

CENTRE ORSTOM DE CAYENNE

TEXTE

APERÇU SUR LA STRUCTURE DES PNEUMATOPHORES
DE 2 ESPECES DES SOLS HYDROMORPHES :

Mauritia flexuosa L. et

Euterpe oleracea Mart. (PALMAE)

GENERALISATION AU SYSTEME RESPIRATOIRE RACINAIRE D'AUTRES PALMIERS

RAPPORT DE STAGE

Jean-Jacques de GRANVILLE
1969.

AVERTISSEMENT

Il nous a paru nécessaire, avant toute chose, de préciser, à l'intention du lecteur, que cette étude n'est qu'une mise au point provisoire, en décembre 1969, de nos recherches concernant l'appareil respiratoire racinaire des palmiers. Nous avons en effet l'intention de poursuivre ce travail pendant quelque temps encore, de nombreux points méritant d'être approfondis, notamment :

- l'étude histologique et cytologique fine de certains tissus (aérenchyme en particulier) : le matériel nécessaire à cette étude - microtome et étuves - ayant été livré en novembre seulement, nous avons dû nous contenter pour le présent rapport et les photos qui l'accompagnent, de coupes grossières faites à la main.

- des expériences concernant la physiologie de la respiration (quantité et qualité des échanges gazeux) et de la croissance.

- l'élargissement de ces observations à un plus grand nombre d'espèces, dans un cadre dépassant celui de la Guyane. Nous espérons, pour cela, la collaboration d'autres Centres O.R.S.T.O.M.

INTRODUCTION

Nombreux sont les botanistes qui se sont intéressés ou s'intéressent aux palmiers. Peu d'entre eux, cependant, se sont penchés sur leur système racinaire. C'est une des raisons qui nous a incité à aborder ce sujet presque neuf.

Une autre raison, la principale sans doute, fut la découverte, au cours de nos missions dans la forêt guyanaise, de pneumatophores chez Euterpe oleracea Mart. puis, Mauritia flexuosa L., deux espèces chez lesquelles on n'avait encore jamais décrit de tels types de racines aériennes, extrêmement communes pourtant. Qui plus est, jusqu'ici, les auteurs ne parlent que fort peu de pneumatophores chez les palmiers, en général.

Enfin, la troisième raison de notre intérêt apparut lorsque nous avons commencé à observer de près ces pneumatophores : d'une part, leur structure était tout à fait différente chez les deux espèces précitées, d'autre part, elle ne ressemblait à rien qui fut déjà signalé chez les pneumatophores des dicotylédones fréquemment étudiés, à savoir les pneumatophores classiques, à lenticelles, les mieux connus.

Nous avons donc entrepris l'étude détaillée de ces 2 espèces en nous efforçant aussi d'élargir nos observations à d'autres palmiers afin d'en tirer une règle générale.

L'abondance des illustrations photographiques est destinée à bien concrétiser, aux yeux du lecteur, l'aspect des structures dont il est question.

HISTORIQUE

Les racines aériennes, échasses, pneumatophores dressés ou genouillés qui caractérisent nombre de formations marécageuses tropicales ont, depuis fort longtemps, intrigué et attiré les botanistes qui ont entrepris l'étude des espèces les plus répandues :

E. WARMING (1883) s'est intéressé au palétuvier, Rhizophora mangle, dont il donne les caractéristiques sur de nombreux plans : croissance, reproduction, morphologie, anatomie ... Après les travaux de A. PITOT (1951 et 1958) sur les racines échasses du palétuvier, les radicelles capillaires de cette même espèce ont été décrites tout récemment par Y. ATTIMS et G. CREMERS (1967).

Avicennia a donné lieu à plusieurs notes parmi lesquelles celles de H. SCHENCK (1889) puis de V.J. CHAPMAN (1944) qui publie une étude morphologique et anatomique détaillée des pneumatophores de A. nitida ainsi que des dispositifs de mesure d'échanges gazeux.

Après les travaux de K. GOEBEL (1886) sur les racines respiratoires de Sonneratia, une étude longue et complexe, étayée de nombreux calculs, a été entreprise sur ce même genre par W. TROLL et O. DRAGENDORFF (1931).

Des plantes moins connues ont aussi retenu l'attention des botanistes : P. GROOM et S.E. WILSON (1925) s'intéressent aux pneumatophores (anatomie essentiellement) de Amoora, Carapa et Heretiera. Les pneumatophores de Taxodium distichum ont été étudiés par E. HOFMAN (1927), ceux de Mitragyna stipulosa par J. Mc. CARTHY (1962).

Les racines respiratoires du cyprès ont fait l'objet de plusieurs publications : H. KURTZ et H. DEMAREE (1934),

P.J. KRAMER, W.S. RILEY et T.T. BANNISTER (1952), L.A. WHITEFORD (1956)

En 1940, le japonais Y. OGURA tente d'établir une classification en 7 types principaux (basée sur la morphologie) de tous les pneumatophores connus.

Bien d'autres travaux encore ont été entrepris sur la physiologie de la mangrove, la structure des racines respiratoires en général, les mesures d'échanges gazeux etc... On peut citer : W.P. WILSON (1889), WIELER (1898), WESTERMAIER (1900), SCHOUTE (1910), F.C. von FABER (1923), P.F. SCHOLANDER, L. van DAM et S.I. SCHOLANDER (1955) ...

En ce qui concerne les palmyers, les études portant sur l'appareil racinaire sont beaucoup plus limitées :

Dès 1887 pourtant, L. JOST, dans ses recherches sur les organes respiratoires des végétaux, signale la présence de petites plaques et verrues "farineuses" sur les racines à géotropisme négatif ainsi qu'à la base des radicelles de Pandanus et de plusieurs genres de palmyers : Phoenix, Livistona, Pritchardia, Kentia, Chamaedorea, Caryota, Thrinax. Ayant prouvé, par des expériences de porosité, le rôle que ces organes peuvent jouer dans la respiration, il les qualifie de pneumatodes. Ses études approfondies sur Phoenix et Livistona l'amènent à décrire le tissu lâche des pneumatodes qui serait relié au parenchyme cortical (mêlé de fibres de sclérenchyme) soit directement (pneumatodes entourant la base des radicelles de Phoenix), soit par l'intermédiaire d'une couche sclérenchymateuse mince, à cellules divisées tangentielllement, mortes et contenant de l'air. De toute façon, au niveau des pneumatodes, il n'y a plus ni rhizoderme, ni gaine sclérenchymateuse hypodermique épaisse. Les cellules du tissu lâche forment entre elles de nombreuses et larges lacunes et ont leur paroi garnie, à l'extérieur, de petites "verrues".

G.L. GATIN (1907) reprend les observations de JOST non seulement sur les racines mais aussi sur le pétiole et la gaine

du cotylédon des germinations de certains palmiers. Il démontre aussi que de telles formations n'ont pas une origine tératologique, comme JOST l'avait supposé à partir d'observations faites uniquement "in vitro". Chez Borassus flabelliformis, il retrouve des pneumatodes identiques à ceux décrits par JOST sur Phoenix : ce sont, d'une part, des plaques granuleuses allongées sur les racines principales, d'autre part, des manchons entourant la base hypertrophiée des radicules, enfin, de petites plaques situées sur le pétiole et la gaine cotylédonaires, à la germination. Dans les trois cas, l'anatomie est la même. Il distingue, au niveau d'un pneumatode, de l'intérieur vers l'extérieur :

1) Le parenchyme cortical, contenant des sclérites (remplacent la couche continue de sclérenchyme hypodermique qui existe là où il n'y a pas de pneumatode et qui fait défaut au niveau des organes respiratoires).

2) à la limite de ces sclérites, une "assise génératrice diffuse", couche de "raccord" caractérisée par des cellules minces où se produisent des cloisonnements tangentiels lors de la formation de la "plaque farineuse" (à l'origine du gonflement du pneumatode). Les cellules les plus externes de cette couche se sclérifient.

3) Plusieurs couches d'éléments qui se sclérifient uniquement au niveau des pneumatodes.

4) Une couche de fibres sclérifiées et subérisées, à paroi épaisse, s'exfoliant plus ou moins.

5) Le rhizoderme qui s'exfolie ainsi que les 2 ou 3 couches d'éléments minces sous-jacents qui ont augmenté de volume et sont repoussés vers l'extérieur.

Des structures tout à fait semblables se retrouvent sur le pétiole cotylédonaire des germinations d'Hyphaene, de Latania et de Lodoicea seychellarum, espèces également étudiées par GATIN. L'auteur insiste sur la nature secondaire de ces organes.

particulièrement bien mise en évidence chez Hyphaene coriacea où il existe une assise génératrice formant un périderme scléreux et qui se trouve en continuité avec l'assise génératrice diffuse des "plaques farineuses". Enfin, GATIN propose de remplacer le terme de pneumatodes, donné par JOST à ces organes, par celui de "lenticelles primitives".

En 1921 est publiée l'œuvre de Mlle. M. ERNOULD intitulée "Recherches anatomiques et physiologiques sur les racines respiratoires" qui porte sur plusieurs espèces : Bruguiera gymnorhiza, Avicennia officinalis, Sonneratia acida, mais aussi deux palmiers : Raphia laurentii et Metroxylon sagus, dont les racines forment des pneumatophores, plus grands et massifs chez la première espèce que chez la seconde, mais de structures identiques. L'auteur mentionne l'existence de pneumatodes en anneaux, d'aspect granuleux, qui font le tour complet des pneumatophores à plusieurs niveaux. Du point de vue anatomique, les racines présentent un parenchyme cortical où rayonnent de vastes espaces intercellulaires, entouré d'une gaine rigide de sclérenchyme, puis de 2 couches de cellules à paroi mince dénommées hypoderme par Mlle. ERNOULD. Le rhizoderme est fortement cutinisé et l'apex recouvert d'une coiffe épaisse. Au niveau d'un pneumatode, la partie la plus externe du parenchyme cortical présente des cellules à cloisonnement tangentiel (assise génératrice diffuse de GATIN). On rencontre ensuite, de l'intérieur vers l'extérieur, une couche de sclérenchyme à cellules laissant entre elles de très petits méats, puis une ou deux couches de cellules allongées, ornées de petites "verrues" et formant un tissu lâche, très lacuneux.

Si l'on compare les observations de GATIN et de Mlle. ERNOULD, on s'aperçoit que, malgré quelques petites différences

de structure, on retrouve globalement les mêmes tissus dans les deux cas à savoir, au-dessous d'un pneumatode, à l'extérieur du parenchyme cortical :

- une assise génératrice diffuse à cloisonnements tangentiels,
- une zone sclérifiée (mince sous le pneumatode, épaisse ailleurs) plus ou moins subérisée vers l'extérieur, selon GATIN,
- un tissu lâche à cellules ornementées qui repousse le rhizoderme et les deux assises sous-jacentes de cellules parenchymateuses.

Mlle ERNOULD réalise une expérience de culture de Livistona australis dans des sols plus ou moins riches en eau qui lui permet de déduire que la formation de pneumatophores et l'intensité du développement du système racinaire est un phénomène d'accommodation au milieu. En effet, dans les sols non asphyxiants seulement, les jeunes palmiers ne forment guère de pneumatophores. Nous verrons ultérieurement que nos observations ne confirment pas toujours cette hypothèse.

J.O. WRIGHT (1951) qui étudie le système racinaire d'Elaeis guineensis ne fait cependant pas état de pneumatodes bien que cette espèce présente des racines secondaires à géotropisme négatif.

T.A. DAVIS (1959, 1961) parle de petites protubérances blanches sur les racines principales et secondaires du cocotier et les qualifie de pneumatophores.

Enfin, dans son étude sur les palmiers, E.J.H. CORNER (1966) mentionne la présence de petites racines respiratoires (pneumatodes) courtes et aigües sur les racines principales les plus superficielles de Cocos nucifera. D'autres genres, toujours selon CORNER, présentent également de tels organes : Elaeis, Oncosperma, Phoenix et Raphia mais pas, semble-t-il, Nipa qui pourtant est un palmier des marécages par excellence.

TECHNIQUES

Les méthodes d'étude histologique que nous avons utilisées sont extrêmement sommaires, les coupes ayant été faites à la main, sur un petit microtome de Ranvier :

Mise en évidence de la lignine : coloration très classique à la phloroglucine en solution alcoolique suivie d'un passage dans l'acide chlorhydrique pur.

Mise en évidence de la subérine : comme la cutine, elle n'est pas dissoute par l'acide sulfurique concentré ni par l'acide chromique à 50 %.

Mise en évidence de l'amidon : coloré en brun violacé par le Lugol.

Mise en évidence des tannins : ils sont colorés en rouge-vif après un passage dans la vanilline alcoolique puis dans l'acide chlorhydrique pur.

MAURITIA FLEXUOSA

I. MORPHOLOGIE :

1 / Généralités :

Dans la zone côtière de Guyane, partout où prédominent les sols hydromorphes, le long des fleuves, des étendues d'eau calme, dans les savanes marécageuses, se dressent de grands palmiers aux feuilles digitées (cas rare en Guyane) portant de longues folioles, au stipe massif et rectiligne. Leur physiologie rappelle beaucoup celle des "rôniers" (Borassus flabellifer) d'Afrique, sans toutefois présenter l'épaississement du stipe caractéristique de cette espèce. Ce sont des "palmiers bâche", Mauritia flexuosa L. (planches I-A et VIII-A). Leurs fruits ovoïdes, rougeâtres et recouverts d'écailles (sous-famille des Lepidocaryoidae) sont également fort reconnaissables. On les trouve fréquemment rejetés par la mer, sur les plages, avec les jeunes plantules d'Avicennia.

A la base du palmier, dans un rayon de 2 mètres environ autour du stipe, s'étale un tapis très dense de petits pneumatophores brunâtres, dressés, grêles, ramifiés, qui évoquent un véritable paillason (planches VIII - C et IX - A). Au delà de cette zone, la densité des pneumatophores diminue au fur et à mesure qu'on s'éloigne de l' "arbre".

2/ Le système racinaire :

Si l'on déterre un pneumatophore, on s'aperçoit qu'il s'insère sur une racine horizontale naissant de la base du palmier. D'autre part, le pneumatophore lui-même porte, à sa partie inférieure, de petites radicules absorbantes.

a) Les racines horizontales (racines d'ordre I) :

Elles prennent naissance à la base du stipe, rarement au-dessus du sol, sauf pour les individus poussant dans des endroits fréquemment inondés ou sur le bord des rivières, dans la zone de balancement des marées. Dans ce cas, elles forment un manchon qui remonte plus ou moins le long du stipe - jusqu'à 50 cm. (planche IX - A). A ce niveau, leur section est sensiblement circulaire. Leur géotropisme est positif jusqu'à une profondeur sans doute variable en fonction de la nature du sol et de son degré d'hydromorphie : dans une savane, sur pégasse, nous avons relevé une profondeur moyenne de 20 cm. au-dessous de la surface du sol de la nappe de racines horizontales rayonnant autour du palmier. Ces racines semblent peu ramifiées et atteignent une longueur considérable (40 m.), sans changer notablement de diamètre : dans cette même savane, nous avons pu observer des pneumatophores jusqu'à plus de 35 mètres du palmier auquel ils appartiennent (naturellement, à cette distance, leur densité est très faible), ce qui porte à 5.000 m² la surface de sol occupée par le système racinaire horizontal. On imagine alors la complexité et l'intrication des appareils racinaires des différentes espèces poussant dans une formation marécageuse dense. A 30 mètres de leur origine, les racines ne sont plus cylindriques mais aplaties dorsiventralement et pourvues de crêtes latérales

longitudinales (planche X - A et B). Elles ont, à ce stade, acquis une véritable plagiotropie.

b) Les pneumatophores (racines d'ordre II) :

Ce sont des racines orthotropes, à géotropisme négatif, naissant sur la face supérieure des racines horizontales. Leur diamètre est, en général, inférieur à 5 mm. (planche I - B).

La partie souterraine (comprise entre la racine horizontale et la surface du sol) est légèrement ondulée (conséquence des obstacles rencontrés au cours de leur cheminement vers le haut), jaunâtre, lisse et porte des ramifications plus ou moins plagiotropes, peu abondantes (voir paragraphe c).

La partie aérienne est brun-clair, parfaitement rectiligne et porte également des ramifications mais, contrairement à celles situées sur la partie souterraine, celles-ci sont orthotropes et ont rigoureusement la même morphologie et la même structure anatomique que l'organe qui les porte (planche IX - B). L'originalité de ces pneumatophores est de ne présenter aucune lenticelle comme ceux que nous sommes habitués à rencontrer chez les dicotylédones, mais une succession de zones lisses (analogues à la partie souterraine) et de zones rugueuses, plus claires, renflées, "farineuses". Ce sont manifestement ces zones spongieuses qui participent aux échanges gazeux ; c'est pourquoi nous avons baptisé pneumatozones ce type particulier de pneumatodes. Elles forment en général des anneaux plus ou moins larges autour du pneumatophore ; le rapport surface des pneumatozones / surface des zones lisses restant d'ordinaire inférieur à 1 à la base de la partie aérienne, supérieur à 1 au sommet (planche I - B et C et planche IX - C et D). Dans de rares cas, les pneumatozones ne font pas le tour du pneumatophore et ont alors l'aspect de plaques au contour

sinueux qui doivent alors ressembler beaucoup aux pneumatodes décrits par JOST et GATIN sur d'autres espèces. Les pneumatozones examinées à la loupe présentent des amas de cellules dressées perpendiculairement à la surface du pneumatophore, séparés par des craquelures faisant penser à un sol argileux qui se dessèche (planches I-C et X-C).

