINSON (J.) and DALZIEL (J. M.), 1963. Flora of West Tropical Africa. Second edition, Vol. II.
- MANGENOT (G.), 1955. *Icones Plantarum Africanarum*, fascicule 7, n° 152, *Conopharyngia durissima* Stapf. = (*Tabernamontana*) et n° 168, *Voacanga bracteata* Stapf. IFAN, Dakar.
- PICHON (M.), 1948. Classification des Apocynacées : IX Rauwolfiées, Alstoniées, Allamandées et Tabernaemontanées. *Mém. Muséum Nat. Hist. Nat., N. S.*, XXVII, fascicule 6, 153-252.
- TROLL (W.), 1937. *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Bd. I, I Teil, Berlin.

Bot.

BULLETIN
DE LA
SOCIÉTÉ BOTANIQUE
DE FRANCE

FONDÉE LE 23 AVRIL 1854 ET RECONNUE COMME ÉTABLISSEMENT
D'UTILITÉ PUBLIQUE PAR DÉCRET DU 17 AOUT 1875.

Publication subventionnée par le Centre national de la Recherche Scientifique.

Tome 114

EXTRAIT

Prévost (M.F.)

4, Avenue de l'Observatoire
PARIS (VI^e)

1967

2429