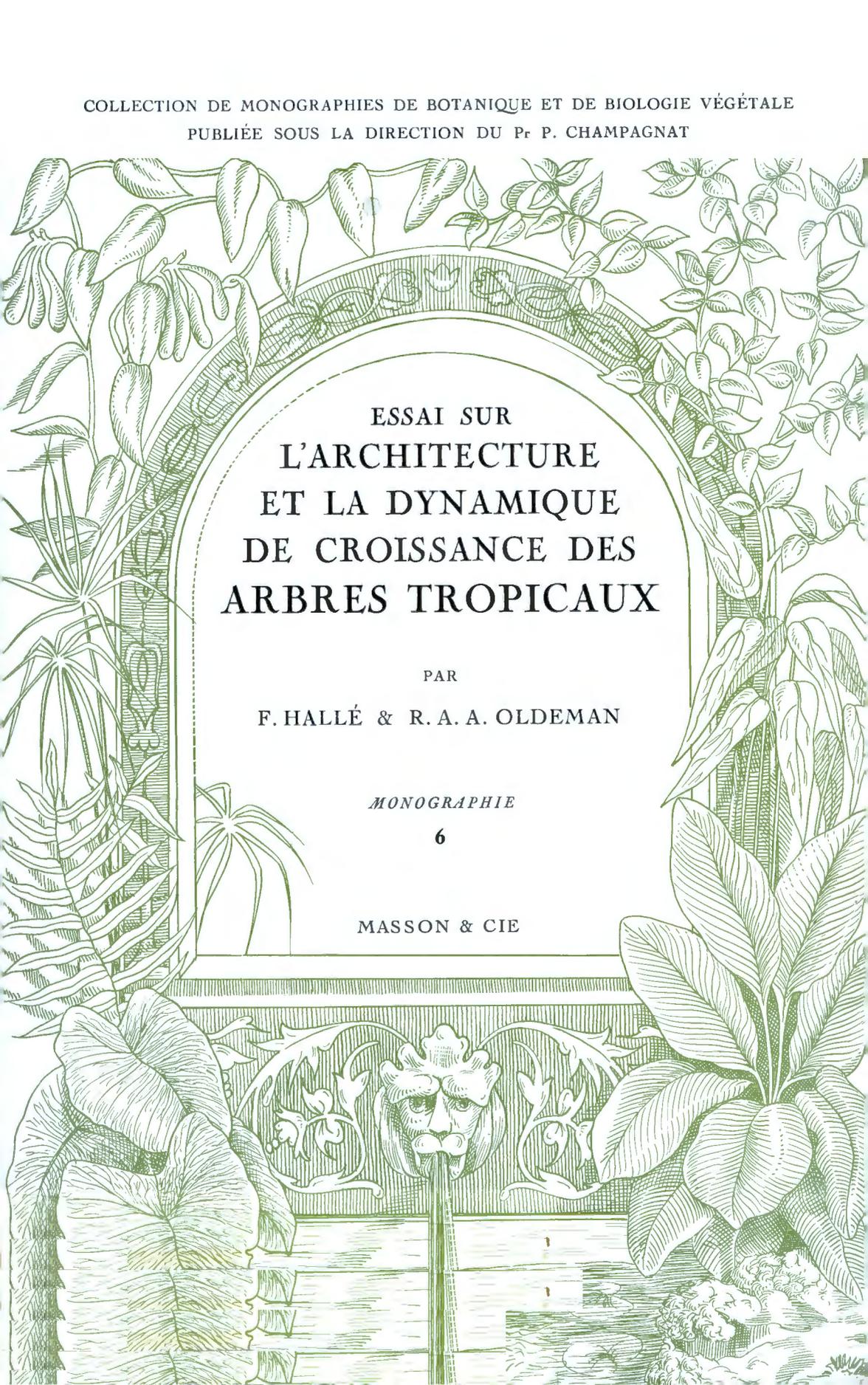


COLLECTION DE MONOGRAPHIES DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE VÉGÉTALE
PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DU Pr P. CHAMPAGNAT

A detailed botanical illustration in green ink. It features a large, arched structure resembling a trellis or archway, supported by various plants. On the left, there are long, narrow leaves and clusters of small flowers. On the right, there are larger, broader leaves. The archway itself is decorated with intricate patterns. In the center, below the arch, is a fountain with a central spout and a decorative basin. The background is filled with various tropical plants, including palm-like leaves and large, heart-shaped leaves. The overall style is that of a scientific or artistic botanical drawing.

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

PAR
F. HALLÉ & R. A. A. OLDEMAN

MONOGRAPHIE

6

MASSON & CIE

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

À LA MÊME LIBRAIRIE

Collection de monographies de Botanique et de Biologie végétale

publiée sous la direction du P^r P. CHAMPAGNAT :

- N^o 1. — *Aspects et mécanismes de la vernalisation*, par M^{me} C. PICARD. 1968. 125 pages, 25 figures.
- N^o 2. — *Les mycorrhizes*, par B. BOULLARD. 1968. 135 pages, 34 figures.
- N^o 3. — *Biologie de la vigne. Acquisitions récentes et problèmes actuels*, par F. BUGNON et R. BESSIS. 1968. 160 pages, 71 figures.
- N^o 4. — *La phyllotaxie*, par J. E. LOISEAU. 1969. 224 pages, 158 figures.
- N^o 5. — *La forêt*, par C. JACQUIOT. 1970. 160 pages, 45 figures.
- N^o 7. — *De la cellule à l'organisme*, par J. P. LARPENT. 1970. 140 pages, 81 figures.
- N^o 8. — *Des ovules aux graines*, par M. FAVRE-DUCHARTRE. 1970. 136 pages, 80 figures.

Monographies de Physiologie végétale publiées sous la direction du P^r PILET :

- N^o 1. — *Le catabolisme auxinique*, par P.-E. PILET et Th. GASPARD. 1968. 148 pages, 36 figures, 28 schémas, 24 tableaux.
- N^o 2. — *Transformations tumorales*, par P. MANIGAULT. 1968. 114 pages, 31 figures, 4 planches, 10 tableaux.
- N^o 3. — *Le métabolisme des lipides dans les plantes supérieures*, par P. MAZLIAK. 1968. 224 pages, 66 figures, 106 schémas, 45 tableaux.
- N^o 4. — *La nutrition minérale des végétaux*, par M. V. HOMÈS et G. H. VAN SCHOOR. 1969. 164 pages, 45 figures, 61 tableaux.
- N^o 5. — *Différenciation fongique*, par G. TURIAN. 1969. 148 pages, 30 figures, 10 tableaux, 2 planches.
- N^o 6. — *Les obstacles à la germination*, par D. CÔME. 1970 (*sous presse*).
- N^o 7. — *Phytochrome : photomorphogénèse et photopériodisme*, par P. ROLLIN. 1970 (*sous presse*).
- N^o 8. — *L'éthylène : métabolisme et activité métabolique*, par CHON-TON-PHAN. 1970 (*sous presse*).



COLLECTION DE MONOGRAPHIES DE BOTANIQUE
ET DE BIOLOGIE VÉGÉTALE PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION
DU P^r P. CHAMPAGNAT

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

par

F. HALLÉ et R. A. A. OLDEMAN

Ecole Supérieure des Sciences
Brazzaville, Congo

Centre ORSTOM
Cayenne, Guyane

MONOGRAPHIE

6

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS-VI^e

1970

*Tous droits de traduction, d'adaptation
et de reproduction par tous procédés,
réservés pour tous pays*

© *Masson et C^{te}, Paris, 1970*

Imprimé en Belgique

PRÉFACE DE LA COLLECTION

COMME TOUTE AUTRE SCIENCE, *la Biologie Végétale progresse rapidement.*

Des chercheurs, sans cesse plus nombreux, qui n'ont jamais été plus actifs ni plus enthousiastes, scrutent tous les aspects de la vie des plantes, auxquelles ils arrachent un à un leurs secrets.

Ces renseignements étant malheureusement dispersés dans des publications de plus en plus spécialisées et chaque jour plus nombreuses, il devient difficile d'avoir une vue synthétique de cette avance.

Nous savons bien que notre époque est celle de la spécialisation, qui est nécessaire pour faire progresser la Science; mais nous constatons qu'elle nous amène à ignorer les efforts des autres et à croire que son propre domaine est le seul valable.

Si les botanistes d'expression française disposent, maintenant, d'un ensemble de plus en plus complet de traités, de manuels et de précis, qui naguère faisaient cruellement défaut, il leur manque toutefois des livres plus directement inspirés par les résultats récents de la recherche, qui précisent les voies suivies pour parvenir aux connaissances actuelles sans ignorer les incertitudes subsistantes, ni les développements attendus.

C'est pour satisfaire ce besoin qu'il nous a semblé utile de créer cette Collection.

Nous avons voulu des ouvrages courts (150 pages environ), sur des sujets limités, mais d'intérêt certain, parce que beaucoup d'Auteurs seraient dans l'impossibilité d'entreprendre une tâche plus lourde; parce que, aussi, les lecteurs hésitent de plus en plus à étudier des mises au point très longues.