Enfin, l'apex du pneumatophore (exposé au soleil) est protégé du dessèchement par une coiffe très épaisse, brun-noirâtre.

Les mêmes éléments (pneumatozones et coiffe) sont visibles sur les ramifications de la partie aérienne (racines d'ordre III).

o) Les racines d'ordre III de la partie souterraine des pneumatophores :

Ce sont de petites racines absorbantes, jaunâtres, lisses, au parcours sinueux. Elles portent de minuscules radicelles d'ordre IV et, parfois, d'ordre V, perpendiculaires mais identiques aux axes mères. Toutes ces racines sont annelées de petites gaines brun sombre, faciles à retirer, dont nous n'avons pu encore établir la nature et l'origine (planche I - B et P).

II. HISTOLOGIE :

1/ Généralités :

Des coupes grossières faites dans les organes précédemment décrits montrent, dans les racines horizontales et les pneumatophores (du moins leur partie inférieure), un cylindre central petit par rapport

au diamètre de la racine et un cortex très épais pourvu d'espaces aérifères considérables entre les feuilletts rayonnants du parenchyme (planche X - D). Au fur et à mesure que l'on remonte de la base vers l'apex du pneumatophore, l'importance du cortex et des lacunes aérifères diminue progressivement.

Il convient aussi de mentionner, sur le pourtour des coupes fraîches des gros pneumatophores, l'exsudation d'une faible quantité d'un liquide incolore et visqueux.

2/ Histologie du pneumatophore :

L'examen des coupes transversales et longitudinales de la partie aérienne du pneumatophore met en évidence les tissus suivants, du centre vers la périphérie (planche II-A).

a) La zone centrale du parenchyme médullaire à grandes cellules arrondies, progressivement lignifiées, sauf parfois au centre.

b) La zone périphérique du parenchyme médullaire, complètement sclérifiée (cellules à paroi lignifiée, à lumière petite) où alternent des faisceaux conducteurs de xylème et de phloème, au nombre de 15 à 30 chacun, adossés au péricycle (planches II-A et XI-A).

c) Le péricycle formé d'une couche de cellules souvent allongées, à paroi cellulosique, mais se lignifiant parfois plus ou moins dans les pneumatophores âgés (ainsi que dans les racines horizontales). Dans certains cas, le péricycle est difficile à identifier.

d) Un endoderme très visible, à cellules lignifiées sur toutes leurs parois (planches II-A et XI-A et B)

e) Le parenchyme cortical que l'on peut diviser en trois régions :

- Une zone formée de quelques couches de cellules, petites, alignées en files radiales, mais serrées et ne formant que de faibles lacunes triangulaires entre elles (planche II-A).

- Une zone très importante formée de files de grandes cellules constituant des feuillets rayonnants entre lesquels s'ouvrent d'immenses méats allongés où l'air circule librement (planche II-A).

- Enfin, la zone périphérique, à cellules de nouveau plus petites et à lacunes réduites. Dans certains cas, on y distingue nettement une couronne d'éléments plus grands, sécréteurs ou conducteurs (?), à paroi cellulosique, de section sensiblement circulaire, dont la nature et la fonction restent à préciser. Il est vraisemblable que l'exsudation incolore, mentionnée au paragraphe 1, provient des ces éléments (planches II-A et XII-C).

Des amas de cellules sclérifiés aux épaisissements de lignine considérables sont fréquents dans la région périphérique du parenchyme et des cellules scléreuses sont disséminées dans tout le cortex (planche XII - A).

f) A la périphérie du parenchyme, on distingue assez fréquemment 1 ou 2 couches de cellules plus ou moins nettement sclérifiées (rôle de soutien). Les coupes longitudinales montrent qu'il s'agit de fibres formant ainsi un cylindre rigide périphérique (planche XII-C). Si la coupe est faite au niveau d'une pneumatozone, ce manchon continu est remplacé par quelques fibres isolées, aux parois très sclérifiées, séparées par des éléments qui restent cellulosiques (planches II-A et XII-D).

L'épaisseur des coupes ne nous a pas permis de distinguer une "assise génératrice diffuse", comme le signale GATIN (1907), sous les pneumatodes.

g) La zone subéroïde formée de plusieurs couches de petites cellules allongées en fibres, à paroi subérisée puis, souvent, lignifiée - rôle protecteur - (planches II - A, XII C et D).

h) Enfin, si la coupe a été faite au niveau d'une zone lisse, on distingue un rhizoderme ayant l'aspect et la fonction d'un épiderme caulinaire. Ses cellules sont allongées, grandes, à paroi cutinisée. On ne peut le qualifier d'assise pilifère car les pneumatophores ne portent aucun poil absorbant (planche XII - C).

Par contre, si la coupe est faite au niveau d'une pneumatozone, le rhizoderme fait place à un aérenchyme formé de 2 ou 3 couches de cellules allongées perpendiculairement à la surface du pneumatophore; mortes, lignifiées, peut-être subérisées; à paroi un peu épaissie, ornée extérieurement de minuscules verrues (planche XIII), laissant entre elles de nombreux méats et agglomérées en petits paquets; ce qui donne l'aspect "craquelé" des pneumatozones observées à la loupe (planches II-A et XII-A et D).

Les coupes longitudinales permettant d'observer la région de transition entre une zone lisse et une pneumatozone révèlent que le rhizoderme ne donne pas naissance à cet aérenchyme mais, au contraire, est repoussé par lui. Les cellules de l'aérenchyme naissent à partir des couches immédiatement sous-jacentes au rhizoderme et leur formation est précoce, simultanée au développement du pneumatophore car on ne voit jamais apparaître de nouveaux pneumatodes sur un pneumatophore dont la croissance est achevée (planches II - B et XII - B).

Tout, dans l'organisation de cet aérenchyme, semble préadapté à la rétention de l'air (ornementation des cellules, méats) et en faire la "grille" d'une minuscule "bouche d'aération". A l'intérieur du pneumatophore et des racines

horizontales, les immenses méats longitudinaux entre les feuillets rayonnant de parenchyme paraissent également jouer le rôle d'une véritable "tuyauterie" de circulation d'air. Par contre, le passage de l'air de l'aérenchyme au parenchyme cortical pose une énigme car le manchon périphérique d'éléments sclérifiés et subérisés n'offre guère, en apparence, de voies de communications aisées.

Quant à la coiffe, elle est constituée de nombreuses couches de cellules subérisées, riches en tannins, dont les plus externes s'exfolient petit à petit.

Il convient de mentionner aussi l'abondance des files de cellules parenchymateuses bourrées de tannins dans le cylindre central comme dans le cortex, essentiellement vers l'apex du pneumatophore (planche XI - C).

EUTERPE OLERACEA

I. MORPHOLOGIE :

1/ Généralités :

Le "pinot", Euterpe oleracea Mart. est, comme le "palmier-bâche", inféodé aux sols hydromorphes mais, contrairement à ce dernier, on ne le trouve jamais en savane et son habitat n'est pas limité à la bande côtière où, pourtant, il occupe de vastes espaces marécageux (plaine de Kaw) en formation monospécifique. Il est également très commun dans toute la Guyane, le long des ruisseaux, en forêt (planche XIV - A). Son écologie et sa morphologie ont été étudiées tout récemment (R.A.A. OLDEMAN, 1969).

C'est un palmier élégant, au stipe grêle et élevé, donnant des rejets à la base et, de ce fait, poussant en "touffes" (planche III - A). La partie inférieure du stipe est entourée par un manchon, en général assez important, de belles racines rouge-vif, à géotropisme positif, qui s'enfoncent dans l'eau du marécage. Ce manchon remonte parfois à plus de 2 mètres de long du stipe des individus les plus âgés. A ce niveau, cependant, les racines qui le constituent sont mortes. Peut-être est-ce là le témoin d'un niveau d'eau plus élevé, autrefois, dans les pinotières de Guyane ?... Autour du palmier, de petits pneumatophores rougeâtres se dressent à quelques centimètres au-dessus de l'eau (planche XIV - D).

2/ Le système racinaire :

a) Les racines horizontales (racines d'ordre I) :

Les "pinots" poussant en formations relativement denses, il ne nous a pas été possible d'en

estimer la longueur mais il est vraisemblable qu'elle n'atteint pas celle des racines du "palmier-bâche". Nous n'avons pas non plus mis en évidence une dorsiventralité caractérisée par un aplatissement, comme chez l'espèce précédente.

Les racines d'Euterpe sont couvertes, sur leurs parties exposées à l'air libre (manchon de la base du stipe), de minuscules organes côniques, blancs et d'aspect granuleux qui, comme nous le verrons, sont de petites racines spécialisées dans la fonction respiratoire. Nous leur avons donc donné le nom de pneumatophores (planches III-B, XV-A et B).

Les racines, après avoir atteint le niveau de l'eau, deviennent horizontales et courent à faible profondeur sous l'humus, presque à la surface même du sol car elles sont pratiquement toute l'année recouvertes d'eau, donc mieux protégées que celles de Mauritia qui se localisent à une certaine profondeur (20 cm.). Leur croissance paraît sympodiale par suite de la mortification périodique de l'apex. Enfin, elles portent des ramifications, essentiellement sur leur face supérieure (planches III-B et XV-C).

b) Les pneumatophores (racines d'ordre II) :

Issus des racines horizontales, leur géotropisme est négatif et ils se dressent au-dessus de l'eau. Comme pour le "palmier-bâche", on peut diviser leur étude en deux parties :

La partie inférieure, au-dessous de la surface de l'eau, est jaunâtre, lisse et porte de nombreuses ramifications d'ordre III et IV - racines absorbantes, capillaires - (planches III-B et IV-A).

La partie aérienne, rouge et lisse, est beaucoup moins ramifiée que chez Mauritia et chaque pneumatophore

reste en général solitaire (planches IV-A et XIV-B). Par contre, cette zone est recouverte d'un grand nombre de pneumatophizes, identiques à celles de la partie aérienne des racines d'ordre I (planches IV-C et XVI-A). Enfin, l'apex est protégé par une coiffe épaisse et brunâtre (planche XVI-B).

Nous avons remarqué, dans certains cas, particulièrement chez les pneumatophores dont la croissance se poursuit d'une manière anormalement longue, un changement brutal de signe du géotropisme à partir d'une certaine hauteur, aboutissant à la formation de racines aériennes genouillées (planche XIV-C). Ce phénomène se produit aussi chez les pneumatophores naissant au niveau de l'eau, ou même au-dessus, sur les racines du manchon (planche III-B).

Les fluctuations du niveau aquifère dans la pinotière étant fréquentes et, souvent, de forte amplitude, il n'y a pas de limite nette entre partie aérienne et partie inférieure : les pneumatophizes empiètent sur le domaine des racines absorbantes et vice versa.

c) Les pneumatophizes (racines d'ordres II, III et IV) :

Leur nature est révélée par les coupes (planches V-A et XVII-A) : ce sont de véritables ramifications mais à croissance très limitée, ne dépassant guère 4 mm. pour les plus longues d'entre elles. Leur forme est cônique et elles sont recouvertes d'un tissu blanc, lâche et poudreux. Les différents stades observés permettent de retracer les étapes de la formation des pneumatophizes : la jeune racine, de formation endogène, traverse d'abord le cortex de l'axe mère, perce le rhizoderme et émerge à l'air libre. Très vite alors, l'apex

meurt, la coiffe disparaît et l'extrémité éclate véritablement, exposant à l'air libre le tissu blanc précité (planche XV-B). Enfin, dans les vieilles pneumatophores, ce tissu, fragile, disparaît et il ne reste plus alors que le système vasculaire central qui se dresse comme un minuscule filament (planche IV-C).

II. HISTOLOGIE :

=====

1/ Généralités :

Comme chez Mauritia flexuosa, dans les racines horizontales et les pneumatophores, le cylindre central est relativement petit et le cortex très développé avec de grandes lacunes aérifères, sauf vers l'apex.

2/ Histologie des pneumatophores et des pneumatophores :

L'organisation est la même que dans les pneumatophores du "palmier-bêche" c'est-à-dire, de l'intérieur vers l'extérieur (planche V-A) :

- un parenchyme médullaire plus ou moins sclérifié.
- des faisceaux conducteurs de xylème et de phloème adossés au
 - péricycle (plus ou moins net).
 - un endoderme bien visible, lignifié.
- un parenchyme cortical où sont noyées des fibres lignifiées et des cellules scléreuses, formant des feuillets rayonnants. On y retrouve aussi, comme chez Mauritia vers l'apex du pneumatophore, des cellules à tannins disposées en files régulières - ainsi d'ailleurs que dans le parenchyme médullaire - (planche XVI-C).
- un manchon d'éléments allongés, subérisés et plus ou moins sclérifiés, ayant le même rôle protecteur et de

soutien que chez Mauritia flexuosa (nous n'avons pu distinguer la zone subéroïde du manchon de sclérenchyme dans les coupes observées) :

- un rhizoderme cutinisé.

Enfin, les coupes faites au niveau d'une pneumatophore montrent que l'organisation de cette dernière est identique mais simplifiée par rapport à celle du pneumatophore. Les tissus les plus apparents sont (planches V -B et XVII-A) :

- le système vasculaire central (où le parenchyme semble très réduit et complètement sclérifié),

- un parenchyme cortical uniforme, dépourvu d'éléments lignifiés et de grands méats rayonnants,

- un manchon de fibres lignifiées et subérisées très important en regard de la taille de la pneumatophore ;

- le rhizoderme ;

- enfin, toute la partie terminale, élargie, est occupée par l'aérenchyme, tissu blanc, lâche, dont les cellules, mortes et lignifiées, ressemblent beaucoup à celles de l'aérenchyme des pneumatophores de Mauritia : parois épaissies, ornementées extérieurement, points de contact réduits, laissant de nombreuses lacunes entre les cellules (planche XVII - B et C). L'origine parenchymateuse de l'aérenchyme ne fait aucun doute dans ce cas : en effet, ses cellules sont en files, dans le prolongement de celles du parenchyme cortical.

REMARQUES SUR LA STRUCTURE RACINAIRE D'AUTRES PALMIERS

Nous avons examiné, dans la mesure du possible, le système racinaire de tous les palmiers rencontrés en Guyane. Ces observations sont plus ou moins incomplètes et demandent des précisions ultérieures.

1/ Mauritia martiana Spruce :

Plus petit que Mauritia flexuosa, il est aussi beaucoup moins fréquent et les seuls exemplaires que nous ayons pu observer sont ceux du jardin botanique municipal. Les feuilles sont également palmées mais le stipe est plus grêle et a la particularité d'être recouvert d'épines de 2 à 5 cm. de long, parfois plus ou moins recourbées vers le haut (planche XVIII-B). A la base, contrairement au "palmier-bâche", les racines forment un volumineux manchon brun clair et sont pourvues des mêmes épines que le stipe (planches VI-A et XVIII-A). Ces épines sont en fait des ramifications de nature racinaire mais à géotropisme quelconque, à croissance limitée, de même valeur morphologique que les pneumatophores. D'ailleurs, à partir du moment où les racines s'enfoncent dans le sol, elles ne portent plus d'épines mais de véritables pneumatophores, petits et peu abondants, munis d' "anneaux respiratoires", de pneumatozones, comme ceux de Mauritia flexuosa

Dans de rares cas, nous avons pu observer de semblables "épines" sur le stipe de Mauritia flexuosa (planche VIII - B).

2/ Raphia taedigera Mart. :

C'est également une espèce peu répandue en Guyane mais dont il existe quelques exemplaires au jardin botanique de l'O.R.S.T.O.M. Contrairement aux espèces du genre

Mauritia, ses feuilles sont pennées. Bien qu'il soit planté, au jardin, sur sol drainé, il émet de petits pneumatophores à pneumatozones qui se dressent dans l'herbe, au-dessus du sol, rigoureusement semblables extérieurement à ceux de Mauritia (planche XIX - A et B). Ceci prouve bien que la formation de pneumatophores n'est pas due aux conditions du milieu (présence d'eau), mais que c'est un caractère interne, régi par le génôme et qu'il ne s'agit que d'une préadaptation à la vie en sol asphyxiant.

Nous avons eu l'occasion de vérifier que l'anatomie des pneumatophores est également identique à celle rencontrée chez Mauritia (planche XIX - C), avec toutefois un manchon de sclérenchyme, immédiatement sous-jacent à la zone subéroïde, plus net. Le péricyle est peu visible et le parenchyme médullaire sclérifié jusqu'au centre. L'aérenchyme est identique à celui du "palmier-bâche" (planche XX A et C). Comme dans les autres cas, les tannins sont abondants dans la coiffe et la région apicale du parenchyme (planche XX - B).

3/ Iriartea exorrhiza Mart. ("Awara-mon-père") :

Ce palmier, poussant volontiers au bord de l'eau mais aussi sur les sols forestiers bien drainés, assez commun dans l'intérieur de la Guyane, est très facile à distinguer : au sommet d'un stipe grêle mais élevé, s'épanouit un bouquet de feuilles pennées aux folioles élargies, tronquées et laciniées au sommet, comme si elles avaient été déchirées (planche XXI - A). Une autre caractéristique importante est la présence de belles racines-échasses couvertes d'épinés durs, côniques et vulnérantes (planche XXI-D). Les racines les plus anciennes sont vers la base du faisceau échasses, les plus récentes apparaissent au sommet ; elles sont

plus massives et contribuent à l'agrandissement du cône de sustentation (planches VI - B et XXI - B).

L'étude morphologique et anatomique des jeunes racines montre que les épines sont en fait des ramifications, des pneumatorhizes analogues à celles du "pinot", avec un aérochyme poudreux et blanc (planche XXI - C). Par la suite, l'aérochyme, au lieu de se désagréger, se lignifie et se consolide, aboutissant à la formation d'une épaisse couche indurée protégeant le parenchyme. La pneumatorhize est alors devenue une épine (planche XXI - E).