Ces petits livres, rédigés sans termes techniques, s'adressent :

— *Aux jeunes chercheurs qui se doivent d'acquérir, en dehors de leur propre domaine, nécessairement limité, une culture aussi vaste que possible.*

— *Aux enseignants, qu'ils soient ou non en même temps des chercheurs, qui n'ont jamais eu à mettre à la portée de leur auditoire une matière aussi riche et aussi diverse.*

— *Aux maîtres de l'enseignement secondaire, qui doivent comprendre que la part de plus en plus restreinte, qui est faite aux sciences biologiques dans les réformes successives, est insuffisante. Puisse notre effort les aider à faire triompher l'idée que la Biologie doit nécessairement tenir une place grandissante dans la culture générale.*

— *Aux étudiants naturellement, à ceux qui, demain, seront responsables de la Science et de ses techniques. Trop souvent encore, ils attendent que soit versée dans leur esprit une matière aussi digeste que possible. Or, il est indispensable qu'ils apprennent à travailler seuls; qu'ils s'entraînent à assimiler des données nouvelles, sans l'aide directe du maître. C'est ainsi qu'ils s'adapteront à cette formation permanente dont chacun sent l'impérieuse nécessité.*

— *Ces livres intéresseront aussi tous ceux, amateurs ou professionnels, qui sont en contact avec la vie végétale.*

Que tous soient assurés que notre but est de les servir.

P. CHAMPAGNAT.

PRÉFACE

L E LIVRE de F. Hallé et R. Oldeman comble une lacune importante de nos connaissances dans le domaine de l'architecture des végétaux ligneux.

Les formes arborescentes sont, certes, étudiées par de nombreux spécialistes, mais les domaines où s'affirme leur compétence restent le plus souvent trop indépendants : l'Epicéa semble appartenir à un autre monde que le Pommier ; le forestier comme l'arboriculteur ne s'intéressent pas vraiment aux résultats acquis sur une espèce en apparence inutile à l'homme.

Il en résulte des généralisations trop hâtives, d'autant plus que les espèces des pays à climat tempéré tendent à garder, dans bien des esprits, la position privilégiée qui était celle de notre planète dans l'univers d'avant Galilée.

Seule une analyse détaillée, faite dans ce « biotope conservateur » et immensément riche qu'est la forêt tropicale humide, par des observateurs compétents et passionnés, ayant le goût de l'expérimentation, pouvait conduire à la synthèse dont nous avons besoin.

Il n'est pas question de minimiser le rôle qu'ont joué les chercheurs européens ou nord-américains. Les principes généraux de la ramification, tels qu'ils ont, par exemple, été définis par les grands morphologistes que sont W. Troll et W. Rauh gardent toute leur valeur et servent de base aux physiologistes qui tentent, actuellement, de comprendre les mécanismes de la basitonie et de l'acrotonie.

F. Hallé et R. Oldeman apportent d'autres données, utilisent d'autres critères, négligés ou nouveaux : croissance rythmique ou continue, durée de vie et mode de fonctionnement d'un point végétatif terminal ou latéral, position des fleurs ou inflorescences, plagiotropisme plus ou moins stable et précoce, générateur de différenciations entre les axes, etc.

Leur combinaison conduit à un foisonnement de formes, regroupées en modèles. Un cadre assez vaste est ainsi mis en place, dans lequel peuvent être introduites, après discussion, toutes les observations à venir.

Tous ceux qui s'intéressent aux relations entre les formes actuelles et les formes fossiles, entre la morphologie des ligneux et celle des végétaux herbacés, tous ceux qui s'interrogent sur la phylogenèse des fonctionnements méristématiques ou sur les rapports entre architecture et taxonomie trouveront dans les pages qui suivent matière à réflexion.

Un domaine immense est ouvert aux expérimentateurs : il s'agit maintenant de dégager une hiérarchie entre les principes généraux, de comprendre leurs mécanismes, de maîtriser la transformation d'un modèle en un autre, de préciser comment des facteurs écologiques peuvent opérer cette transformation ou une sélection, pourquoi il y a des familles riches et des familles pauvres en types architecturaux, etc. Les analyses de l'école d'Orsay peuvent, à cet égard, servir de modèle.

Les auteurs ne prétendent pas avoir fait œuvre définitive ; ce livre n'est qu'une étape vers le but qu'ils se sont fixé. Ils accueilleront avec faveur toute observation ou toute critique. Les discussions qui en résulteront ne peuvent qu'accélérer le progrès.

P. CHAMPAGNAT,

Janvier 1970



AVANT-PROPOS

à WIL, à ODILE
qui gardent la maison lorsque nous
sommes en forêt.

LA PLUPART des faits exposés dans cet ouvrage ont été mis en évidence grâce aux moyens rassemblés dans les laboratoires de l'ORSTOM en Côte d'Ivoire et en Guyane; l'un de nous (F. H.) a travaillé, au Centre d'Adiopodoumé, de 1963 à 1968; son collaborateur (R. O.) est affecté au Centre de Cayenne depuis 1965, année au cours de laquelle, et pendant deux mois, nous avons travaillé ensemble dans la forêt guyanaise et au laboratoire, inaugurant ainsi notre œuvre commune. Nous tenons à assurer de notre reconnaissance les directeurs des deux centres, ainsi que les personnalités de la Direction Générale dont l'appui ne nous a jamais fait défaut.

Nous avons aussi à cœur d'exprimer ici notre gratitude envers ceux qui nous ont aidés dans la réalisation de ce travail : M. le Professeur Mangenot (Orsay) et M. le Professeur de Wit (Wageningen), à qui nous devons notre formation de botanistes tropicaux; M. le Professeur Champagnat (Clermont) qui a bien voulu accueillir notre mémoire dans sa collection des Monographies de Biologie végétale; M. le Professeur Corner (Cambridge) dont la Théorie du Durian a été pour nous un véritable catalyseur; M. le Professeur Nozeran (Orsay), qui nous a communiqué de nombreux documents originaux, et à qui nous sommes redevables de multiples conseils, sans lesquels ce travail n'aurait pu voir le jour. Qu'ils veuillent bien trouver ici l'expression de notre reconnaissance et de notre respectueuse admiration.

F. H.

R. A. A. O.

INTRODUCTION

HISTORIQUE

L'étude de la forme des arbres est trop souvent négligée par les botanistes des régions tropicales. Les diagnoses, les révisions taxonomiques et les ouvrages classiques de détermination utilisent en priorité les caractères de la reproduction sexuelle (structure des inflorescences, des fleurs, des fruits et des graines), pour décrire les plantes et les distinguer entre elles. Si des caractères végétatifs sont mentionnés dans ces ouvrages, il s'agit presque toujours de caractères morphologiques *non structuraux*, c'est-à-dire, non reliés de façon évidente à l'*architecture* de la plante ; ce sont des caractères tels que la présence de latex, la texture du rhytidome, la présence d'un indument sur les jeunes axes, la forme, les dimensions, la pilosité et la consistance des limbes, etc.

Quant aux caractères végétatifs structuraux — ou architecturaux — ils n'ont été étudiés que par une minorité de botanistes depuis le début de la Botanique scientifique, et les résultats de ces recherches étaient généralement si controversés qu'ils n'occupent le plus souvent qu'une place restreinte dans les ouvrages consacrés aux arbres des Tropiques. Dans son étude des *Life Form Systems*, qui accorde plus de place à la physiologie qu'à la structure, Du Rietz (1931), traduit l'orientation principale de ces travaux. Une ligne de recherches plus analytique a été suivie par les botanistes qui, pendant les années 1890 à 1930, étaient associés, de près ou de loin, aux travaux du Jardin Botanique de Buitenzorg (par exemple Treub, Schimper, Massart, Klebs, Haberlandt, Schoute, Coster). Parmi les travaux récents, assez rares, qui réservent une place importante à l'architecture des arbres tropicaux, nous citerons ceux de Rauh (1950) ; Corner (1952) ; Holttum (1955, 1961) ; McClure (1966) ; Jenik (1967) ; Roux (1965, 1968) ; Tomlinson (1962, 1968).

A l'heure actuelle, si nos connaissances sur l'architecture des arbres des régions tempérées sont relativement complètes, grâce aux travaux de Troll (1937), Rauh (1939), Champagnat (1947, 1954, 1965 *a* et *b*), Thimann (1957) et Koslowski (1963, 1964), la forme et la dynamique de croissance des arbres tropicaux restent encore fort mal connues, même lorsqu'il s'agit d'arbres utiles ou cultivés. Et ceci, qui est vrai des parties aériennes de ces arbres, l'est plus encore des parties souterraines, en dépit de leur importance agronomique et sylvicole évidente.

L'étude des caractères architecturaux ne peut être entreprise sur le matériel d'herbier, lequel reste, encore actuellement, la source principale de nos connaissances relatives aux arbres des régions chaudes ; une telle étude demande des observations prolongées en pays tropical, dans des conditions de travail qui sont encore trop rarement réalisées.

Le présent ouvrage est une tentative de description, et d'interprétation morphogénétique, de quelques modèles architecturaux observés chez des arbres des Tropiques. Nous espérons ainsi apporter quelques points de vue nouveaux relatifs à la biologie de ces végétaux, dont l'importance théorique pour la compréhension des flores actuelles n'est plus à démontrer.

ORIGINE GÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Les espèces arborescentes étudiées ci-dessous appartiennent presque toutes à la forêt tropicale dense humide (Congo, Côte d'Ivoire, Antilles, Guyane, Gabon). Une étude de l'architecture des arbres ne pouvait trouver, pour voir le jour, un milieu plus favorable que celui-ci, qui abrite, pour des raisons historiques et climatologiques, plus de formes végétales qu'aucun autre, et en particulier, plus de formes végétales simples.

L'abondance des formes, dans la forêt tropicale humide, trouve une explication satisfaisante dans la remarquable constance, en sous-bois, de conditions favorables à la croissance végétale. P. Cachan et J. Duval (1963) ont montré la stabilité de ces conditions écologiques, au cours de l'année, dans la forêt du Banco (Abidjan) ; cette stabilité semble être le trait le plus important de l'écologie du sous-bois tropical. Elle permet à des groupes en pleine évolution actuelle de coexister avec des formes pourvues seulement du strict minimum d'aptitudes compétitives nécessaires à leur survie, véritables reliques qui seraient éliminées d'un milieu moins constamment favorable.

Notre étude porte surtout sur les petits arbres du sous-bois, de 1-15 mètres de hauteur, et sur les formes de jeunesse des grands arbres.

L'analyse morphologique des très grands arbres (30-60 mètres) pose des problèmes particuliers. Abordée de front, cette analyse semble être rigoureusement impossible, et l'est en effet ; ces êtres vivants démesurés défient l'analyse. Sur le plan physiologique, des évaluations sont possibles, dont l'utilité est incontestable, malgré leur caractère subjectif, lorsqu'il s'agit de déterminer les arbres sur le terrain : voir Schnell (1950), Corner (1952), Allen (1956), Aubréville (1959), Taylor (1960), Voorhoeve (1965), etc. Mais, sur le plan morphologique, l'analyse est devenue impossible : ceci est lié à la nature même de ces plantes, à l'immense durée de leur vie, à leur soumission forcée aux conditions écologiques, dont les variations s'amplifient, et dont les effets irréversibles s'accu-

mulent, à mesure que le jeune arbre s'élève à travers les strates successives de la forêt.

A cette défaillance des méthodes habituelles de l'étude morphologique, viennent s'ajouter des difficultés pratiques d'observation : manque de recul en forêt, écran formé par les strates inférieures, déformations perspectives, etc. Si elle ne peut guère être abordée de front, l'étude de la forme des grands arbres peut valablement être entreprise de façon indirecte, par l'étude de leurs formes de jeunesse. Dans la vie d'un grand arbre de la forêt tropicale, on peut en effet distinguer trois phases, d'inégales valeurs quant aux possibilités d'analyse morphologique.

— La première phase débute à la germination et se poursuit jusqu'à la mise en place, dans l'appareil végétatif, des mécanismes et des rythmes morphogénétiques définitifs. L'arbre se présente sous la forme d'une plantule ; généralement de dimensions modestes, cette dernière peut acquérir, chez les arbres tropicaux, des dimensions importantes, accordées aux dimensions géantes de l'adulte (plantules dépassant 5 m de hauteur chez *Eucalyptus globulus* (fig. 50.5), plantules monocaules atteignant 10 m chez les Méliacées industrielles : *Carapa*, *Entandrophragma*, *Khaya*).

En ce qui concerne le système racinaire, cette première phase mérite une analyse morphologique détaillée, étant la seule où une telle analyse donne des résultats simples. Au contraire, du fait même du caractère transitoire de la morphologie aérienne, la plantule ne peut guère servir à l'analyse morphologique d'une espèce. Par ailleurs, s'il est fréquent, en forêt, de rencontrer des semis ou des plantules, leur détermination est aléatoire, ainsi que le fait remarquer Léonard (1957) : dans bien des cas, le pied-mère n'est pas déterminable, ou même, pas localisable. Quant aux plantules elles-mêmes, elles ne figurent presque jamais dans les herbiers, et leur morphologie particulière, souvent très différente de celle de l'adulte, n'est que rarement décrite dans les flores ⁽¹⁾.

— La deuxième phase débute lorsque l'architecture végétative spécifique est qualitativement acquise ; elle se poursuit tant que le jeune arbre reste dans les conditions écologiques très constantes, et souvent presque optimales, qui caractérisent le sous-bois tropical (Cachan et Duval, 1963).

Dans cette phase, que l'on peut qualifier de « microclimatique », le jeune arbre exprime librement, à l'abri des traumatismes écologiques, la forme idéale qui lui est dictée par sa constitution génétique ; aussi la phase microclimatique est-elle une phase privilégiée pour l'analyse architecturale. Schématiquement, elle correspond à une classe d'arbres de 1 à 15 mètres de hauteur, qui a été très largement utilisée dans le présent travail.

(1) A cet égard, le bel ouvrage de G. DE LA MENSBRUGE (1966) est venu récemment combler une lacune importante de la Botanique forestière africaine.

— On assiste enfin, à l'altération de l'organisme spécifique sous l'influence du macroclimat. Cette troisième phase commence lorsque l'arbre, ayant acquis des dimensions gigantesques, perce la voûte forestière et développe en pleine lumière, à 40 ou 50 mètres de hauteur, une puissante frondaison hémisphérique.

Les conditions climatiques auxquelles il est alors exposé, dans ses parties aériennes, sont pratiquement celles qui règnent dans la savane voisine, avec les contrastes et les violences que l'on sait. Dès leur germination, les arbres des zones sèches, et ceux des zones froides, entrent, sans transition ou presque, dans une phase macroclimatique particulièrement sévère (feux ou pâturage, gelées hivernales), d'où leur morphologie complexe et spécialisée, qui les rend peu propices à l'analyse.

A la cime de l'arbre géant qui traverse la voûte forestière, les assauts répétés de l'environnement biotique viennent s'ajouter aux traumatismes climatiques : les feuilles sont dévorées par les Insectes ; les rameaux tendres sont cassés par les Oiseaux et les Mammifères arboricoles ; les branches plus âgées sont étranglées par des lianes, étouffées par des *Loranthus* ; parfois, dans les forêts riches en épiphytes, des branches maîtresses s'effondrent sous le poids de ces plantes (Poeppig, 1833).

D'un arbre sur lequel de tels sévices se sont pendant si longtemps accumulés, il ne faut plus attendre de données valables au plan des formes. L'aspect moyen de son port reste une caractéristique spécifique, utilisable par les prospecteurs pour la détermination. Mais, de l'espèce considérée, ce port n'exprime plus tant l'architecture originale que le comportement en face d'une innombrable série de traumatismes aux conséquences irréversibles. A mesure que l'arbre prend de l'âge, le port « phénotypique » des débuts est progressivement remplacé par un port « statistique », intégrant les hasards de l'environnement depuis trop longtemps pour n'être pas devenu rebelle à l'analyse.

Ceci justifie l'attention que nous avons apportée à l'étude des arbres en phase microclimatique, petits arbres de 1 à 15 mètres de hauteur, et formes de jeunesse des grands arbres. Des parallèles établis avec des lianes, ou des herbes, montreront la valeur générale des phénomènes étudiés. Du reste, nous n'avons pas tenté de définir *l'arbre*, et l'on trouvera dans ce travail des formes végétales qui ne correspondent pas exactement au concept de l'arbre, tel qu'il est communément admis. L'important est ici l'architecture, non le port, la dimension ou la structure anatomique.

Les arbres tropicaux utiles et cultivés méritent une mention spéciale, à cause de la place qu'ils occupent dans notre travail. Leur architecture est en général peu connue et, dans bien des cas, ceci gêne les recherches appliquées concernant ces plantes. Par ailleurs, les cultures fournissent au botaniste l'occasion précieuse d'observer un grand nombre d'arbres d'âge connu, croissant dans des conditions que l'on s'est efforcé de rendre optimales, et de pouvoir ainsi

donner à ses recherches une assise statistique que ne permettent pas les peuplements naturels.

La zone forestière d'Afrique intertropicale est favorable, à ce point de vue, car, comme le remarque G. Mangenot (1955), les cultures arborescentes y prédominent largement (Cocotier, Palmier à huile, Hévéa, Manioc, Caféiers, Cacaoyers, Colatiers, Avocats, Goyaviers, Papayers, Manguiers, Orangers, etc.). En outre, pour de nombreuses espèces de grands arbres (Iroko, Niangon, Sipo, Makoré, Okoumé, Tiama, Framiré, Acajou, Teck, etc.), les programmes de reforestation ont conduit à la mise en place de cultures industrielles, dont nous nous sommes efforcés de tirer parti pour cette étude.