4/ Cocos nucifera L. ("Cocotier") :

Chez le "cocotier", palmier connu de tous et caractéristique des rivages tropicaux (planche XXII - A), il n'y a ni pneumatophores ni racines-échasses, mais un faisceau de racines assez massives, au tracé sinueux et capricieux qui s'enfoncent dans le sable. Elles peuvent, selon T.A. DAVIS (1961), atteindre 25 mètres. Sur le fond velouté, rouge sombre de celles-ci, on distingue très nettement de petites pneumatorhizes peu abondantes, pyramidales, blanches, de 1 à 3 mm de long (planches VI - C et XXII - B). Les racines secondaires qui sont semblables aux autres et qui prennent naissance sur elles portent aussi quelques rares pneumatorhizes (planche VI - C).

5/ Attalea regia (Mart.) W. Boer ("Maripa") :

Espèce commune en Guyane le long des fleuves et dans les formations secondaires du littoral, le "maripa" dresse ses immenses feuilles pennées aux longues folioles pendantes disposées sur 4 rangs (planche XXIII - A). Les racines ne sont jamais visibles au-dessus du sol et il est nécessaire de dégager la base du stipe pour les observer. Elles

sont sinueuses, grisâtres, bosselées, dures et lignifiées et portent de petites pneumatorhizes blanchâtres (planche XIII - B).

6/ Bactris campestris Mart. :

Petite espèce des savanes aux feuilles pennées, aux folioles vert-foncé, larges et luisantes, au stipe très grêle, épineux (planche XXIII - C), ses racines sont ramifiées, couvertes de nombreuses pneumatorhizes blanches, aiguës (planche XXIII - D).

7/ Astrocaryum sciophilum (Miquel) Pulle ("Mourou-mourou") :

C'est un palmier épineux, au stipe court et massif, aux longues feuilles pennées, dressées, caractéristique du sous-bois dans les forêts primaires de l'intérieur (planche XXIV - A). Ses racines portent des pneumatorhizes (planche XXIV - B).

8/ Orinocarpus bacaba Mart. ("Comou") et O. oligocarpa (Gris.)
W. Boer ("Patawa") :

Ce sont deux espèces forestières solitaires, à feuilles pennées (planche XXV - A et C). Leurs racines sont rectilignes, très dures, lignifiées et forment parfois un petit manchon à la base du stipe. Elles portent de nombreuses pneumatorhizes (planche XXV - B et D).

Chez beaucoup d'espèces de palmiers, les pneumatorhizes sont souvent plus ou moins alignées le long des racines, mais jamais aussi nettement que chez le "patawa" où nous avons remarqué une disposition régulière selon 4 génératrices (planche XXV - D).

PHYSIOLOGIE

I. RESPIRATION :

Il paraît indubitable que de tels types d'organisation (pneumatorhizes et pneumatozones) jouent ou ont joué un rôle dans la fonction respiratoire. Celle-ci est encore certainement effective chez Mauritia et Euterpe qui vivent dans les marécages. Chez d'autres espèces, par contre, qui poussent sur des sols bien drainés, les pneumatorhizes semblent devenues inutiles. Peut-être témoignent-elles d'ancêtres ayant vécu sur des sols hydromorphes ou, au contraire, est-ce l'apanage de certains groupes taxinomiques dont quelques espèces seulement auraient profité d'une telle structure remarquablement préadaptée aux sols asphyxiants pour occuper des niches écologiques encore disponibles dans les marécages forestiers. Toujours est-il que l'"awaramon-père" (Iriartea exorrhiza) est un exemple d'une telle structure devenue inutile puisqu'il pousse aussi bien dans les forêts de crête ou de pente dont le sol ne présente guère de caractère asphyxiant. D'autre part, ses pneumatorhizes ont perdu leur fonction d'origine car, très vite, elles se lignifient pour donner des épines dont l'utilité n'est pas évidente.

Afin de démontrer l'existence d'échanges gazeux, s'il y a, des mesures et analyses doivent être faites. C'est ce que nous avons tenté de réaliser grâce à un dispositif simple implanté sur le terrain, permettant la mesure des variations du niveau de l'eau dans le tube et l'analyse ultérieure de l'air contenu - enrichissement éventuel en CO_2 -, à condition de faire un tube témoin (sans pneumatophore) au début de l'expérience (planche IV - C). Malheureusement, les variations brutales et imprévisibles du niveau de l'eau dans les marécages, mettant périodiquement à l'air libre la totalité du tube, n'ont pas permis des mesures correctes. Nous

avons donc projeté de répéter ces opérations "in vitro", c'est-à-dire en bacs à niveau d'eau contrôlable. Un tel équipement est en cours d'aménagement.

II. CROISSANCE ET TROPISMES :

Il serait souhaitable de réaliser des mesures de croissance et de déterminer, si possible, les facteurs externes qui peuvent régir le signe du géotropisme des racines et des pneumatophores. Nous avons mis en évidence, dans l'apex des pneumatophores de Raphia taedigera, une zone riche en amidon, pouvant jouer un rôle dans la perception de la gravité ainsi que plusieurs auteurs en ont déjà émis l'idée au sujet d'Avicennia et Sonneratia (TISCHLER, 1910 ; CHAPMAN, 1939).

CONCLUSIONS

De ce travail se dégagent plusieurs faits essentiels :

Chez les deux espèces étudiées en détail ici, les pneumatophores portent des organes respiratoires qui ressemblent peu à ceux connus chez les Dicotylédones. D'autre part, les 2 systèmes sont également très différents l'un de l'autre. Enfin, tous les palmiers mentionnés dans cette étude se rattachent, par la structure de leur appareil respiratoire racinaire, à l'un ou l'autre des deux types. Ceci est très important et prouve la grande stabilité de ces types et l'intérêt que leur structure peut présenter à des fins systématiques (planche VII - A) :

En effet, chez Mauritia flexuosa, M. martiana, Raphia taedigera (d'après nos observations) ainsi que chez Raphia laurentii et Metroxylon sagus (selon M. ERNOULD), on ne trouve que des pneumatophores à pneumatozones, c'est-à-dire dont les pneumatodes sont disposés en anneaux le long des racines. Or, tous ces palmiers appartiennent à une même sous-famille, celle des LEPIDOCARYOIDAE.

Par contre, nous avons trouvé des pneumatorhizes (petites racines respiratoires spécialisées faisant office de pneumatodes) chez Cocos nucifera, Astrocaryum sciophilum, Bactris campestris, Attalea regia, 4 espèces appartenant à la sous-famille des COCOIDEAE, ainsi que chez Oenocarpus bacaba, Oe. oligocarpa, Euterpe oleracea et Iriarteia exorrhiza, tous de la sous-famille des ARECOIDEAE (voisine des Cocoidae dans la classification proposée par CORNER, 1966). Ces structures

caractérisent donc hautement les taxons respectifs dont ils sont l'apanage.

Enfin, un troisième type, que nous n'avons pas observé mais qui est décrit par JOST et, plus tard, par GATIN sur Phoenix (PHOENICOIDAE), Livistona (CORYPHOIDAE) et Borassus (BORASSOIDAE) est caractérisé par la présence simultanée, sur les racines, de plaques "farineuses", de forme quelconque (qui pourraient se rapprocher des pneumatozones) et de zones gonflées et "farineuses" à la base hypertrophiée des radicules absorbantes (que l'on assimilerait plutôt à des pneumatorrhizes dont la croissance se serait poursuivie).

Ces faits nous ont conduit à formuler l'hypothèse suivante (planche VII - B) :

Le troisième type, dont nous venons de faire état, représenterait une organisation archaïque où les fonctions respiratoire et absorbante ne seraient pas encore assumées par des organes bien distincts. On le rencontre d'ailleurs parmi les espèces appartenant aux sous-familles les moins évoluées et proches les unes des autres : Phoenicoidae, Coryphoidae et Borassoidae (ovaire apocarpique - sauf dans le dernier cas - , inflorescence souvent terminale ...). Il aurait donné naissance, par spécialisation ultérieure des organes racinaires, aux deux autres types, dans des taxons plus évolués (Lepidocaryoidae d'une part, Cocoidae et Arecoïdae d'autre part) :

- Le type à pneumatozones en dériverait par regroupement en anneaux réguliers des pneumatodes en plaques (à l'origine irrégulières) et disparition des pneumatodes à la base des radicules qui sont ainsi entièrement vouées à leur rôle d'absorption.

- Le type à pneumatorrhizes, au contraire, en serait issu par disparition des pneumatodes en plaques et persistance de

pneumatodes de la base des radicelles mais, en outre, avec répartition des fonctions sur 2 sortes de radicelles : certaines d'entre elles (le plus souvent immergées) ayant perdu leur pneumatode basal, les autres (le plus souvent à l'air libre) ayant perdu leur rôle d'absorption et étant spécialisées uniquement dans les échanges gazeux (pneumatorhizes, à croissance limitée).

Nous insistons sur le fait qu'il ne s'agit là que d'une hypothèse, basée sur un nombre trop restreint d'observations pour être solide. L'étude systématique des racines de nombreux palmiers devrait être entreprise pour l'étayer ou l'infirmier. Notons que des pneumatodes ont été signalés dans d'autres genres comme Elaeis, Oncosperma (CORNER) ; Pritchardia, Kentia, Chamaedorea, Caryota, Thrinax (JOST) ; mais les auteurs ne précisent pas leur forme et leur structure. Quoiqu'il en soit, on ne peut nier la qualité du critère taxinomique que constituent ces organes.

BIBLIOGRAPHIE

- ATTIMS, Y. et CREMERS, G. : Les radicules capillaires des palétu-
viers dans une mangrove de Côte d'Ivoire. Adansonia,
sér. 2, 7, 4, 1967, pp. 547-551.
- CARTHY, J. Mc. : The form and development of knee roots in Mitragyna
stipulosa. Phytomorphology, 12, 1, 1962, pp. 20-30.
- CHAPMAN, V.J. : The morphology of Avicennia nitida Jacq. and the
function of its pneumatophores. Journ. Linn. Soc.
Bot. 52, 1944, pp. 487-533.
- CORNER, E.J.H. : The Natural History of Palms. Weidenfeld and
Nicolson, London, 1966, 493 pp.
- DAVIS, T.A. : Pneumatophores (breathing roots) in coconut.
Proceedings of the first Conference of Research
Workers in India, Trivandrum, 1959.
- " : Importance des racines aériennes du Cocotier
(Cocos nucifera). Oléagineux, 11, 1961, pp. 653-661.
- ERNOULD, M. : Recherches anatomiques et physiologiques sur les
racines respiratoires. Mém. Acad. r. Belg. Cl. Sci.,
sér. 2, 6, 1921, pp. 1-52.
- FABER, F.C. von: Zur Physiologie der Mangroven. Ber. dtsh. Bot.
Gesell., 41, 1923, pp. 227-234.

- GATIN, C.L. : Observations sur l'appareil respiratoire des organes souterrains des palmiers. Rev. gén. de Bot., 19, 1907, pp. 193-207.
- GOEBEL, K. : Ueber die Luftwurzeln von Sonneratia. Ber. deutsch. Bot. Ges., 4, 1886.
- GROOM, P. & WILSON, S.E. : On the pneumatophores of paludal species of Amoora, Carapa and Heretiera. Ann. Bot. (Lond.) 39, 1925, pp. 9-24.
- HOFMAN, E. : Vergleichende anatomische Untersuchungen an rezenten Pneumatophoren von Taxodium distichum sowie an fossilen Pneumatophoren aus Parschlug in Steiermark. Berg-u. hüttenm. Jb., 75, 1927, pp. 93-106.
- JOST, L. : Ein Beitrag zur Kenntniss der Athmungsorgane der Pflanzen. Bot. Zeit., 37, 45, 1887.
- KRAMER, P.J., RILEY, W.S. & BANNISTER, T.T. : Gas exchange of cypress knees. Ecology, 33, 1952, pp. 117-121.
- KURTZ, H. & DEMAREE, H. : Cypress buttresses and knees in relation to water and air. Ecology, 15, 1934, pp. 36-41.
- OGURA, Y. : Mangrove and swamp plants. Bot. Mag. Tokyo, 54, 1940, pp. 389-404.
- OLDEMAN, R.A.A. : Etude biologique du pinot (Euterpe oleracea Mart. - Palmiers) en Guyane française. O.R.S.T.O.M., Cayenne, 1969, 16 pp.

- PITOT, A. : Les "racines échasses" de Rhizophora racemosa
C.F.W. Meyer. Bull. I.F.A.N., Dakar, 13, 4,
1951, pp. 979-1010.
- " : Rhizophores et racines chez Rhizophora sp.
Bull. I.F.A.N. Dakar, 20, 4, 1958,
pp. 1103-1138.
- SCHENCK, H. : Ueber die Luftwurzeln von Avicennia tomentosa
und Laguncularia racemosa. Flora, 1889.
- SCHOLANDER, P.F., : van DAM, L. & SCHOLANDER, S.I. : Gas exchange
in the roots of mangroves. Amer. J. Bot.,
42, 1955, pp. 92-98.
- SCHOUTE, : Pneumatophoren von Pandanus. Ann. du Jard. Bot.
de Buitenzorg, 3e suppl., 1ère part., 1910.
- TISCHLER, G. : Untersuchungen an Mangrove und Orchidaceen
wurzeln mit spezieller Beziehung auf die Sta-
tolithentheorie des Geotropismus. Ann. du
Jard. Bot. de Buitenzorg, 3, 1910, 131-186.
- TROLL, W. & DRAGENDORFF, O. : Ueber die Luftwurzeln von Sonneratia
Linn. f. und ihre biologische Bedeutung.
Mit einem rechnerischen Anhang von Hans
Fromherz. Planta, 13, 1931, pp. 311-473.
- WARMING, E. : Rhizophora mangle. Engl. Jahrb., 4, 1883,
pp. 519-548.

- WESTERMAIER, M. : : Zur Kenntniss der Pneumatophoren. Bot.
Untersuch. im Aufschlufs an eine Tropenreise,
1900.
- WHITFORD, L.A. : : A theory on the formation of cypress knees.
J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 72, 1956,
pp. 80-83.
- WIELER : : Die Function der Pneumatoden und des Aeren-
chym. Jahrb. für Wissensch. Bot., 32, 1898.
- WILSON, W.P. : : The production of aerating organs on the
roots of swamp and other plants. Proc. Acad.
nat. Sci. Philad., 41, 1889, pp. 67-69.
- WRIGHT, J.O. : : Unusual features of the root system of the
oil-palm in West Africa. Nature, 168, 1951,
p. 748.
-

TABLE DES MATIERES

	<u>pages</u>
<u>AVERTISSEMENT</u>	1
<u>INTRODUCTION</u>	2
<u>HISTORIQUE</u>	3
<u>TECHNIQUES</u>	8
 <u>MAURITIA FLEXUOSA</u>	
I. <u>MORPHOLOGIE</u> :	
1/ <u>Généralités</u>	9
2/ <u>Le système racinaire</u> :	
a) Les racines horizontales	10
b) Les pneumatophores	11
c) Les racines d'ordre III de la partie souterraine des pneumatophores.....	12
II. <u>HISTOLOGIE</u> :	
1/ <u>Généralités</u>	12
2/ <u>Histologie du pneumatophore</u>	13
 <u>EUTERPE OLERACEA</u>	
I. <u>MORPHOLOGIE</u> :	
1/ <u>Généralités</u>	17

2/ Le système racinaire :

a) Les racines horizontales	17
b) Les pneumatophores	18
c) Les pneumatorhizes	19

II. HISTOLOGIE :

1/ <u>Généralités</u>	20
2/ <u>Histologie des pneumatophores et des pneumatorhizes</u>	20

REMARQUES SUR LA STRUCTURE RACINAIRE D'AUTRES PALMIERS.