MÉTHODES D'ÉTUDE

L'analyse d'une architecture arborescente ne peut être menée à bien, sur le terrain, que s'il s'agit d'une espèce commune, et dont l'organisation n'est pas trop complexe. Dans les autres cas, il est nécessaire, pour obtenir des résultats complets, de mettre en culture l'espèce étudiée. Cette mise en culture devient d'une nécessité absolue dans le cas d'une étude expérimentale.

En pays tropical humide, il est possible, sans installation compliquée, d'assurer à une culture de jeunes arbres une forte chaleur, une forte lumière, une humidité constante, un sol fertile, une protection efficace contre les compétiteurs, les prédateurs, les parasites, le vent, la chute des branches, etc. Il suffit 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 Petri ; les plantules sont repiquées en terrines, puis en pots, enfin, dans des bacs bétonnés contenant un mètre cube de bonne terre. Dans ces conditions, la seule limite à la croissance des arbres est la hauteur de l'abri. Nous nous sommes efforcés de suivre cette croissance depuis la germination jusqu'à l'apparition des premières fleurs fonctionnelles, enregistrant les étapes successives de la morphogenèse sous forme de croquis et de documents photographiques.

L'architecture de l'arbre est le résultat du fonctionnement de ses méristèmes apicaux, aériens et souterrains ; aussi, nos observations portent-elles toutes, directement ou indirectement, sur ces méristèmes, sur leur structure, le rythme de leur activité, leur mode de fonctionnement et leur durée de vie. Les résultats sont ensuite groupés en un schéma, qui permet de déterminer le modèle architectural de l'espèce étudiée.

QUELQUES DÉFINITIONS PRÉALABLES

Plusieurs des formes végétales présentées ici sont nouvelles ; cependant, leur description, qu'elle soit cinétique ou statique, ne fera appel qu'à des

concepts botaniques classiques, et le vocabulaire habituel y suffira. Au contraire, l'interprétation morphogénétique de ces formes, but véritable de notre travail, fera intervenir des notions qui appartiennent moins à la botanique tropicale traditionnelle qu'à la biologie, ce qui nous amène à indiquer les définitions qui seront adoptées.

La différenciation morphologique. — En premier lieu, il nous paraît utile de tenter de définir la notion de différenciation morphologique, puisque ce phénomène détermine l'architecture végétale. Notre définition s'appuie sur les travaux de Sinnott (1935, 1958), Brink (1962), Lang (1965), Mather (1965), Heslop-Harrison (1967), et sur les enseignements des professeurs Chevaugéon et Nozeran, de la Faculté des Sciences d'Orsay, et Reinders-Gouwentak, de la Faculté d'Agriculture de Wageningen.

Le génôme de l'œuf fécondé, et des premières cellules embryonnaires, possède un type initial de fonctionnement. Tant que ce fonctionnement reste identique à lui-même, les cellules successivement formées seront d'un même type initial, non différencié, en particulier en ce qui concerne leur forme ; le tissu que constituent ces cellules présentera également le type morphologique non différencié.

Après un certain laps de temps, une modification intervient dans le fonctionnement du génôme de ces cellules embryonnaires, ou d'un groupe d'entre elles ; on peut penser qu'il s'agit, par exemple, de l'entrée en activité d'une partie de ce génôme qui était jusqu'alors restée inactive. Cette modification génétique peut d'ailleurs n'être qu'une conséquence d'une modification antérieure de la constitution chimique du cytoplasme : les rôles respectifs du cytoplasme et du noyau dans la différenciation, et dans la vie de la cellule en général, n'ont pas encore été clairement analysés.

Quoi qu'il en soit, cette modification génétique donne naissance à un type cellulaire nouveau, *différencié* par rapport au type cellulaire initial. Cette première différenciation peut modifier les caractères biochimiques des cellules, sans nécessairement modifier leur morphologie, ni celle du tissu qui les rassemble : il s'agit alors d'une différenciation biochimique. Mais, l'intervention ultérieure de nouvelles modifications génétiques conduira nécessairement à un type cellulaire suffisamment éloigné du type initial pour que cela entraîne une *différenciation morphologique*, extérieurement visible, sous forme d'un organe nouveau ⁽¹⁾.

(1) Signalons une autre définition de la différenciation, plus couramment utilisée (GUILLIERMOND et MANGENOT, 1960) : la différenciation est la perte, par une cellule ou par un tissu, de ses caractères embryonnaires. Selon cette définition, les cellules méristématiques restent toujours indifférenciées. Comme nous le verrons plus loin, la définition que nous adoptons ici implique qu'un méristème puisse subir une différenciation sans perdre ses caractères méristématiques : les organes latéraux qu'il élabore, avant et après cet événement, seront morphologiquement différents.

La différenciation présente donc un gradient d'intensité, avec plusieurs niveaux : elle prend naissance au niveau des gènes ou du cytoplasme, elle s'exerce d'abord au niveau biochimique, intracellulaire, puis au niveau tissulaire, enfin, elle se manifeste au niveau de la forme. Pour simplifier, nous emploierons le terme de différenciation pour désigner *l'apparition de l'organe différencié* qui n'est, au sens strict, que le niveau visible du phénomène général de la différenciation.

Une dédifférenciation, ou rajeunissement, est une modification du fonctionnement cellulaire qui se manifeste, après un temps plus ou moins long, par un retour à une forme antérieure et par la réacquisition plus ou moins partielle des potentialités de l'œuf ; mais nous utiliserons aussi le terme de dédifférenciation pour désigner *l'apparition de l'organe dédifférencié*. Il semble que même des cellules ayant atteint un haut degré de différenciation puissent perdre les fonctionnements cellulaires, en particulier génétiques, qui les caractérisaient et se comporter alors comme des cellules-œufs.

Dans le cas général, la sexualité coïncide avec une dédifférenciation complète, l'œuf étant par définition la cellule la moins différenciée, porteuse de toutes les potentialités morphogénétiques de l'espèce.

Les séquences de différenciation. — Si, dans un environnement normal, la forme peut être considérée comme un marqueur du fonctionnement du génôme, la différenciation morphologique peut être considérée comme un marqueur des variations de ce fonctionnement. Ces variations, et les différenciations morphologiques qui les accompagnent, ne se produisent pas au hasard, mais selon un programme précis : la progressive mise en activité, ou en repos, d'éléments différents du génôme est à l'origine d'une *séquence de différenciations* par laquelle l'individu parcourt la totalité de son cycle biologique, de la première segmentation de l'œuf jusqu'à la sexualité — la différenciation sexuelle pouvant être considérée, dans la morphogenèse végétale, comme un aboutissement. Pour C. V. Wardlaw (1968) : « ... in vascular plants (...) the morphological development is highly regulated and appears to be obligatorily sequential » (*Morphogenesis in Plants*, Methuen et Co. Ltd., London).

Ceci conduit à une nouvelle définition de l'embryogenèse des végétaux supérieurs, très proche de celle de Wardlaw : la période d'embryogenèse peut s'envisager comme étant la période pendant laquelle le fonctionnement du couple génome-cytoplasme est susceptible de variations qualitatives permettant l'apparition de potentialités initialement masquées, en particulier sur le plan morphologique. L'embryogenèse, ainsi définie, est en cours tant qu'il y a différenciation ; elle s'étend donc à la totalité de la vie individuelle et se confond, en fait, avec la séquence de différenciations.

Le programme de la séquence de différenciations est génétiquement fixé,

mais l'environnement permet son déroulement, le modifie quantitativement, ou le bloque.

A l'intérieur même de la séquence, chaque étape conditionne l'étape suivante : tout se passe comme si chaque différenciation élémentaire présentait un gradient d'intensité qui permettrait, au-dessus d'un certain seuil, l'apparition de la différenciation suivante, et la réalisation ultérieure du cycle biologique. C'est pourquoi, lorsqu'un environnement anormal, pathologique ou expérimental, dévie la séquence de différenciations, celle-ci ne conduit plus jusqu'à la sexualité : des exemples d'anomalies morphogénétiques entraînant la stérilité seront examinés plus loin (p. 147).

Il ne faudrait pas se représenter le développement d'une plante à fleur comme une succession linéaire d'étapes qui conduiraient directement, et sans autre aboutissement possible, du méristème apical épicotyle au méristème floral ; au moins chez les Angiospermes, les séquences réelles ne sont pas linéaires, mais « ramifiées » et complexes. Chez les espèces ligneuses en particulier, les séquences de différenciations peuvent se trouver compliquées par l'existence d'un *polymorphisme des axes*. Nous voudrions également tenter de définir cette notion, que les arbres tropicaux, plus divers de formes que les arbres des hautes latitudes, illustrent de façon particulièrement riche.

Par opposition aux axes inflorescentiels et floraux, qui correspondent aux niveaux terminaux de la séquence de différenciation, nous appellerons *axe végétatif*, ou rameau végétatif, le produit du fonctionnement d'un méristème se trouvant à l'un des niveaux initiaux de cette séquence. Les possibilités de rajeunissement de ces organes, résultant de leur différenciation peu poussée, les rend fréquemment utilisables pour la multiplication végétative. Des critères anatomiques classiques complètent cette définition et permettent, dans la pratique, la caractérisation des axes végétatifs.

Le polymorphisme des axes végétatifs. — Les axes végétatifs dérivent les uns des autres par *ramification*. Les axes composant l'appareil végétatif aérien d'un même végétal peuvent être tous morphologiquement et biologiquement équivalents, mais ce cas est relativement rare. Le plus souvent, l'axe fils est différent de l'axe père.

Le polymorphisme des axes résulte de la présence, sur un même végétal, de méristèmes apicaux se trouvant à divers niveaux de différenciation ; d'où la coexistence, par exemple, d'axes aériens à feuilles larges et d'axes souterrains à feuilles réduites, d'axes longs et d'axes courts, d'axes à croissance verticale et d'axes à croissance horizontale, d'axes à phyllotaxie spiralée et d'axes à phyllotaxie distique, d'axes qui portent des fleurs et d'axes qui n'en portent pas, d'axes susceptibles d'épaississement secondaire et d'axes sans activité cambiale, d'axes feuillés et d'axes aphyllés modifiés en vrilles, en crochets, en épines, en organes glandulaires, etc.

De telles modifications peuvent être induites de façon réversible par des corrélations physiologiques entre diverses parties de la plante, mais elles peuvent aussi devenir irréversibles et se conserver par bouturage.

La différenciation morphologique prenant naissance au niveau du couple génôme-cytoplasme, ce *polymorphisme des axes* est la manifestation de l'hétérogénéité du végétal sur le plan du fonctionnement de ce couple et, en particulier, du fonctionnement génétique.

En dépit de leurs imperfections, ces définitions vont nous permettre de poser avec une certaine précision quelques problèmes relatifs à l'architecture et à la dynamique de croissance des arbres tropicaux.

LA NOTION DE MODÈLE ARCHITECTURAL

La ramification, d'une part, l'existence d'une différenciation morphologique parmi les axes végétatifs, d'autre part, sont les caractéristiques architecturales majeures que nous utilisons, comme bases de notre tentative de classification et d'interprétation des formes. Sur ces bases, nous avons distingué quatre catégories de complexité architecturale croissante :

1. LES ARBRES NON RAMIFIÉS

Exemples : Papayer, Palmier à huile.

2. LES ARBRES RAMIFIÉS

Axes végétatifs tous équivalents et tous orthotropes.

Exemples : Manioc, Frangipanier.

Axes végétatifs différenciés.

Exemples : Caféier, Cacaoyer, Cotonnier.

Axes végétatifs à structure mixte.

Exemples : Goyavier, Flamboyant, Corossolier.

L'étude directe ou indirecte des méristèmes, de leur structure, de leur fonctionnement, de leur rythme d'activité et de leur durée de vie, nous a permis de reconnaître, au sein de chacune de ces quatre catégories, un certain nombre d'architectures qualitativement distinctes.

Pour la caractérisation des différentes architectures, nous avons préféré la méthode des « modèles » à la méthode des « types », telle qu'elle est utilisée, par exemple, en taxonomie. Une définition trop rigide de l'architecture, portant sur des détails aussi bien que sur les caractères principaux, eût résulté de la méthode des types. La définition du « modèle », au contraire, concerne seulement les caractères architecturaux majeurs ; et il est conforme à la réalité biologique que de multiples variations architecturales mineures puissent prendre place dans les limites d'une telle définition.

Parce qu'elle est fondée sur l'étude des structures et des fonctionnements méristématiques, la notion de « modèle architectural » est indépendante de la

physionomie des plantes, de leur type biologique ou de leur position taxonomique.

Dans l'état actuel des recherches, les modèles architecturaux effectivement reconnus sont au nombre de 21 ; nous les avons dédiés à des botanistes ayant attaché leur nom à l'étude de ces formes végétales tropicales.

Nous attirons l'attention sur la disproportion qui existe entre la masse formidable des espèces constituant la flore arborescente des Tropiques, et les quelques modèles architecturaux présentés ici. Pour la forêt dense tropicale humide africaine, nous estimons que moins de 25 % des espèces arborescentes ont été reconnues comme appartenant aux modèles simples que nous présentons. Les autres n'ont pas pu être suffisamment étudiées, ou relèvent de modèles architecturaux complexes, rappelant ceux des régions de hautes latitudes, et dont l'étude sera d'autant plus aisée et fructueuse que les cas simples seront mieux connus.

Nous nous sommes efforcés de citer, pour chaque espèce mentionnée, une référence bibliographique, une référence de Jardin Botanique (J. B.), ou une référence d'herbier. Les échantillons d'herbier cités dans cet ouvrage sont déposés au Muséum de Paris (P), ou au Centre ORSTOM de Cayenne (CAY).

Des difficultés d'ordre pratique ont parfois occasionné l'absence de telles références ; elles ont été volontairement omises dans le cas des espèces les plus banales.

CHAPITRE PREMIER

ESSAI SUR LES ARBRES ACTUELS

I. — LES ARBRES NON RAMIFIÉS

Définition

Les arbres non ramifiés, ou arbres monocaules ⁽¹⁾, sont ceux dont la partie végétative aérienne comprend *un seul axe, édifié par un seul méristème*. L'axe peut porter des méristèmes latéraux, mais ceux-ci, normalement, ne fonctionnent pas.

Nous attirons l'attention sur trois points :

1° Cette définition ne vaut que pour les parties caulinaires, le nombre des méristèmes qui édifient l'appareil végétatif racinaire étant toujours très grand.

2° Cette définition considère l'arbre en phase végétative uniquement. La sexualité provoque en effet, au moins chez les monocaules-angiospermes, l'apparition d'un très grand nombre d'axes aériens (cf. les inflorescences extrêmement ramifiées des Palmiers).

La définition de la fleur que nous adoptons ici (« axe feuillé dont les feuilles sont modifiées pour assumer les fonctions reproductrices », Emberger, 1960) amène à la conclusion que seuls restent monocaules pendant toute la durée de leur vie, les arbres dont la fleur est terminale, et unique à un instant donné. Les *Cycas* femelles, et certaines Fougères arborescentes, sont les seuls arbres actuels qui puissent être définis comme monocaules sans que la définition doive

⁽¹⁾ Les « Palmenform » et « Bananenform » de HUMBOLDT (1808) correspondent, semble-t-il, à la première description de l'arbre monocaule. REITER (1885) lui donne le nom de « Rosettentrager ». DRUDE (1890) l'appelle « Schöpfbaum » ; WARMING (1909) préfère le terme de « Tuft-tree », et DU RIETZ (1931), celui de « Rosette-tree » ; pour COTTON (1935, 1944) ces arbres sont des « mégaphytes » ; pour IRVINE (1961) et beaucoup d'autres botanistes anglais, ce sont des « Cabbage-trees ». Dans une étude très originale de ces formes arborescentes simples en milieu tropical humide, CORNER (1949, 1954) crée le terme d'« arbre pachycaule » en allusion à l'épaisseur des structures anatomiques primaires dans l'axe aérien unique de ces arbres. Le même auteur, cependant, emploie aussi « arbre monocaule » et, avec KWAN-KORIBA (1958), nous préférons ce terme, qui présente sur tous les précédents, l'avantage d'être parfaitement objectif sur le plan morphologique.

être restreinte à la seule phase végétative : ces arbres restent monocaules même en phase sexuelle.

Chez toutes les Angiospermes monocaules actuelles au contraire, les fleurs ou les inflorescences introduisent des ramifications latérales éphémères, et l'arbre n'est vraiment monocaule que lorsqu'il est stérile.

3° Pour qu'un arbre soit monocaule, il faut que l'axe aérien unique soit édifié par un seul et même méristème. Cette restriction permet de distinguer entre les arbres monocaules véritables (Palmier, Papayer), et deux groupes d'arbres physionomiquement identiques, mais structurellement bien différents :

— les arbres à structure articulée linéaire (modèle de Chamberlain) dont le tronc est sympode : *Cycas revoluta* mâle, *Jatropha multifida*, etc. ;

— les arbres à rameaux phyllomorphiques (modèle de Cook), dont la physionomie monocaule résulte de l'élagage des axes latéraux : *Castilloa elastica*, *Barteria fistulosa*, *Phyllanthus mimosoides*, etc.

Nous pensons que la notion d'arbre monocaule est d'une très grande importance pour la compréhension de l'architecture des végétaux supérieurs. Cette notion inhabituelle mérite d'être étudiée avec quelques détails : la description d'un arbre bien connu, le Palmier à huile, nous permettra de préciser la définition de l'arbre non ramifié. L'essentiel de ce qui suit est emprunté à Henry (1959).