1/ <u>Mauritia martiana</u>	22
2/ <u>Raphia taedigera</u>	22
3/ <u>Iriartea exorrhiza</u>	23
4/ <u>Cocos nucifera</u>	24
5/ <u>Attalea regia</u>	24
6/ <u>Bactris campestris</u>	25
7/ <u>Astrocaryum sciophilum</u>	25
8/ <u>Oenocarpus bacaba</u> et <u>O. oligocarpa</u>	25

PHYSIOLOGIE

I. <u>RESPIRATION</u>	26
-----------------------------	----

II. <u>CROISSANCE ET TROPISMES</u>	27
--	----

<u>CONCLUSIONS</u>	28
--------------------------	----

<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	31
----------------------------	----

CENTRE ORSTOM DE CAYENNE

PLANCHES

APERÇU SUR LA STRUCTURE DES PNEUMATOPHORES
DE 2 ESPECES DES SOLS HYDROMORPHES :

Mauritia flexuosa L. et

Euterpe oleracea Mart. (PALMAE);

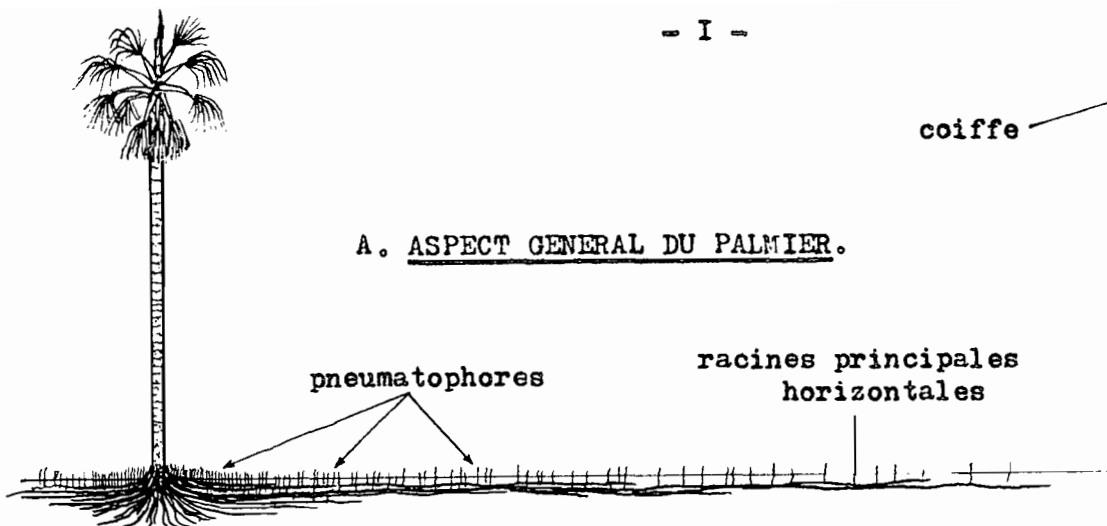
GENERALISATION AU SYSTEME RESPIRATOIRE RACINAIRE D'AUTRES PALMIERS

RAPPORT DE STAGE

Jean-Jacques de GRANVILLE

1969

A. ASPECT GENERAL DU PALMIER.



coiffe

coiffe

pneumatozones

niveau du sol ou de l'eau

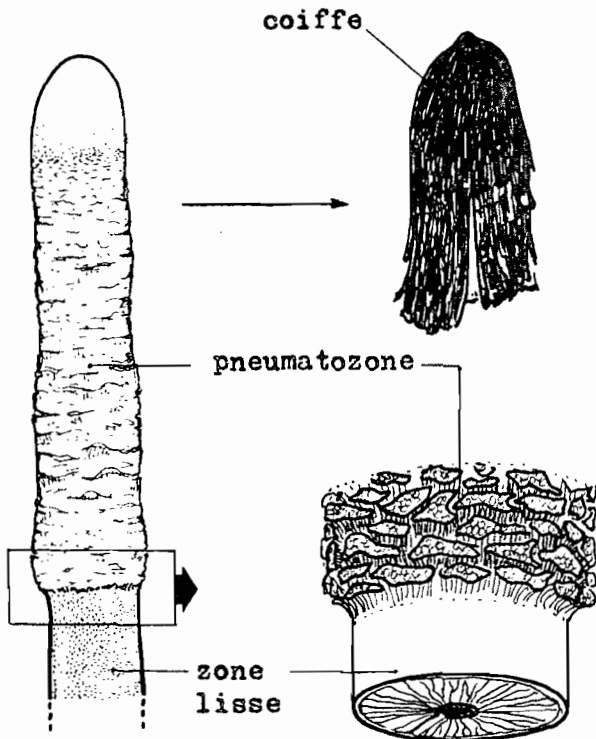
pneumatозone

zone lisse

radicelles absorbantes

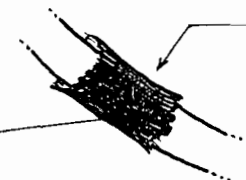
racine horizontale

C. APEX D'UN PNEUMATOPHORE.



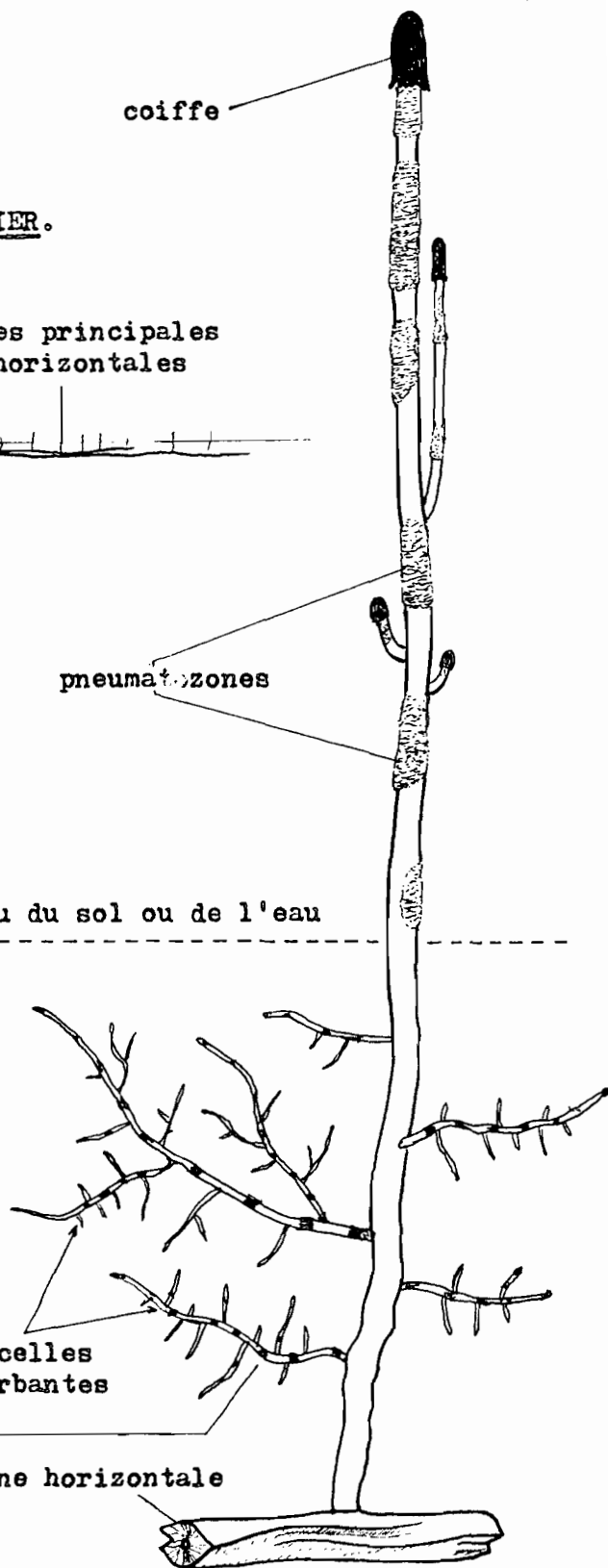
gaine brune

D. DETAIL D'UNE RADICELLE.



B. PNEUMATOPHORE.

(x 1,3)

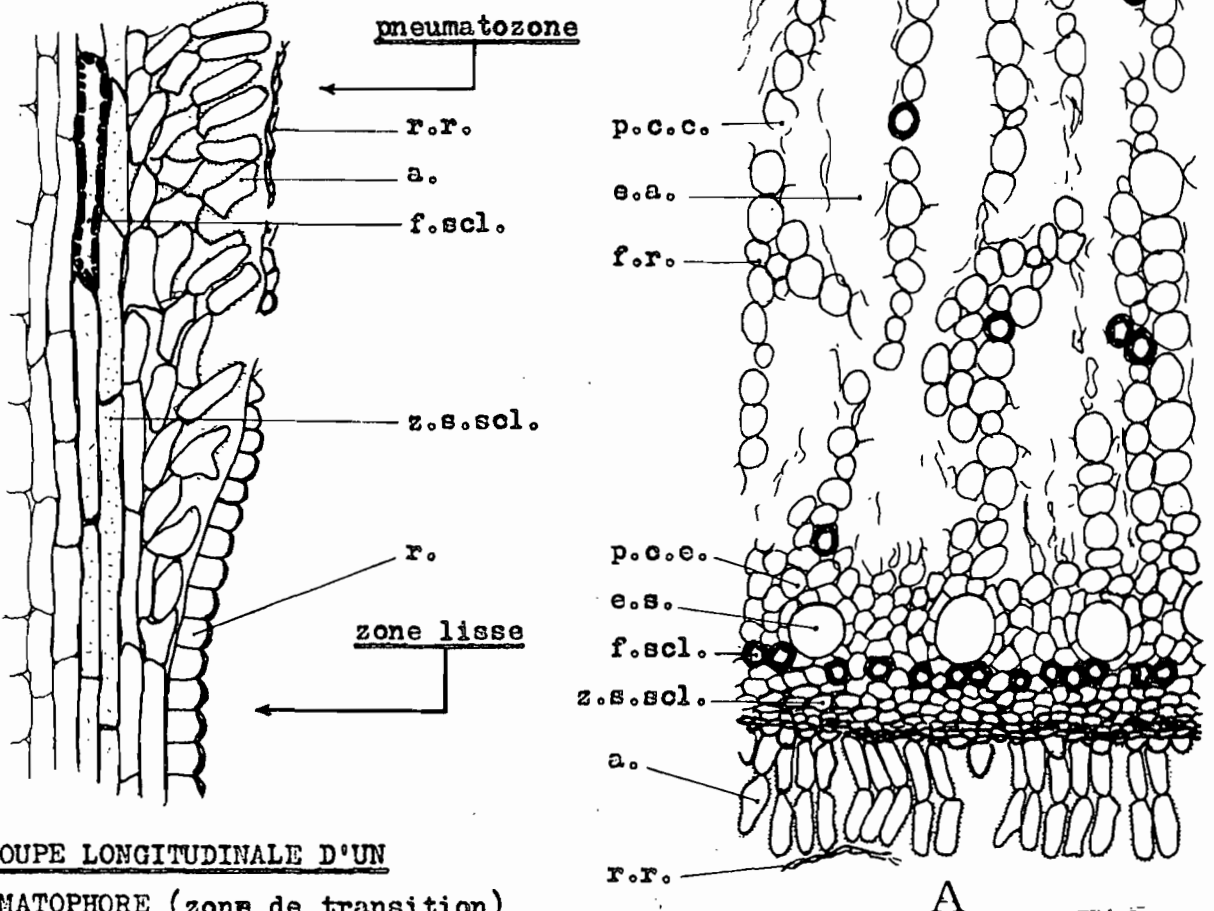
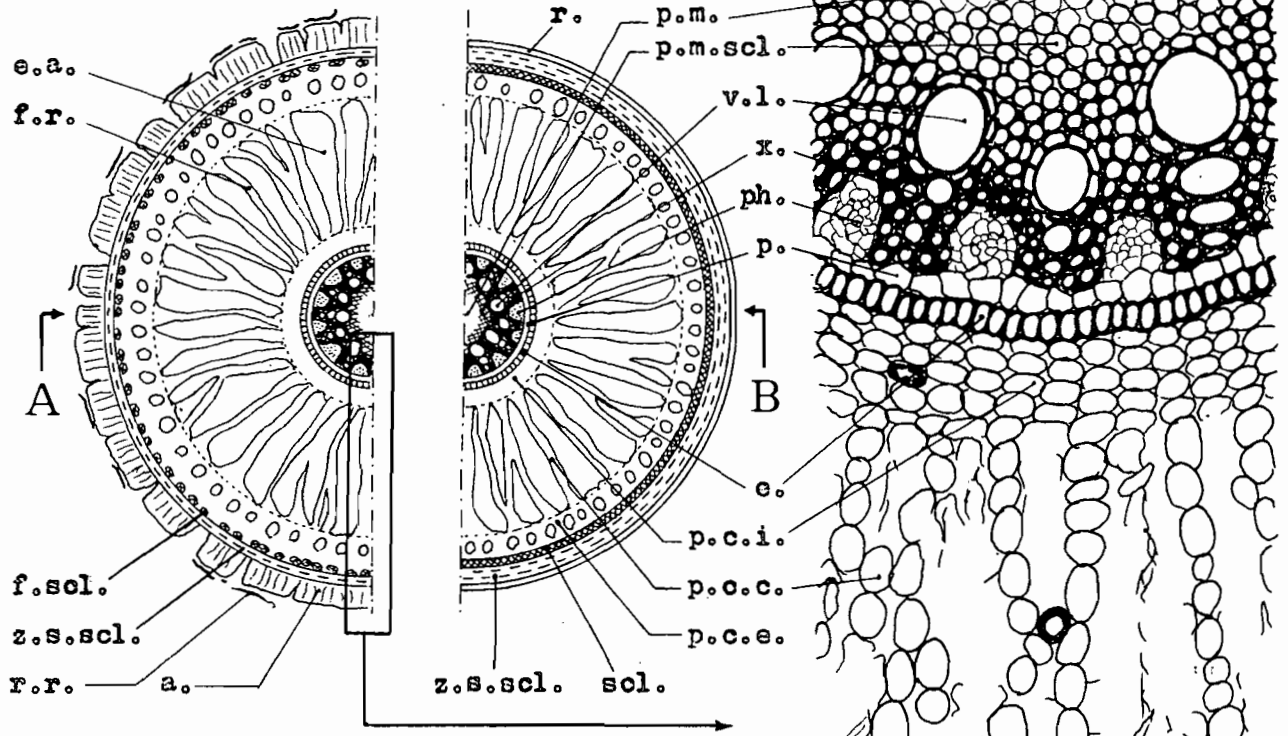


MAURITIA FLEXUOSA

LEGENDE DE LA PLANCHE II

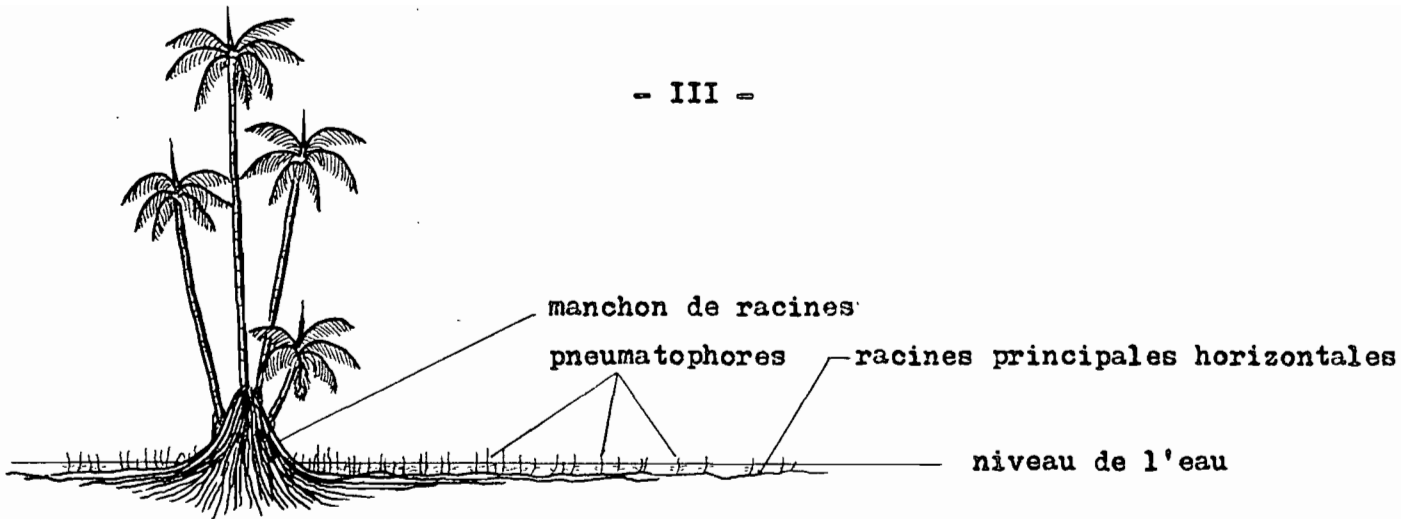
- A : coupe transversale au niveau d'une pneumatozone.
- B : coupe transversale au niveau d'une zone lisse.
-
- a. : aérenchyme.
- e. : endoderme.
- e.a. : espaces aérifères.
- e.s. : éléments sécréteurs ou conducteurs (?).
- f.r. : feuillets rayonnants du parenchyme cortical central.
- f.scl. : fibres sclérifiées ou sclérites.
- p. : péricycle.
- p.c.c. : parenchyme cortical central.
- p.c.e. : parenchyme cortical externe.
- p.c.i. : parenchyme cortical interne.
- ph. : phloème.
- p.m. : parenchyme médullaire.
- p.m.scl. : parenchyme médullaire sclérifié.
- r. : rhizoderme.
- r.r. : restes de rhizoderme.
- scl. : manchon de sclérenchyme.
- v.l. : vaisseau ligneux.
- x. : xylème.
- z.s.scl. : zone subéroïde sclérifiée.
-