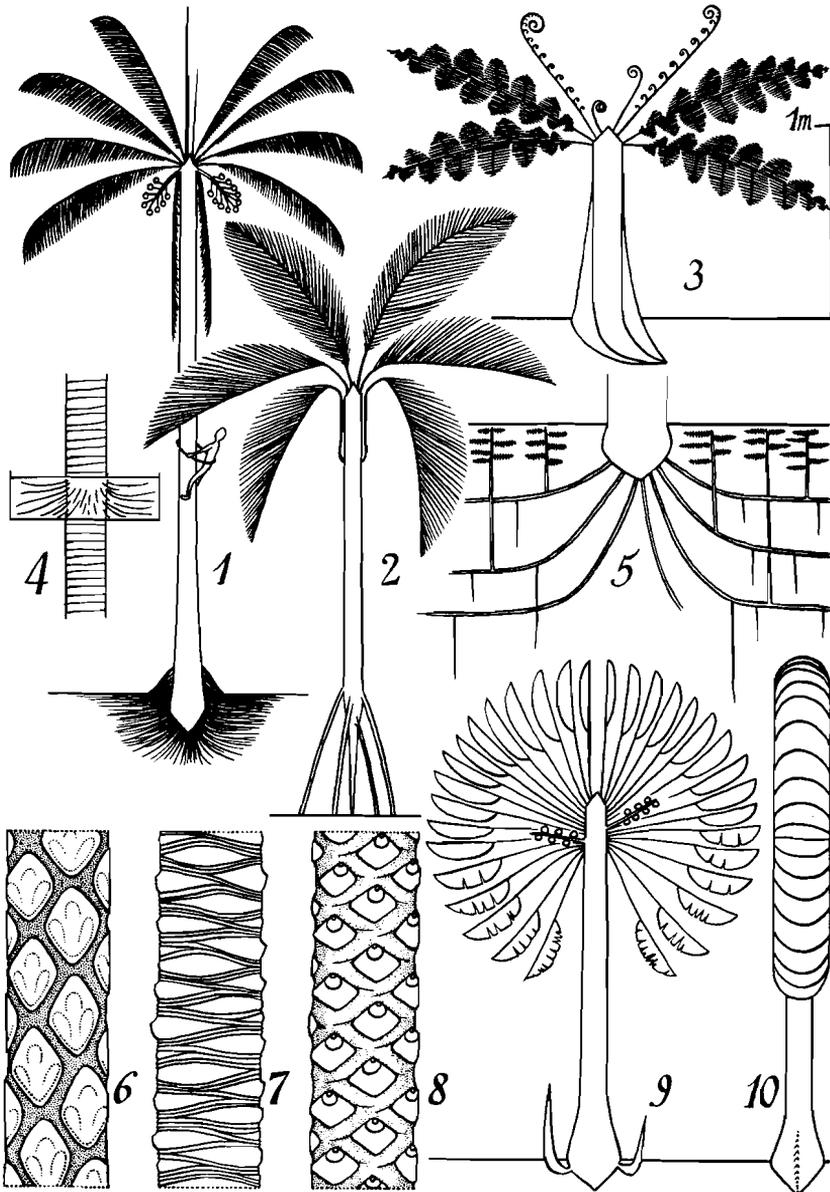
ELAEIS GUINEENSIS Jacq.

Le tronc; l'anatomie

La famille des Palmiers vrais est, parmi les Angiospermes actuelles, la famille la plus riche en arbres monocaules. Le Palmier à huile en est un bon exemple, avec son tronc unique, non ramifié au moins chez les individus typiques ; la figure 1.1 schématise un Palmier à huile de dimensions moyennes, 15-20 mètres de hauteur, et 30-40 cm de diamètre du haut en bas du tronc.

FIG. 1. — Organisation végétative des arbres non ramifiés. — 1, *Elaeis guineensis* Jacq., le Palmier à huile d'Afrique tropicale. — 2, *Verschaffeltia splendida* H. Wendl., Palmier à échasses, endémique des îles Seychelles. — 3, *Cyathea camerooniana* Hooker, Fougère arborescente d'Afrique tropicale. Noter le manchon de racines entourant la base du tronc. Dans cette figure, comme dans les précédentes, les feuilles ont été dessinées dans un plan pour la clarté du schéma ; la phyllotaxie réelle est spiralée. — 4, Expérience de DAVIS (1961) montrant que le tronc du Cocotier peut émettre des racines à n'importe quel niveau. — 5, Le système racinaire du Palmier à huile d'après WRIGHT (1951). — 6, 7 et 8, Les cicatrices foliaires sur le tronc de *Cyathea* sp., de *Elaeis guineensis* Jacq. et de *Carica papaya* L. — 9 et 10, La phyllotaxie distique de *Ravenala madagascariensis* J. F. Gmel., Musacée endémique de Madagascar. Noter les rejets à la base du tronc.

Le fait majeur de l'anatomie des arbres monocaules est l'épaisseur remarquable des structures primaires de l'axe unique : facilement vérifiable chez un végétal dépourvu de structures secondaires comme le Palmier à huile, cette règle a une valeur générale pour l'ensemble des arbres monocaules, d'où le qualificatif de « pachycaules » qui leur a été donné par E. J. H. Corner (1949), l'inventeur de cette notion anatomique fondamentale ; corrélativement, plus un arbre est ramifié, plus ses formations anatomiques primaires sont grêles.



Les arbres monocaules, actuels et fossiles, présentent fréquemment une vascularisation axiale disjointe sous forme de faisceaux dispersés dans le parenchyme médullaire. Cette structure est typique chez le Palmier à huile ; elle ne l'est pas moins chez les Fougères arborescentes, chez les Cycadales, les Agaves et les Ravenales. D'après Corner (1954), même des Dicotylédones arborescentes monocaules peuvent présenter une anatomie monocotyloïde : *Espeletia*, *Lobelia*, Araliacées, Méliacées et Sterculiacées monocaules.

Les feuilles; la phyllotaxie

Dès son premier contact avec la forêt secondaire africaine, le botaniste remarque — et, éventuellement, admire — les feuilles géantes du Palmier à huile, qui dépassent fréquemment 5 mètres de longueur, avec un poids de 5 à 8 kg (Surre et Ziller, 1963).

Dans toutes les familles d'Angiospermes présentant à la fois des formes monocaules et des formes ramifiées, les dimensions foliaires maximales caractérisent les formes monocaules, tandis que les formes ramifiées, à mesure que leur degré de ramification augmente et que l'épaisseur de leurs axes décroît, portent des feuilles de plus en plus petites. Corner (1949) a le mérite d'avoir été le premier à formuler cette règle, si aisément vérifiable sous les Tropiques.

Ainsi, les feuilles des arbres monocaules sont remarquables par leurs très grandes dimensions et, corrélativement, par leur nombre souvent réduit ⁽¹⁾. Les plus grandes feuilles connues, chez les plantes actuelles, semblent être celles de diverses espèces de *Raphia*. Les feuilles de l'espèce malgache *R. ruffia* Mart. atteignent 20 mètres de long (Jumelle, 1945 ; MacCurrach, 1960 ; Russel, 1963) ; celles de *R. regalis* Beccari, de la forêt ombrophile congolaise, dépassent 25 mètres ; dans cette espèce, l'individu adulte porte en moyenne 7 feuilles fonctionnelles.

Chez les Dicotylédones, les feuilles ont des dimensions plus modestes : elles atteignent cependant 6 mètres de longueur chez une Méliacée monocaule de Malaisie, *Aglaia* sp. (Corner, 1954).

Le limbe penné du Palmier à huile constitue un bon exemple de la complexité des formes foliaires qui est de règle chez les arbres monocaules.

Dans une même famille, les formes monocaules peuvent présenter des feuilles diversement lobées, pennées ou palmées, tandis que les formes ramifiées présentent des feuilles entières : les Araliacées, les Sterculiacées, les Caricacées et les Rubiacées en fournissent d'excellents exemples (Corner, 1954 ; F. Hallé, 1967).

(1) Les seuls arbres monocaules actuels dont les feuilles soient petites appartiennent à des groupes vivant en zones arides. La réduction des feuilles est compensée par un transfert, au tronc, d'une partie au moins des fonctions de photosynthèse. Exemples : certaines Cactacées (*Cephalocereus senilis* Pfeiff.).

Cette complexité du limbe est peut-être liée à la lenteur de l'élaboration de la feuille : dans la cuvette méristématique apicale du Palmier à huile, Rees (1964) dénombre 50 ébauches foliaires. Elaborées lentement, ces feuilles vivent longtemps ; la feuille du Palmier à huile a une durée de vie d'environ quatre ans, dont deux sont passés à l'intérieur du « bourgeon terminal » (Surre et Ziller, 1963).

D'une façon générale, chez les arbres monocaules, la formation lente et le fonctionnement prolongé de grandes feuilles s'opposent à la formation rapide et à la vie brève des nombreuses petites feuilles des arbres ramifiés.