A. COUPE TRANSVERSALE D'UN PNEUMATOPHORE.

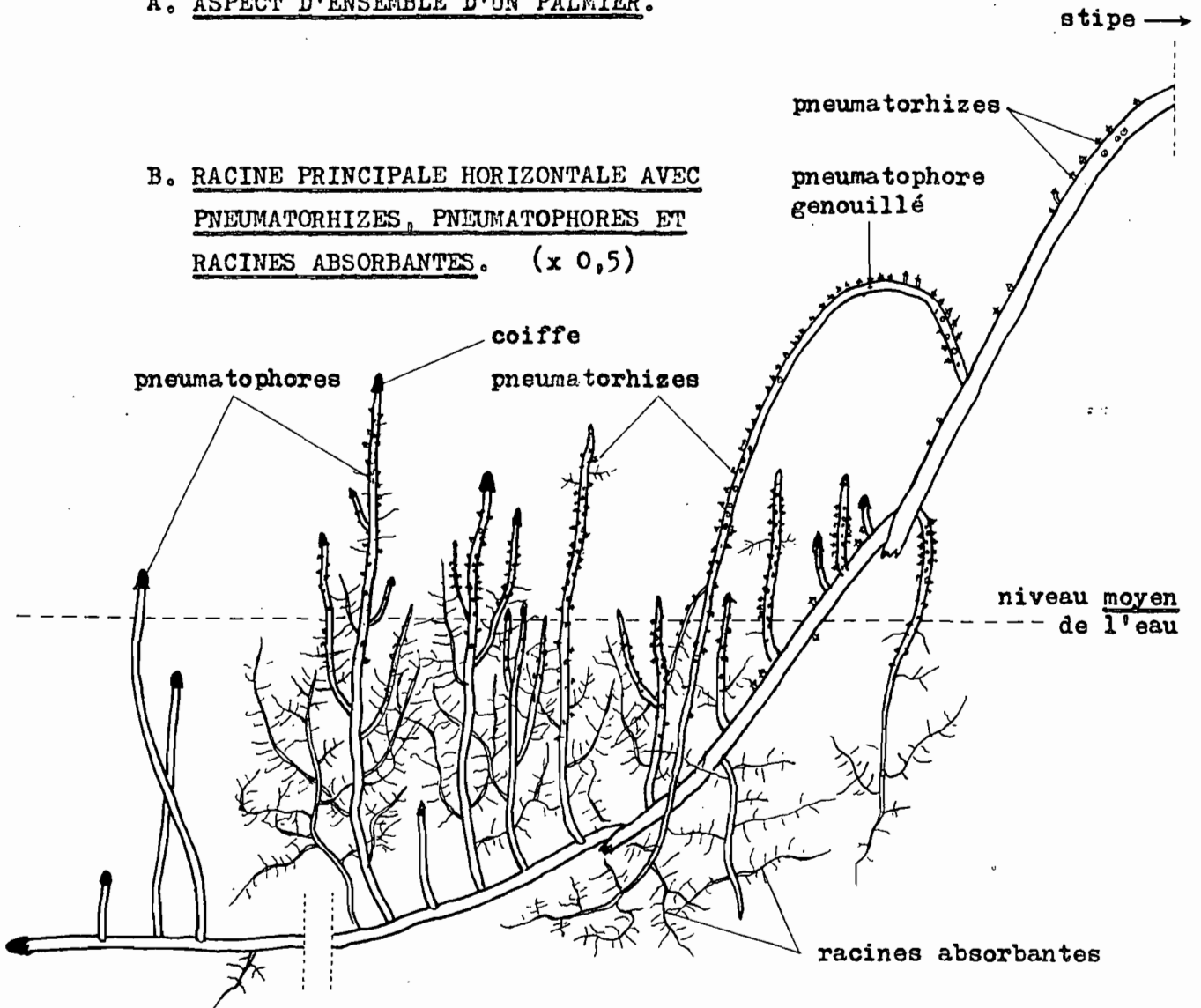


B. COUPE LONGITUDINALE D'UN PNEUMATOPHORE (zone de transition)

MAURITIA FLEXUOSA



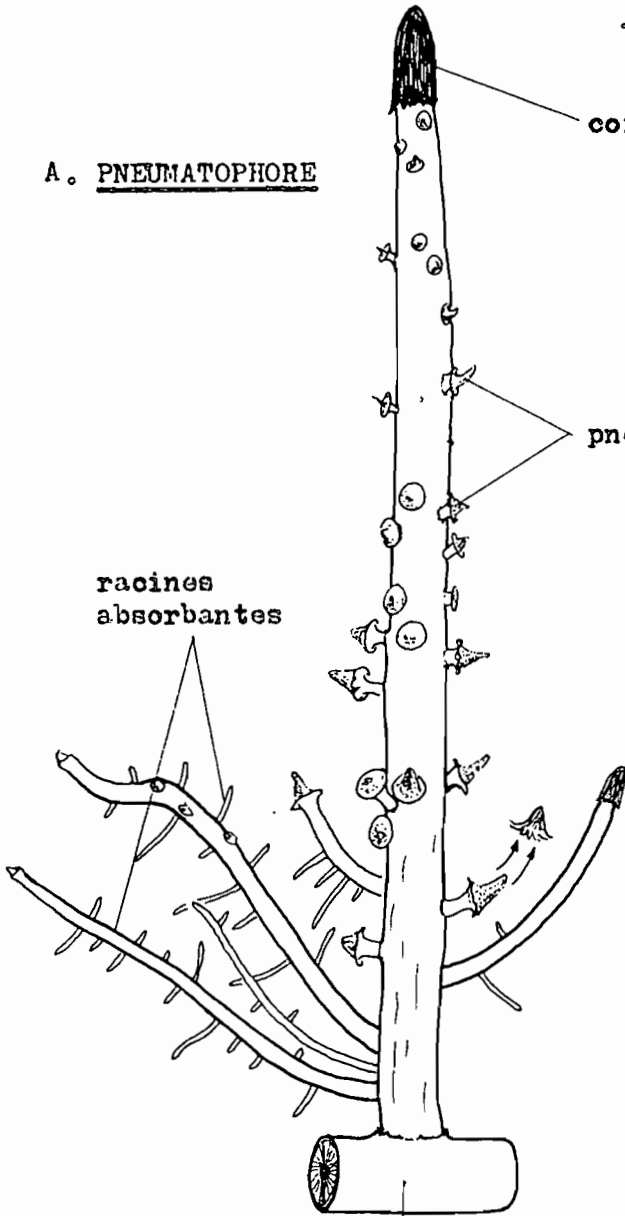
A. ASPECT D'ENSEMBLE D'UN PALMIER.



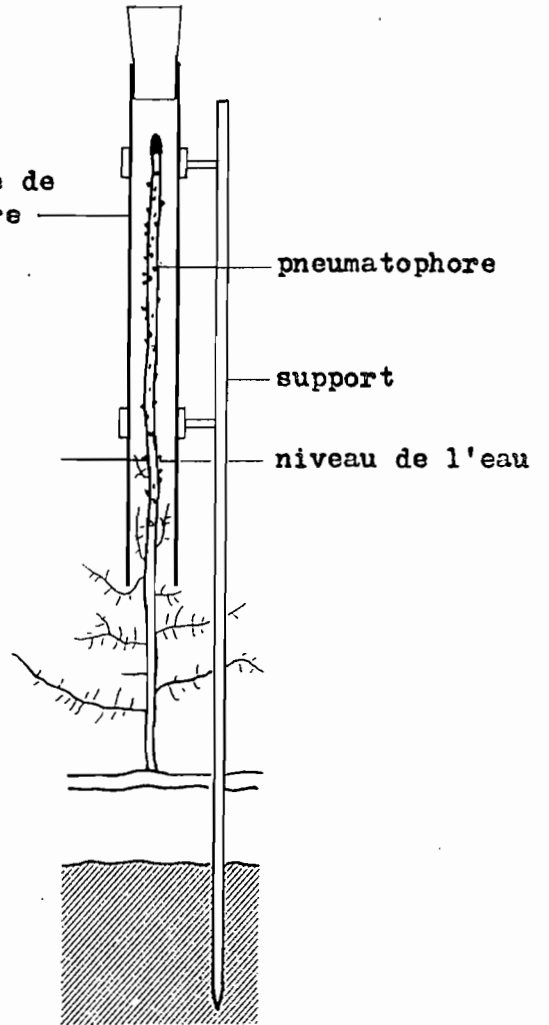
B. RACINE PRINCIPALE HORIZONTALE AVEC PNEUMATORHIZES, PNEUMATOPHORES ET RACINES ABSORBANTES. (x 0,5)

EUTERPE OLERACEA

A. PNEUMATOPHORE

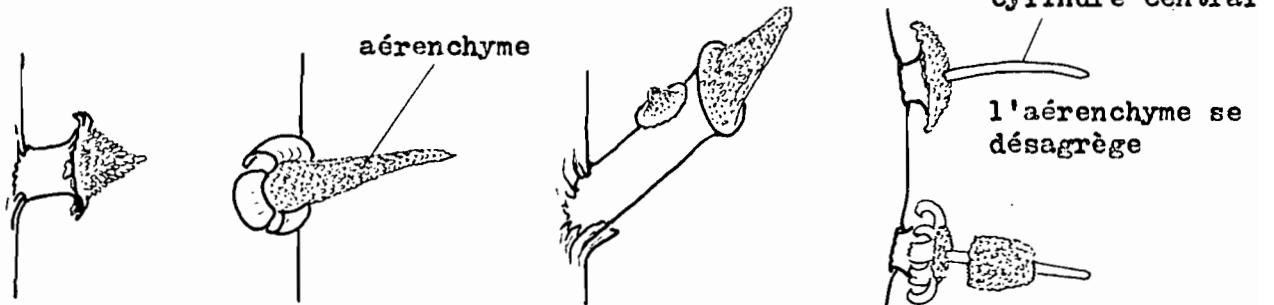


tube de verre

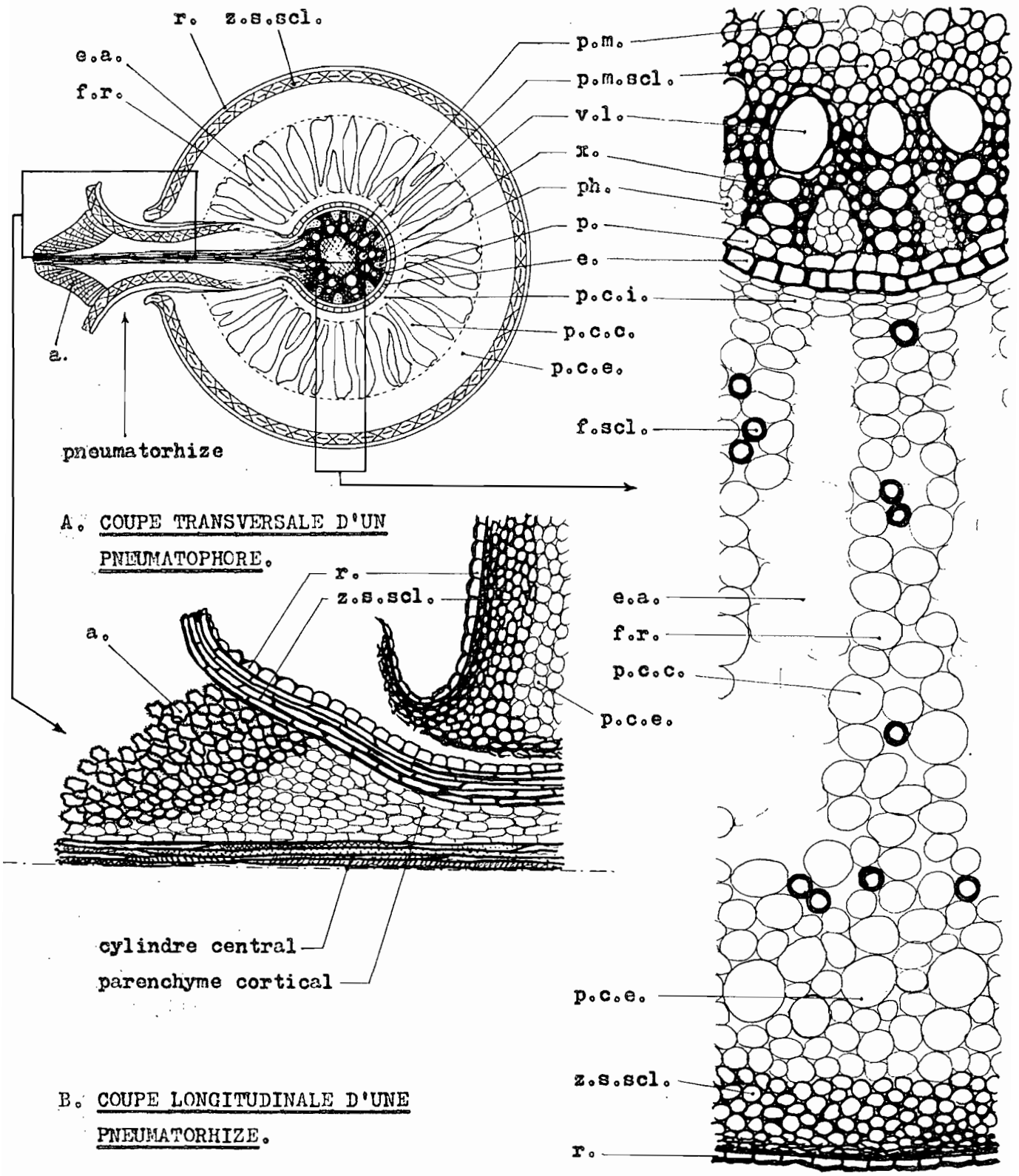


B. DISPOSITIF EXPERIMENTAL
POUR L'ETUDE DE LA RESPIRATION.

racine principale horizontale



C. QUELQUES ASPECTS DES PNEUMATORHIZES.



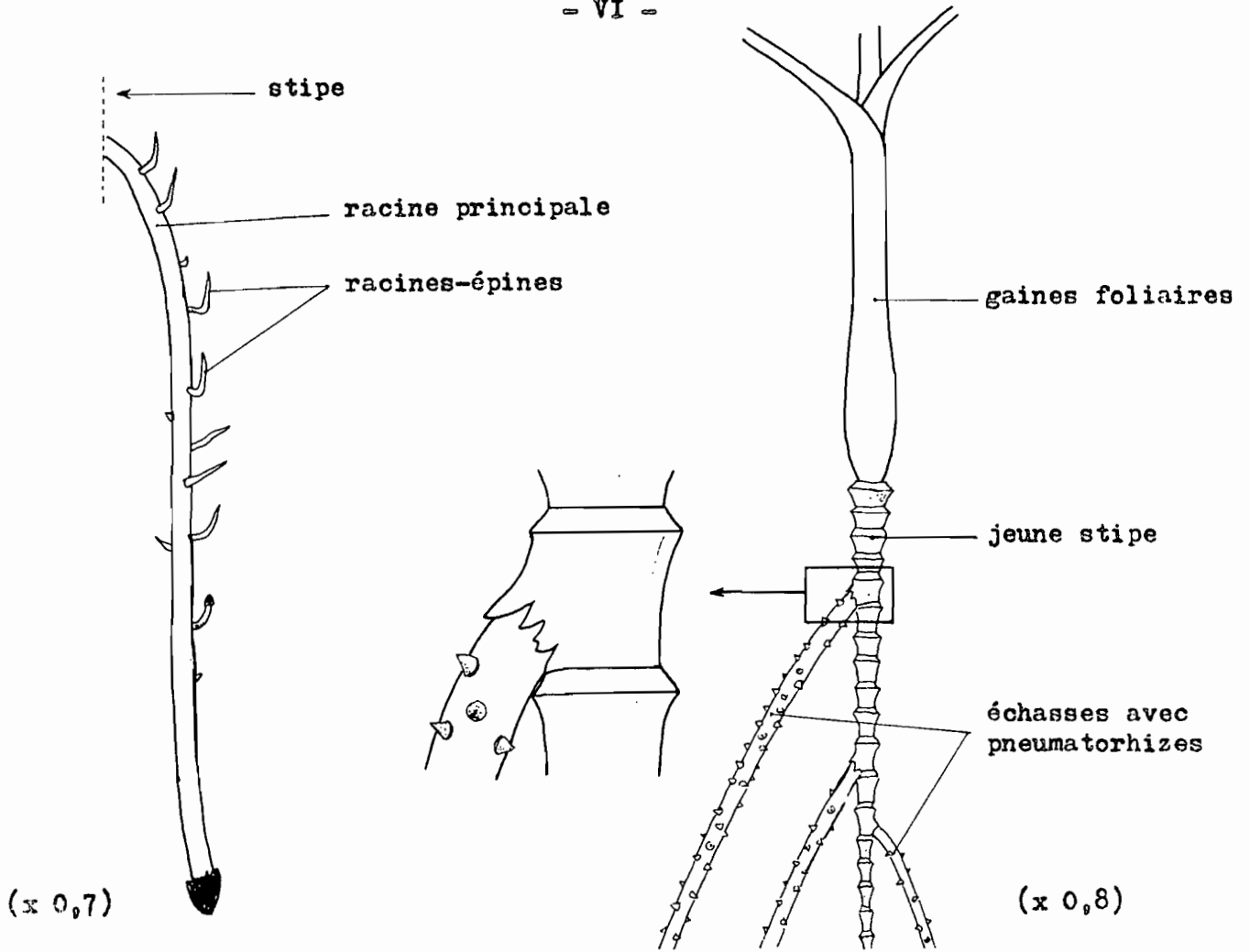
A. COUPE TRANSVERSALE D'UN PNEUMATOPHORE.