Nous ne connaissons pas d'arbre monocaule typique qui soit caducifolié (cf. Corner, 1954). L'abscission foliaire, habituelle chez les arbres ramifiés, manque chez les Cyathacées, les Cycadales, de nombreuses monocotylédones monocaules (Palmiers, Liliacées) et même chez plusieurs Dicotylédones (Synanthérales arborescentes des montagnes tropicales). Après la chute de la partie distale des feuilles, le tronc reste vêtu d'un fourreau protecteur d'aspect laineux (*Coccothrinax*), hirsute (*Espeletia*, *Chamaerops*, *Raphia*) ou épineux (*Cyathea* spp.).

Caractéristique des arbres monocaules ou peu ramifiés, actuels et fossiles, est la persistance sur le tronc d'un réseau dense et régulier de cicatrices foliaires. La figure 1.7 montre que le Palmier à huile se conforme à cette règle. La densité de ce réseau provient, en particulier, du nombre important d'hélices foliaires ; Plantefol (1948) avait pressenti que certains Palmiers devaient avoir de nombreuses hélices foliaires ; cela a été confirmé par Rees (1964) pour le Palmier à huile.

La densité du réseau de cicatrices foliaires provient, d'une part, de l'importance de la superficie des cicatrices elles-mêmes, laquelle est liée au poids exceptionnel des feuilles et au bras de levier qu'imposent leurs dimensions puissantes ; elle provient aussi de la haute densité phyllotaxique, due à la brièveté des entrenœuds qui semble être un corollaire du gigantisme foliaire, due également au tracé surbaissé et au nombre souvent important des hélices foliaires.

La brièveté des entrenœuds, rendant impossible toute torsion importante de l'axe, explique la régularité caractéristique du réseau phyllotaxique ; c'est pourquoi les hélices foliaires des Palmiers sont aussi clairement visibles (voir par exemple les documents de Palmier à huile publiés par Wardlaw, 1968).

Certains arbres monocaules ne présentent que deux hélices foliaires, d'ailleurs redressées : *Wallichia disticha* T. Anders, Palmier de la région himalayenne, et *Ravenala madagascariensis* J. F. Gmel., Musacée malgache (fig. 1.9).

Le système racinaire

La figure 1.5 schématise le système racinaire du Palmier à huile, tel qu'il a été décrit par Wright (1951) : il est constitué d'un nombre extrêmement élevé

de racines adventives (8 000 à 10 000), d'un diamètre réduit et très constant de 4 à 9 mm, pouvant atteindre 20 mètres de longueur (Surre et Ziller, 1963) et ne donnant naissance qu'à des ramifications verticales grêles et peu abondantes.

Pour R. E. Holttum (1961), la morphologie et la dynamique de croissance d'un tel système racinaire résultent de la confrontation de deux facteurs impératifs : l'augmentation régulière des besoins en eau de la plante, et l'incapacité d'épaississement des racines : « The primary root of the embryo is naturally quite small. It has no cambium, and so cannot increase in thickness. It is soon too small to be able to supply all the water needed by the young plant. Another root is therefore needed and that root would be useless as a branch on the first root ; the second root must therefore grow from the base of the shoot or stem of the young plant. This second root also soon becomes inadequate, owing to the growth of large leaves, and then a third and a fourth root grow from the base of the stem.

» After that, a palm stem continues to produce new roots near its base for the rest of its life. All these roots may have small branches, but the branches of any one root cannot supply a greater amount of water than will pass through the base of the root which is joined to the stem ; and this base, owing to the lack of cambium, has a limited thickness. » (*Plant Life in Malaya*, Longmans, Green and Co. Ltd., London 1961.)

T. A. Davis (1961) a montré expérimentalement que le tronc du Cocotier pouvait émettre des racines à n'importe quel niveau, et qu'il était possible d'utiliser ce fait pour conserver, par rajeunissement, un géniteur intéressant. La figure 1.4 schématise l'expérience réalisée par cet auteur. De la même façon, le tronc du Palmier à huile peut produire des racines à des niveaux quelconques, largement indépendants du niveau du sol.

Certains Palmiers présentent de spectaculaires « racines-échasses » : *Iriarteia exorrhiza* Mart., d'Amazonie et des Guyanes (Bouillenne, 1924 ; Corner, 1966), *Iriarteia gigantea* Wendl., *Socratea durissima* (Oerst.) Wendl., du Costa Rica (Allen, 1956), enfin *Verschaffeltia splendida* H. Wendl., un Palmier endémique des îles Seychelles (fig. 1.2).

D'après Holttum (1955), les racines des Palmiers n'émergeraient du tronc que dans les cicatrices foliaires, et jamais dans les espaces interfoliaires. Pour le même auteur, cette exigence dans la localisation des racines entraîne la réduction des surfaces caulinaires non rhizogènes, ce qui explique la haute densité phyllotaxique des Palmiers. Les racines mortes, maintenues par leurs gaines sclérifiées, ne laissent pas la place à de nouvelles racines ; ainsi, l'une des causes de la mort d'un Palmier serait l'envahissement complet de toutes les surfaces rhizogènes disponibles à la base du tronc.

Notons que cette ingénieuse interprétation de la densité phyllotaxique, si elle peut être valable pour les Palmiers, ne l'est pas pour les Dicotylédones monocauls, dont la densité phyllotaxique est parfois tout aussi forte.

Les systèmes racinaires des Cyathacées et celui des Cycadales présentent beaucoup d'analogies avec celui des Palmiers. Ils ont été décrits par Holttum (1955, 1961, 1963) qui a montré, en particulier, l'indépendance de l'émission racinaire par rapport au niveau du sol (fig. 1.3).

L'appareil racinaire des Dicotylédones arborescentes monocaules est peu connu. Swarbrick (1964) donne cependant un bon schéma des racines du Papayer (fig. 2.1). La racine primaire est un pivot orthotrope court (60 cm) qui se résout, vers le bas, en une touffe de petites racines verticales. Juste au niveau du sol, ce pivot émet une couronne d'environ 25 racines secondaires plagiotropes, de 3-4 m de longueur, qui se résolvent en radicelles dans l'horizon humifère. La partie moyenne du pivot émet quelques racines secondaires, dont l'émergence à 45° suggère qu'elles ont un rôle d'ancrage. Chez la majorité des Dicotylédones arborescentes, on trouve un système racinaire comparable ; la monotonie de l'architecture souterraine contraste avec la richesse de l'architecture aérienne.

La ramification du tronc

Les travaux de Henry (1948), Henry et Scheidecker (1953), ont montré que les bourgeons axillaires du Palmier à huile, qui édifient normalement des inflorescences, peuvent évoluer en bourgeons végétatifs chez certains arbres physiologiquement perturbés. Dans quelques cas, ces *Elaeis* « vivipares » ont pu être multipliés par bouturage de leurs rameaux latéraux, la « viviparie » se trouvant alors transmise par multiplication végétative (1953).

Des ramifications traumatiques et des troncs bifides ont été vus chez divers Palmiers, *Elaeis guineensis*, *Cocos nucifera*, *Sabal palmetto*, *Phoenix reclinata*, etc. Ridley (1907) et MacCurrach (1960) ont fait le point de cette question.

Chez les Fougères arborescentes, des ramifications traumatiques ont été signalées par Schoute (1906, 1914), Dobbie (1929), Bower (1963), Holttum (1963), F. Hallé (1966).

Chez les Cycadales, le tronc émet souvent des « bulbilles » latérales, utilisées pour la multiplication végétative.

Quant aux Dicotylédones monocaules, elles semblent toutes susceptibles de se ramifier, soit à la suite de traumatismes, soit spontanément sur certains pieds très âgés ; ces ramifications spontanées, mais atypiques, apparaissent, non pas vers le sommet du tronc, mais vers sa base.

L'étude de la répartition, sur le tronc, des ramifications sexuelles conduit à distinguer, parmi les arbres monocaules, deux modèles architecturaux différents.

MODÈLE DE HOLTUM

Sur un arbre monocaule, l'apparition d'une inflorescence terminale correspond à l'ultime différenciation du méristème apical : ayant parcouru toute la

séquence des différenciations propres à l'espèce, ce méristème se sexualise et cesse de fonctionner. Deux cas peuvent alors se présenter :

— Le méristème apical du tronc est relayé par un ou plusieurs méristèmes latéraux, qui assurent la croissance végétative ultérieure de l'arbre. Il s'agit alors d'un arbre ramifié et ce cas sera examiné plus loin (Deuxième partie : *Les arbres ramifiés*) ;

— Le méristème apical n'est pas remplacé, faute de méristèmes latéraux fonctionnels ; toute croissance végétative étant désormais impossible, l'arbre meurt. C'est la *monocarpie* (de Candolle, 1818) ou *hapaxanthie* (Warming, 1884).

Définition

Le modèle de Holttum correspond ainsi aux espèces, arborescentes ou herbacées, qui sont à la fois monocaules et monocarpiques. (Schéma : fig. 2.4 à 2.6.)

Ce modèle architectural est dédié à R. E. Holttum, auteur d'une parfaite description du phénomène de monocarpie chez divers Palmiers d'Asie (1955).

Répartition taxonomique

Nous donnons ci-dessous une liste, aussi complète que possible, des arbres monocarpiques actuels, qui sont tous monocaules et tropicaux.