B. COUPE LONGITUDINALE D'UNE PNEUMATORHIZE.

EUTERPE OLERACEA

(voir légende planche II)

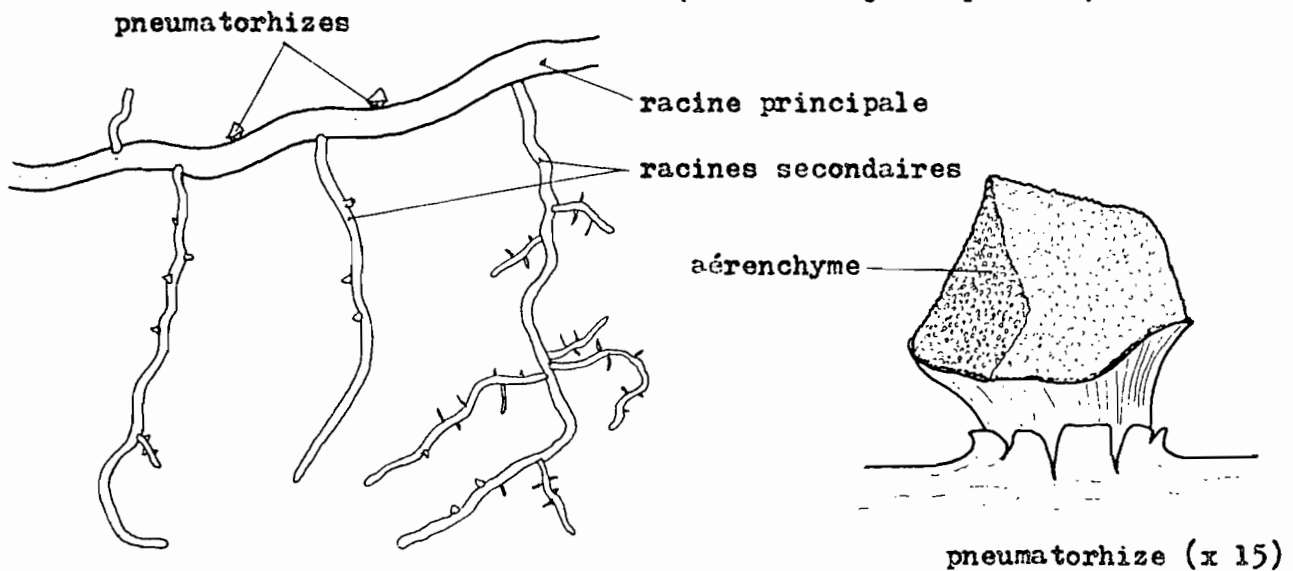
1146



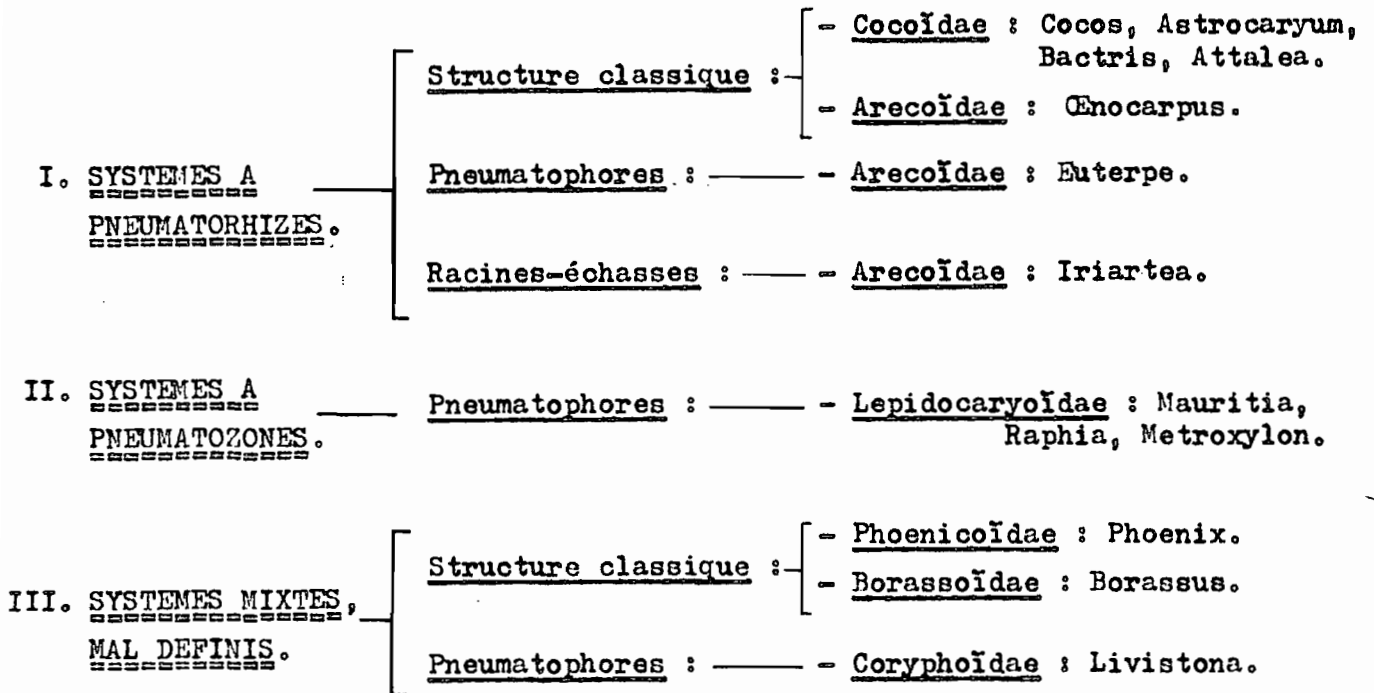
A. MAURITIA MARTIANA

B. IRIARTEA EXORRHIZA

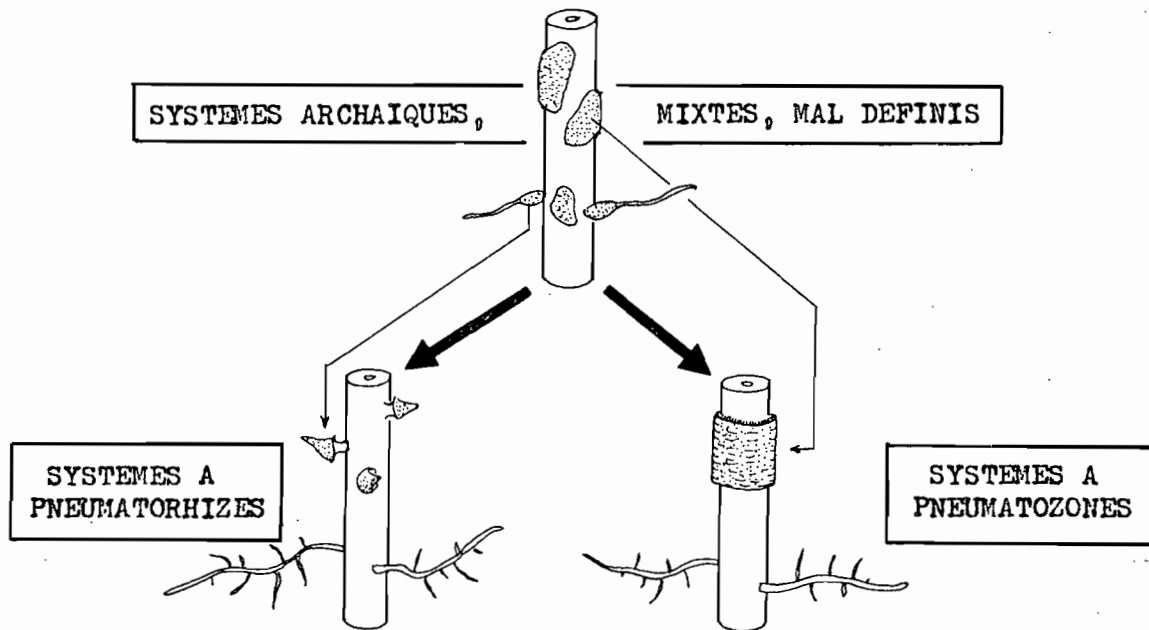
(base d'un jeune palmier)



C. COCOS NUCIFERA



A. REPARTITION DES SOUS-FAMILLES DE PALMIERS
Parmi les types respiratoires racinaires décrits.



B. HYPOTHESE DU SENS EVOLUTIF DES ORGANES RESPIRATOIRES RACINAIRES.

- planche VIII -

Mauritia flexuosa.

A. Groupe de "palmiers-bâche" sur les rives du Sinnamary.

B. Exempleire portant des racines aériennes sur le stipe.

C. Manchon de pneumatophores dressés, à la base du stipe.



A



B



C

- planche IX -

Mauritia flexuosa.

- A. Racines principales et pneumatophores, à la base du palmier (x 1).
- B. Pneumatophore ramifié (x 1).
- C. Détail des pneumatophores montrant l'alternance des zones lisses et des zones "spongieuses" - pneumatozones - (x 2).
- D. Racine principale, à la base d'un palmier, portant de petits pneumatophores - les pneumatozones et les zones lisses sont ici étroites et serrées - (x 1,5).



A



B



C



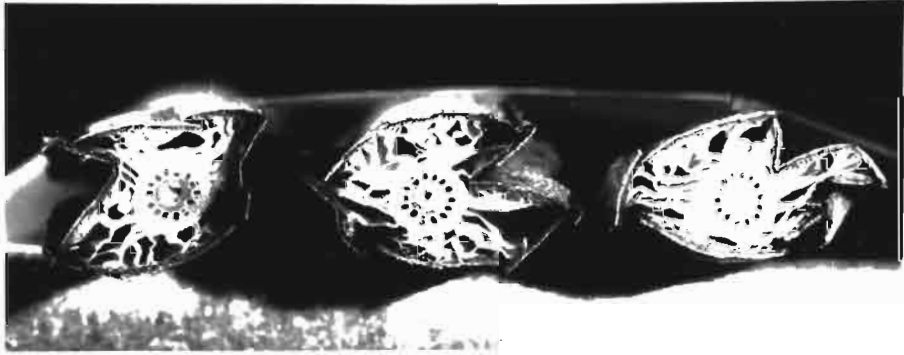
D

Mauritia flexuosa.

- A. Vue de profil d'une racine horizontale, à 30 mètres de son origine, montrant les crêtes latérales (x 2).
- B. Coupes transversales de la même racine : on distingue bien la couronne d'éléments conducteurs lignifiés, à la périphérie du cylindre central, les feuillets rayonnants du parenchyme séparant les espaces aérifères, les crêtes latérales (x 3).
- C. Détail de l'apex d'un pneumatophore montrant la coiffe et une pneumatozone (x 10).
- D. Coupe transversale d'un pneumatophore : le cylindre central est petit et le cortex, avec ses feuillets de parenchyme et ses espaces aérifères, très important (x 15).



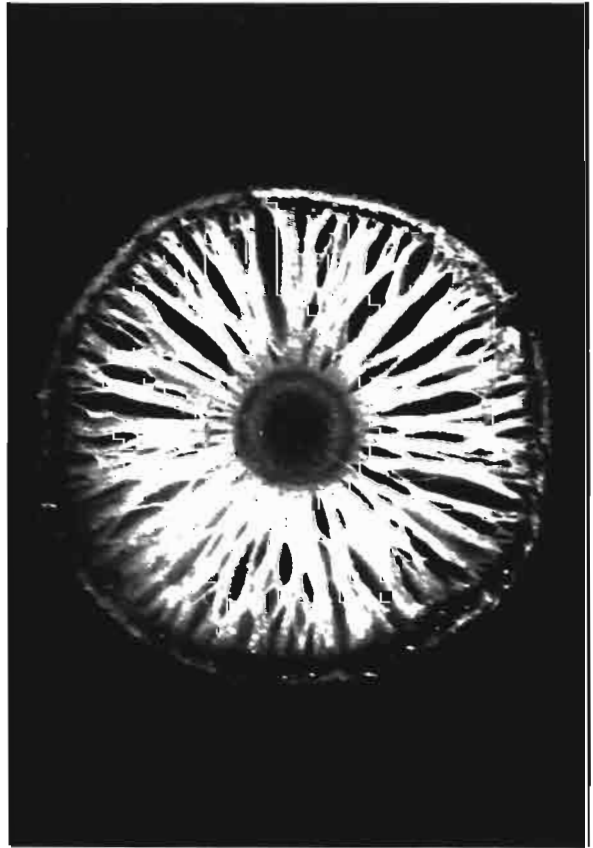
A



B



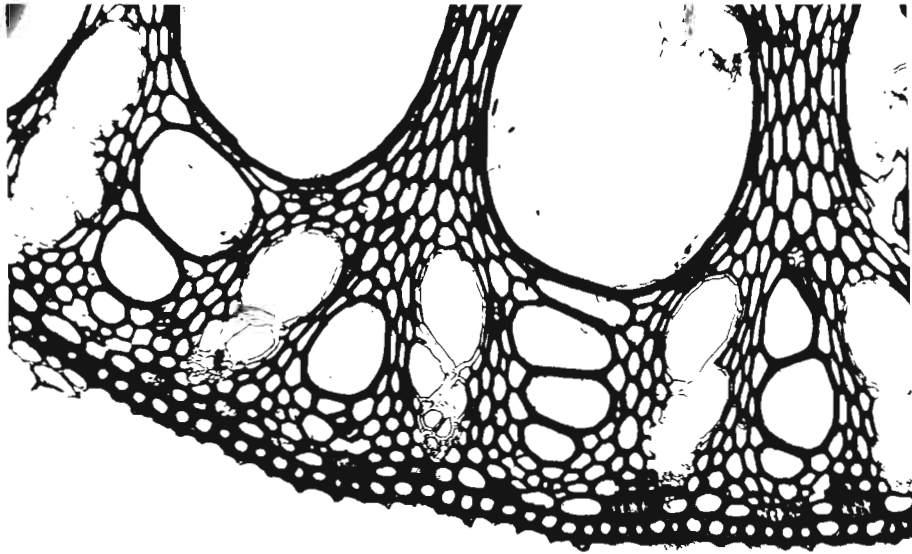
C



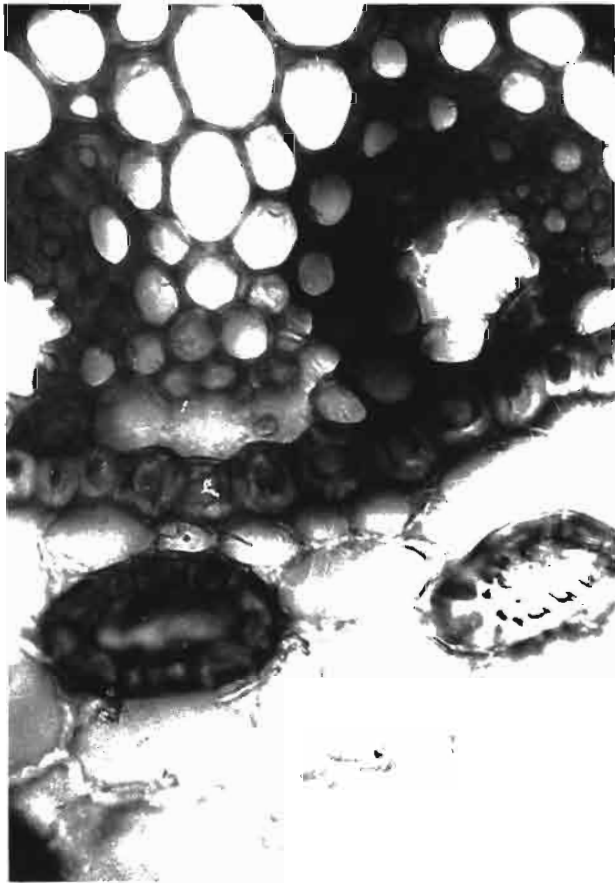
D

Mauritia flexuosa.

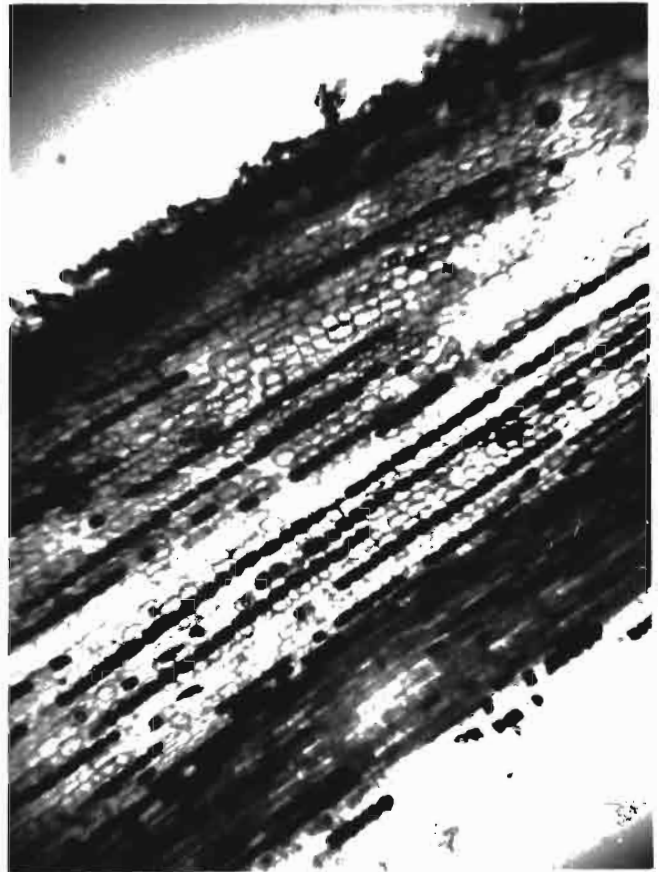
- A. Coupe transversale d'une racine horizontale ; détail de la périphérie du cylindre central (anatomie identique à celle des pneumatophores) : faisceaux de xylème et de phloème adossés au péricycle ; l'endoderme apparaît très nettement.
- B. Coupe transversale d'un pneumatophore ; détail de la région voisine de l'endoderme :
- au centre, l'endoderme avec ses cellules aux parois très épaissies de lignine ;
 - en haut, la base d'un faisceau ligneux (à gauche) et un faisceau libérien (à droite) adossés au péricycle dont certaines cellules sont lignifiées ;
 - en bas, dans le parenchyme cortical, deux sclérites aux parois très lignifiées.
- C. Coupe longitudinale d'un pneumatophore (région apicale) mettant en évidence les files de cellules à tannins (en sombre) dans le parenchyme cortical.



A



B



C

Mauritia flexuosa.

A. Coupe longitudinale d'un pneumatophore au niveau d'une pneumatozone :

- au centre, paquet de sclérites dans le parenchyme cortical;
- en haut, à droite, les fibres sclérifiées et subérisées de la périphérie puis l'aérenchyme aux cellules dressées, irrégulières.

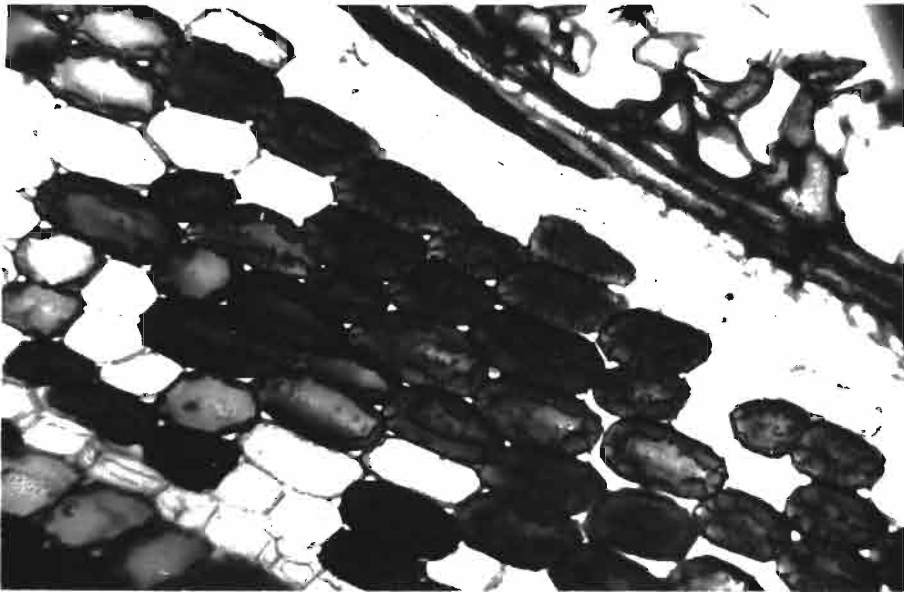
B. Coupe longitudinale d'un pneumatophore dans la région de transition entre une zone lisse (à gauche) recouverte d'un rhizoderme et une pneumatozone (à droite) dont on voit les premières cellules de l'aérenchyme issues des couches sous-jacentes au rhizoderme, repoussant ce dernier (au centre). A la limite avec le parenchyme cortical, apparaissent des fibres sclérifiées.

C. Coupe transversale d'un pneumatophore au niveau d'une zone lisse. Du centre vers la périphérie (de bas en haut sur la photo) :

- une portion de la zone médiane du parenchyme cortical avec ses cellules lâches et ses espaces aérifères,
- la zone périphérique du parenchyme cortical formée de cellules plus petites, sans méats, où l'on distingue une couronne de gros éléments conducteurs ou sécréteurs (?).
- un manchon de sclérenchyme (apparaît en plus sombre, sur la photo);
- la zone subéroïde, plus ou moins sclérifiée,
- le rhizoderme, formé de grandes cellules cutinisées, ayant la fonction d'un épiderme caulinaire, sans poils absorbants.

D. Coupe transversale d'un pneumatophore au niveau d'une pneumatozone. Du centre vers la périphérie :

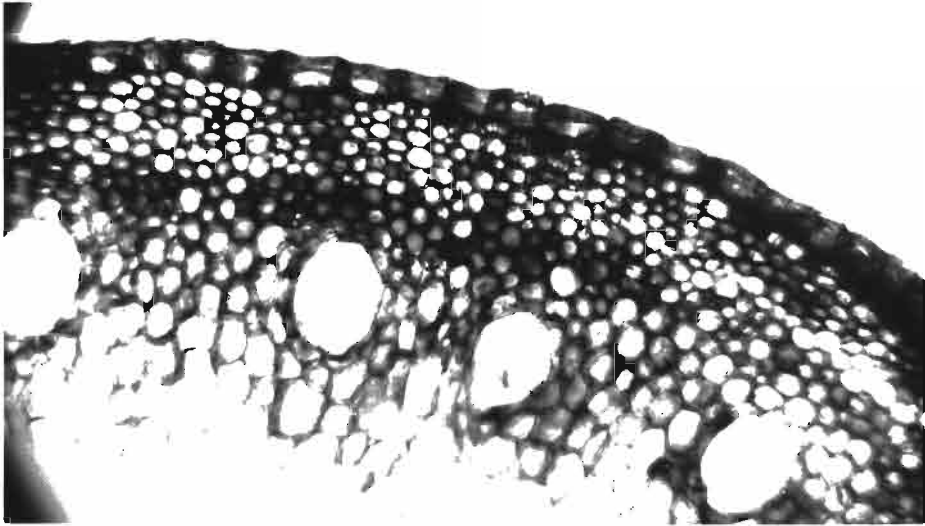
- la région périphérique du parenchyme cortical,
- des fibres très sclérifiées, laissant entre elles des cellules à paroi mince,
- la zone subéroïde,
- l'aérenchyme, dont il ne subsiste, sur cette coupe, qu'un petit flot montrant les deux couches de cellules allongées, dressées perpendiculairement à la surface du pneumatophore. Au sommet de cet flot, on distingue nettement un reste de rhizoderme.



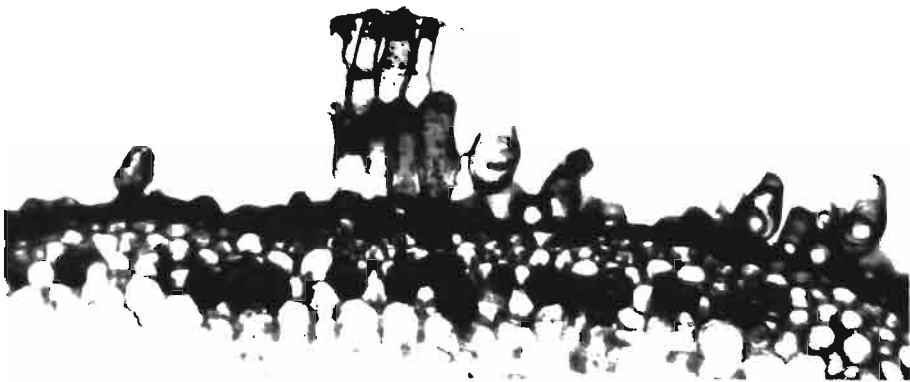
A



B



C

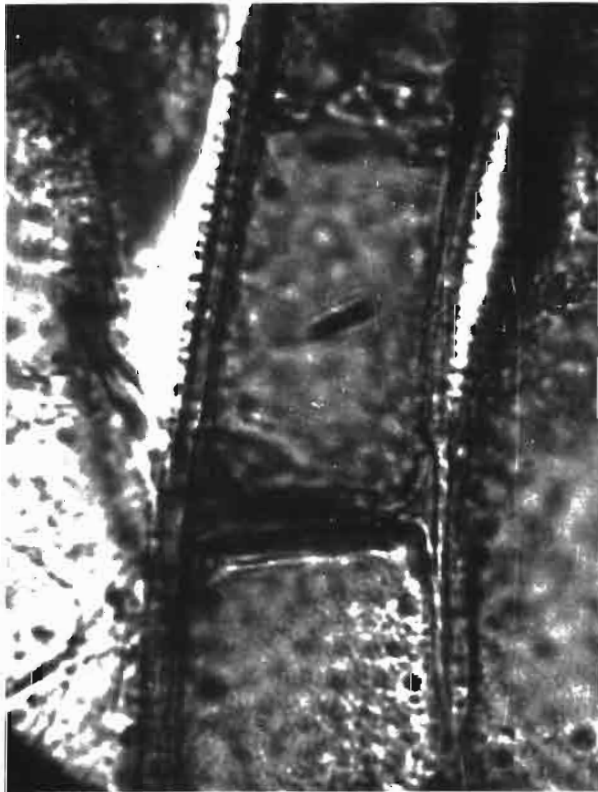
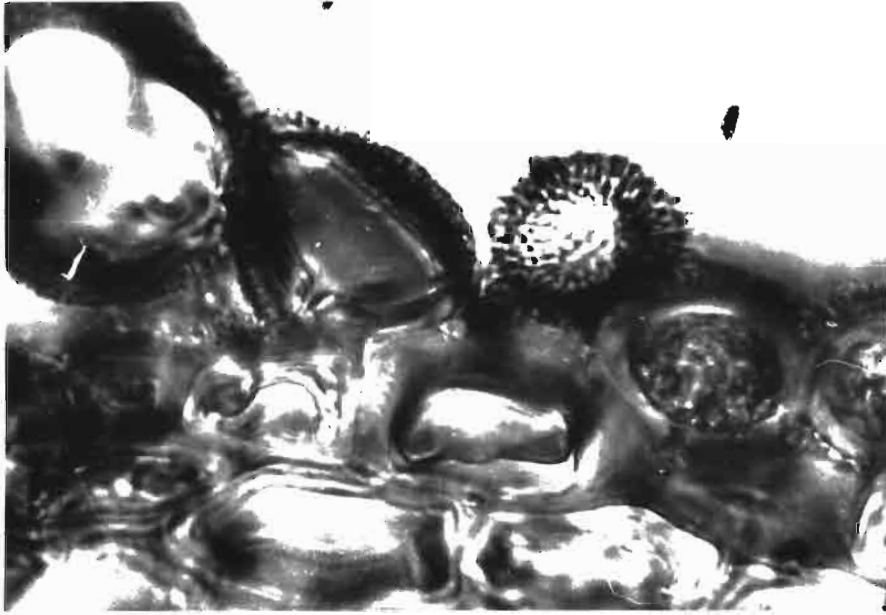


D

- planche XIII -

Mauritia flexuosa.

Détail des cellules de l'aérenchyme avec leurs parois un peu épaissies, lignifiées, peut-être subérisées, ornées extérieurement de petites verrues.



- planche XIV -

Euterpe oleracea.

A. Pinotière en forêt guyanaise.

B. Pneumatophore dressé. On distingue nettement la coiffe et les pneumatorrhizes, blanches. (x 1).

C. Pneumatophore genouillé, portant des ramifications (x 0,8).

D. Groupe de pneumatophores dans un marécage.



A



B



C



D

Euterpe oleracea.

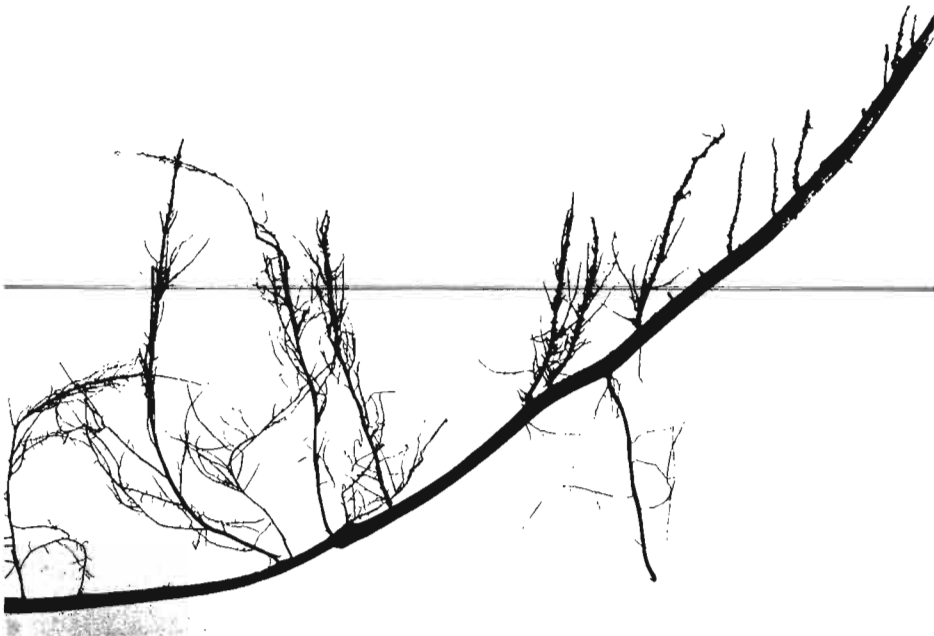
- A. Base d'un "pinot" avec son manchon de racines principales sur lesquelles on peut voir des pneumatorhizes, blanches (x 0,4).
- B. Détail des jeunes pneumatorhizes sur l'une de ces racines. Celle de droite n'a pas encore "éclaté" ; les autres épanouissent déjà à l'air libre leur aerenchyme blanc et "poudreux" (x 6).
- C. Racine principale issue de la base d'un palmier au-dessus du niveau de l'eau (matérialisé, sur la photo, par le trait rouge) - à droite - et s'enfonçant dans l'eau. Elle porte des pneumatophores pourvus de pneumatorhizes sur leur partie aérienne, de racines ~~absorbantes~~ sur leur partie immergée (x 0,3)?



A



B



C

- planche XVI -

Euterpe oleracea.

- A. Détail des pneumatorrhizes, sur la partie aérienne d'un pneumatophore (x 3,5).

- B. Apex d'un pneumatophore pourvu d'une épaisse coiffe subérisée (x 4).

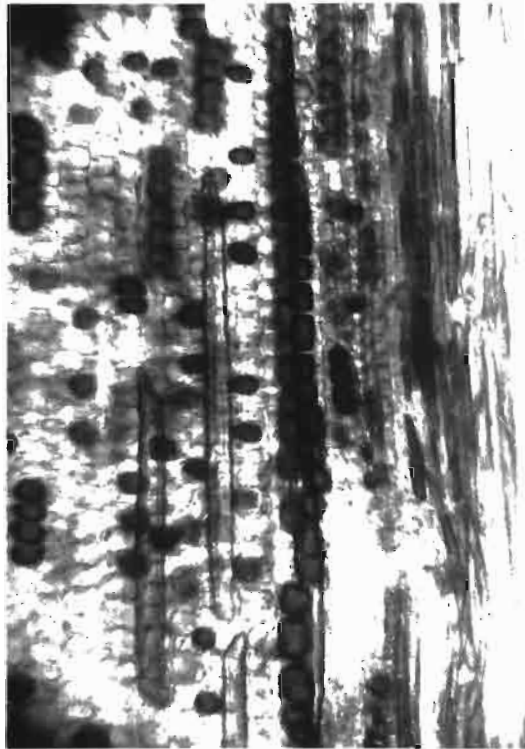
- C. Coupe longitudinale d'un pneumatophore (région apicale) : cellules à tannins (en sombre sur la photo) allongées (à droite), en files (au centre) et isolées (à gauche).



A



B



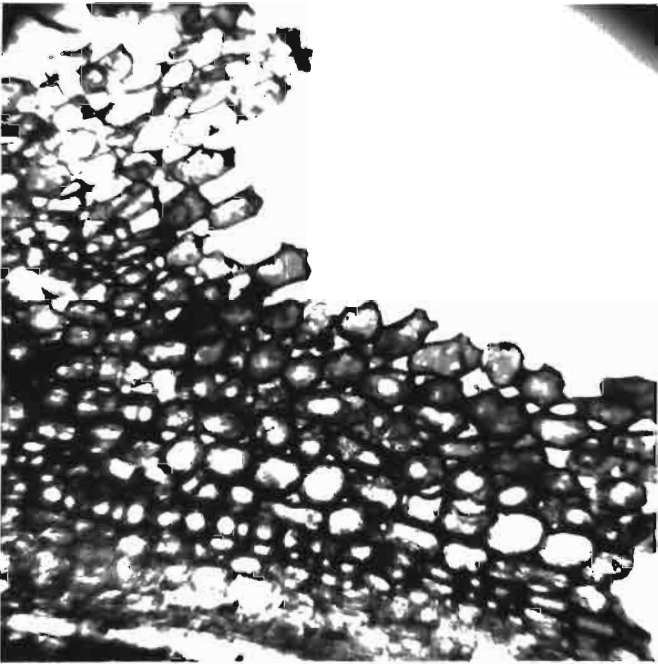
C

Euterpe oleracea.

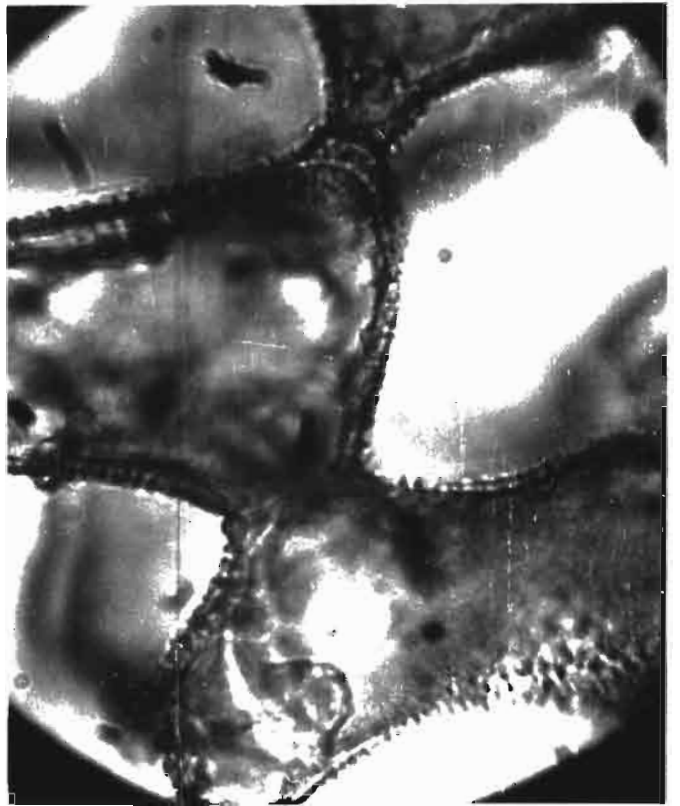
- A. Coupe longitudinale d'une pneumatophore montrant le système vasculaire, au centre, entouré du parenchyme cortical et du manchon périphérique, lignifié et subérisé, évasé en entonnoir dans sa partie extérieure au pneumatophore. L'aérenchyme, qui forme le cône, apparaît nettement en sombre sur la photo (x 23).
- B. Détail de l'aérenchyme, tissu lâche, très lacuneux, dont les cellules sont en files, dans le prolongement de celles du parenchyme cortical.
- C. Détail des cellules de l'aérenchyme, identiques, bien que moins allongées, à celles de l'aérenchyme de Mauritia flexuosa.



A



B



C

- planche XVIII -

Mauritia martiana.

A. Base des palmiers montrant, au-dessous du stipe (recouvert de racines en forme d'épines), un cône très important de racines principales portant, elles aussi, quelques "racines-épines".

B. Détail des "racines-épines" du stipe.



A



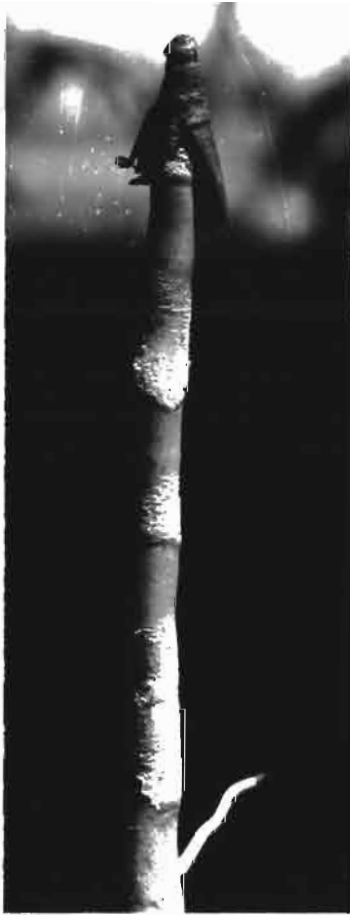
B

Raphia taedigera

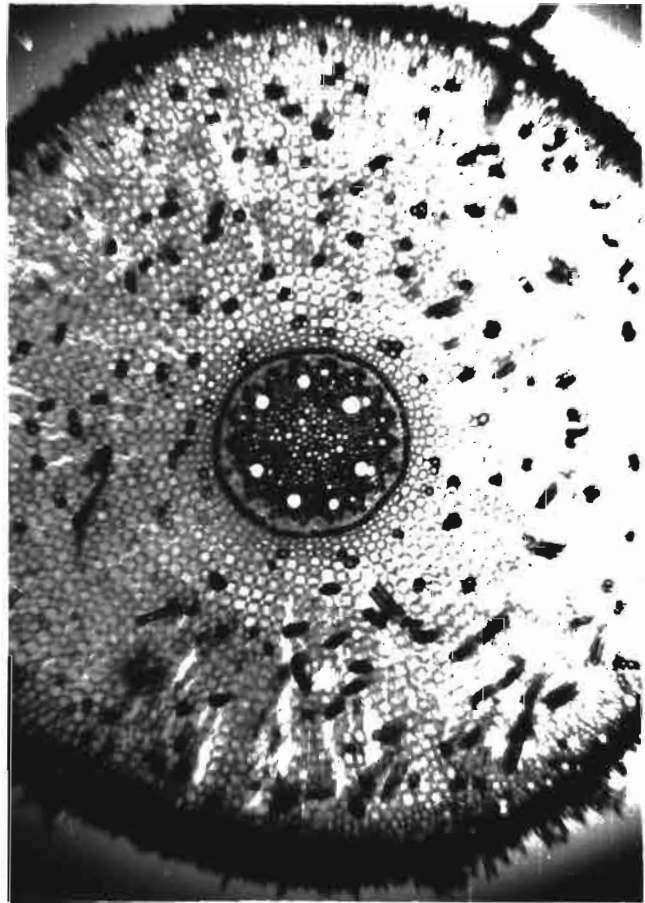
- A. Pneumatophores, à la base d'un jeune palmier (x 0,8)!
- B. Détail d'un pneumatophore montrant la coiffe et l'alternance des zones lisses et des pneumatozones -
- 3 ici, dont 1 en partie cachée par la coiffe - (
(x 1,5).
- C. Coupe transversale d'un pneumatophore au niveau d'une pneumatозone proche de l'apex : le cylindre central est petit et l'endoderme bien visible ; à ce stade, les espaces aérifères du parenchyme cortical ne sont pas encore bien ouverts ; de nombreuses sclérites et fibres sclérifiées apparaissent (en sombre), noyées dans le parenchyme. A la périphérie, on distingue l'aérenchyme (x 24)!



A



B

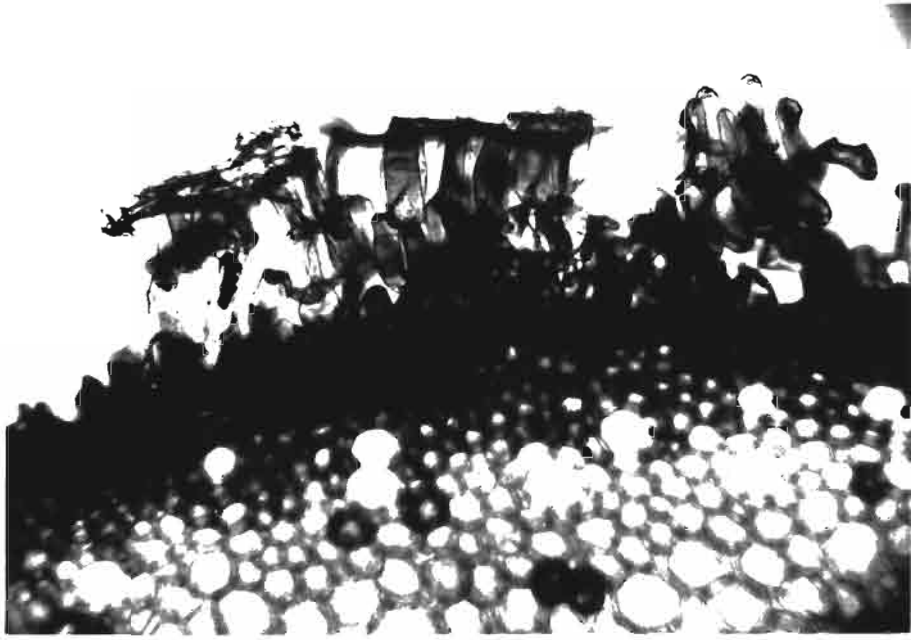


C

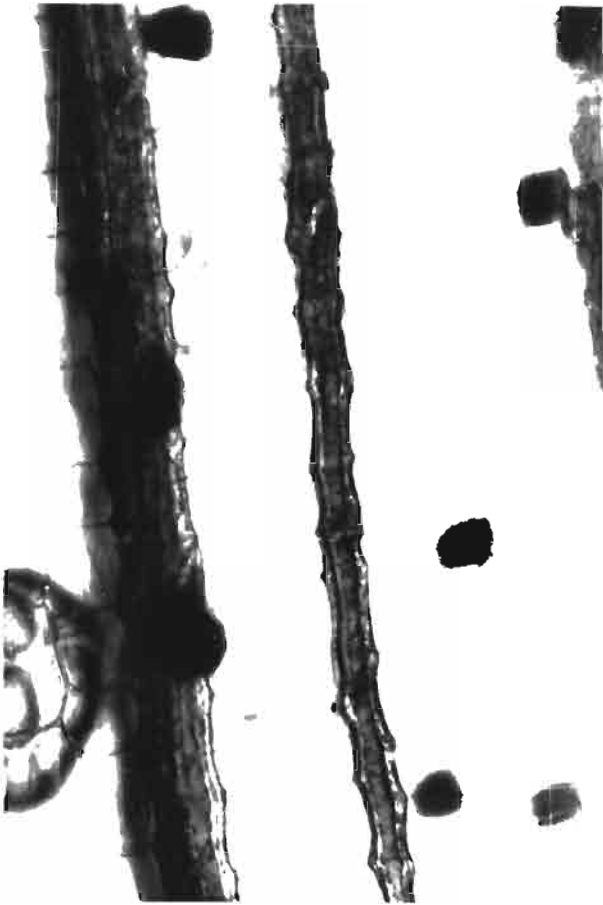
- planche XX -

Raphia taedigera.

- A. Coupe transversale d'un pneumatophore, au niveau d'une pneumatozone, montrant, à la périphérie, les cellules dressées de l'aérenchyme.
- B. Dans le cortex d'un pneumatophore, des fibres bourrées de tannins. On distingue aussi, en flou, sur un autre plan, quelques cellules à tannins isolées.
- C. Détail des cellules de l'aérenchyme.



A



B



C

- planche XXI -

Iriartea exorrhiza.

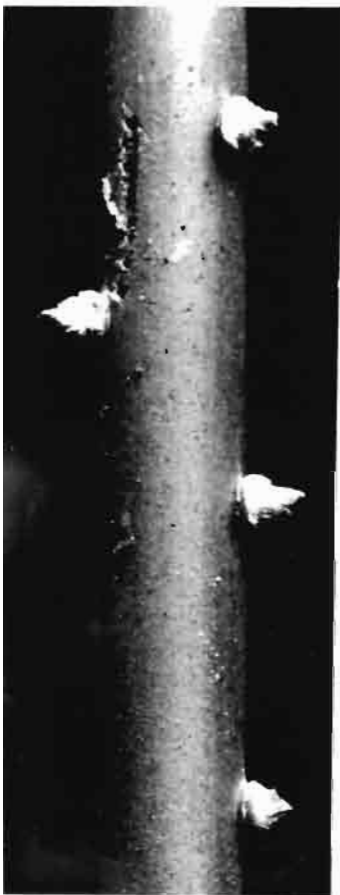
- A. "Awara-mon-père", dans la végétation ripicole, au bord du Sinnamary.
- B. Racines-échasses d'un jeune palmier portant quelques épines blanchâtres (pneumatorhizes), visibles en bas, à droite. En haut, à gauche, apparait une racine nouvellement formée dont la coiffe n'est pas tombée et qui ne possède pas encore de pneumatorhizes (x 0,3).
- C. Détail des pneumatorhizes d'une jeune racine (x 3).
- D. Sommet du cône d'échasses d'un palmier âgé (x 0,2).
- E. Détail d'une racine âgée : les pneumatorhizes se sont lignifiées et transformées en épines (x 1).



A



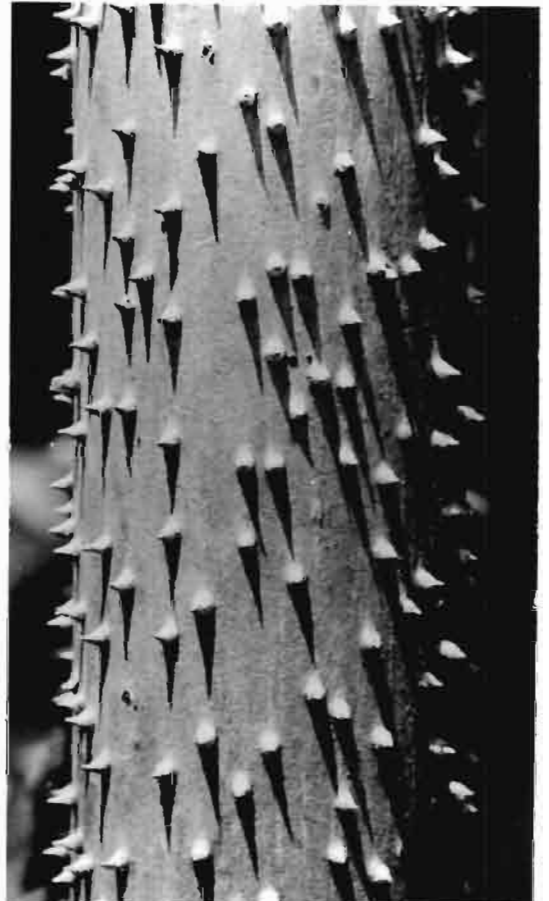
B



C



D



E

- planche XXII -

Cocos nucifera.

A. Cocotiers, sur le littoral, à Cayenne.

B. Racine principale et pneumatorhizes (x 3).



A



B

Attalea regia.

A. "Maripa", au bord du Sinnamary.

B. Racine principale âgée montrant quelques pneumatorhizes dont l'aérenchyme s'est désagrégé et a disparu. Il ne reste plus, dressé au centre de chacune d'elles, que le système vasculaire (x 4).

Bactris campestris.

C. Palmiers, dans une savane marécageuse des environs de Cayenne.

D. Racine secondaire avec de nombreuses pneumatorhizes (x 0,5).



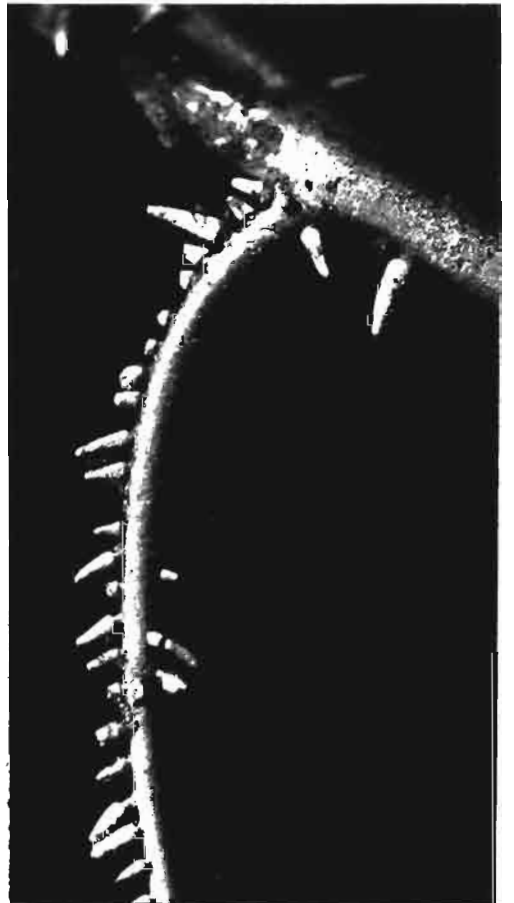
A



B



C



D

- planche XXIV -

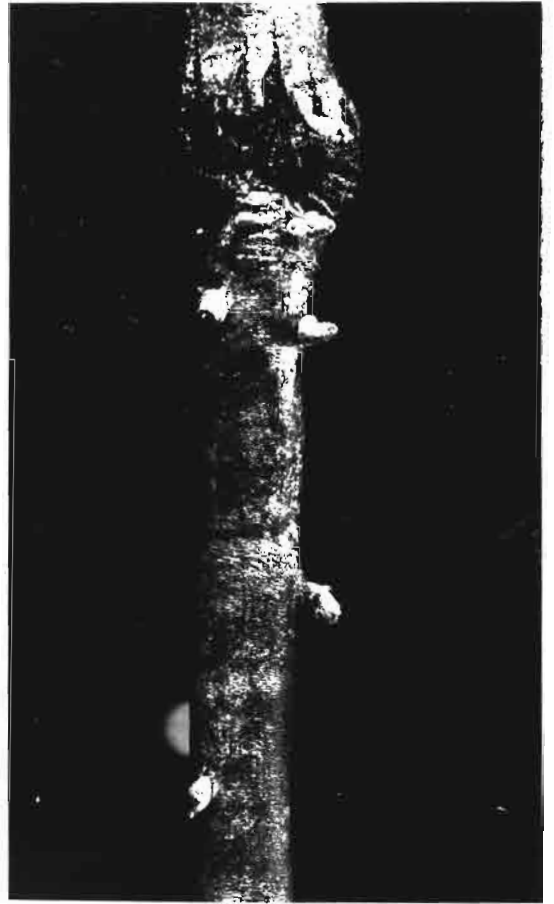
Astrocaryum sciophilum.

A. "Mourou-mourou", dans la forêt primaire de Guyane.

B. Racine principale portant quelques pneumatorhizes
(x 2,5).



A



B

- planche XXV -

Enocarpus.

- A. O. bacaba ("Comou"), sur les rives du Sinnamary.
- B. Pneumatorhize, sur une racine principale (x 3,5).
- C. O. oligocarpa ("Patawa"), au bord du Sinnamary.
- D. Racine principale portant des pneumatorhizes disposées régulièrement selon 4 génératrices - 2 sont visibles ici - (x 2,5).



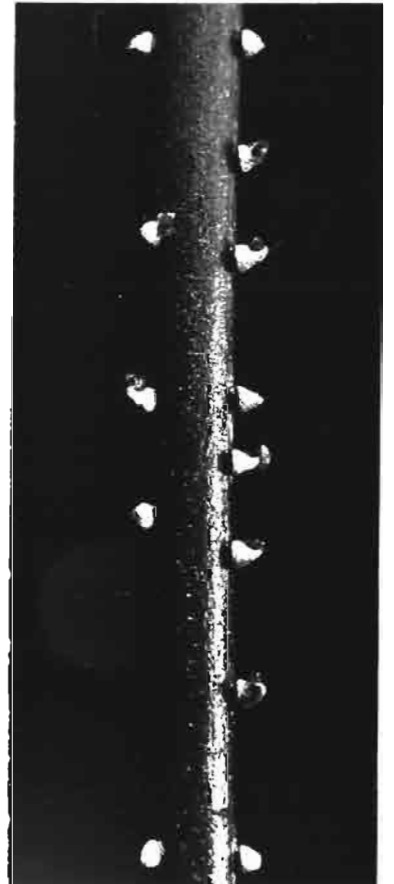
A



B



C



D