Monocotylédones :

AGAVACÉES : nombreuses espèces des genres *Agave* L. et *Fourcroya* Schult., en Amérique centrale (Emberger, 1960) (fig. 2.4).

BROMÉLIACÉES : *Puya raimondii* Harms, Broméliacée arborescente des Andes péruviennes et chiliennes (Graf, 1963 ; Reisigl, 1964).

MUSACÉES : *Ensete edule* Bruce ex Horan, le Bananier à graines des montagnes de l'Est africain (fig. 2.6).

PALMIERS : les *Corypha*, de Ceylan, Birmanie, Malaisie et Indonésie. Chez le Talipot, *Corypha umbraculifera* L., le tronc d'environ 12 mètres de hauteur, est terminé par une énorme inflorescence dressée de 6 mètres de haut, comptant jusqu'à 60 millions de fleurs. Chez *Corypha talliera* Roxb., l'inflorescence atteint, à elle seule, les mêmes dimensions que l'arbre lui-même (McCurrach, 1960 ; Holttum, 1955 ; Corner, 1966).

FIG. 2. — Position des fleurs chez les arbres non ramifiés. Modèle de Corner (1 à 3), modèle de Holttum (4 à 6). Les feuilles ont été dessinées dans un plan pour la clarté des schémas. — 1, Le Papayer, *Carica papaya* L., Caricacée d'Amérique centrale ; pied ♀ en fructification. — 2, *Chlamydocola chlamydantha* (K. Schum.) Bodard, Sterculiacée d'Afrique tropicale ; noter la croissance rythmique du tronc. — 3, *Chytranthus longiracemosus* Gilg ex Radlk., Sapindacée d'Afrique occidentale. — 4, *Fourcroya gigantea* Vent., Agavacée monocarpique d'Amérique centrale. — 5, *Sohnreyia excelsa* Krause, Rutacée monocarpique amazonienne, d'après une photographie (KRAUSE, 1921). — 6, *Ensete edule* Bruce ex Horan, Musacée monocarpique d'Afrique orientale ; mort de l'arbre après floraison.

- Le Palmier à sucre de Malaisie, *Arenga saccharifera* Labill. Cet arbre produit d'abord une inflorescence terminale, puis des inflorescences axillaires à des niveaux de plus en plus bas. Lorsque la floraison atteint la base du tronc, l'arbre meurt (Holttum, 1955).
- *Plectocomia* sp., un Palmier liane d'Asie tropicale (Corner, 1966).
- *Metroxylon salomonense* (Warb.) Becc., des îles Salomon, et diverses autres Sagoutiers du genre *Metroxylon* (Corner, 1966).

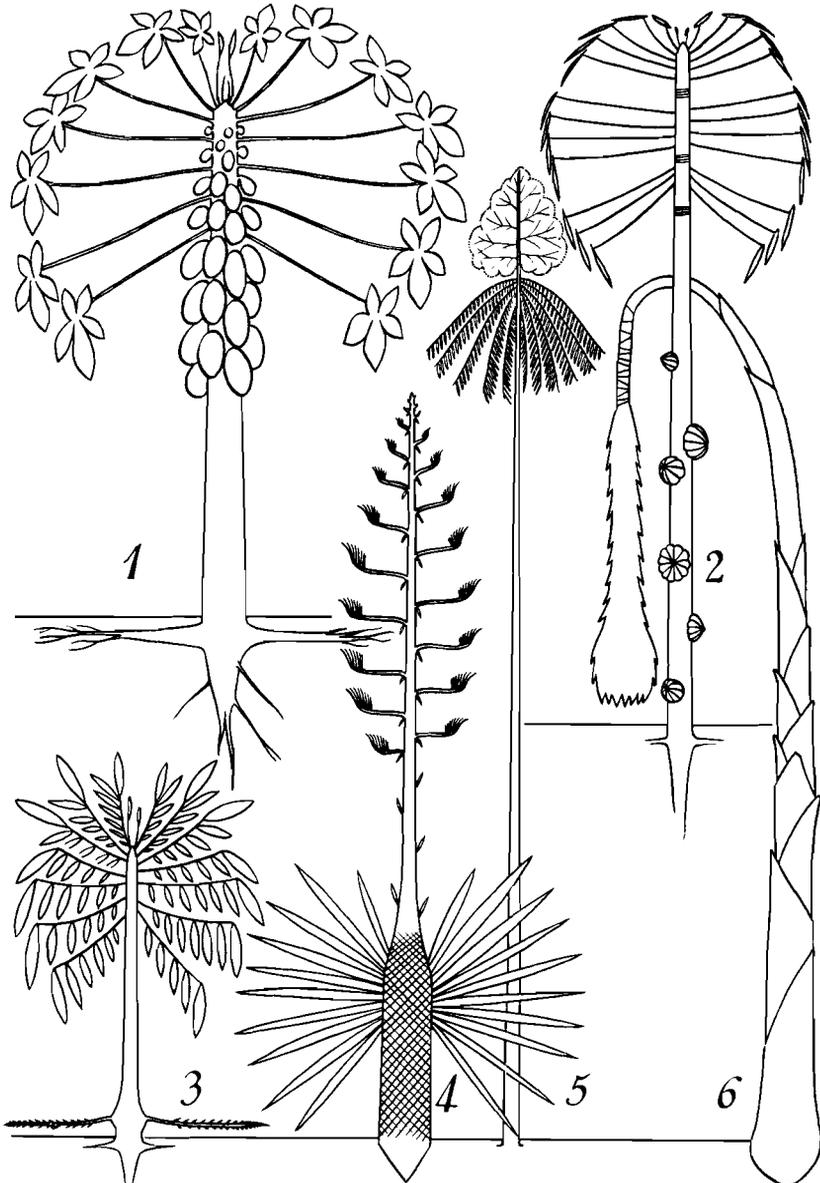




FIG. 3. — *Modèle de Holtum* — *Echium* sp., Boraginacée originaire des îles Canaries. Jardin Botanique de Tresco Abbey, îles Sorlingues, Angleterre.

- Plusieurs espèces du genre *Raphia*, telles que *R. ruffia* Mart. de Madagascar (Jumelle, 1945), *R. regalis* Becc. d'Afrique équatoriale, et *Raphia taedigera* Mart. de Guyane française (Jardin botanique ORSTOM, Cayenne).

Dicotylédones :

BORAGINACÉES : *Echium bourgaeum* Webb (Reisigl, 1964), et d'autres espèces canariennes du genre *Echium*. Ces vipérines arborescentes monocarpiques atteignent une hauteur de 4 mètres (fig. 3).

LOBÉLIACÉES : *Lobelia deckenii* Hemsl., et certains autres *Lobelia* arborescents des montagnes d'Afrique orientale, de l'Éthiopie à la Tanzanie (Cotton, 1944).

RUTACÉES : Toutes les espèces du genre *Spathelia* L., d'Amérique centrale. *Spathelia simplex* L., de la Jamaïque et de Cuba (Menninger, 1967), et *S. brittonii* Wilson, de Cuba (Marie-Victorin, 1948) sont des arbres monocaules atteignant 10 mètres de hauteur, à grandes feuilles composées, strictement monocarpiques.

- *Sohnreyia excelsa* Krause, de la forêt amazonienne (Manaos), atteint 20 mètres de hauteur avant de produire une puissante inflorescence apicale (fig. 2.5). Cet arbre remarquable a été étudié et figuré par Krause (1921) ; c'est peut-être le plus bel exemple de Dicotylédone arborescente monocarpique.

L'élaboration lente d'un appareil végétatif aux dimensions puissantes, destiné à disparaître après une unique fructification, constitue évidemment, sur le plan biologique, une solution médiocre. Tant qu'elle reste liée au port arborescent, la monocarpie est un caractère désavantageux dans la compétition interspécifique, d'où la rareté de ce modèle chez les arbres, et sa répartition manifestement relictuelle.

MODÈLE DE CORNER

Définition

Le modèle de Corner correspond aux espèces monocaules à inflorescences latérales ; plus généralement : aux espèces monocaules dont la sexualité n'arrête pas la croissance. (Schéma : fig. 2.1 à 2.3.)

Le modèle de Corner dérive du modèle de Holttum par acquisition d'un fonctionnement méristématique indéfini. Cette transformation d'un méristème inéluctablement floralisé en un méristème pérennant, édifiant un axe porteur de fleurs latérales, est un progrès considérable, dont nous retrouverons la marque tout au long de l'évolution des formes ligneuses.

C'est pour nous un réel plaisir que de dédier ce modèle au professeur E. J. H. Corner, de l'Université de Cambridge, à qui nous devons d'avoir entrepris cette étude architecturale des arbres tropicaux. Que cette dédicace lui soit un témoignage de notre reconnaissance.

Répartition taxonomique

Le modèle de Corner présente une très large répartition parmi les arbres tropicaux actuels. Il semble avoir été beaucoup plus important encore, dans les flores fossiles (voir p. 135).

Nous donnons ci-dessous une liste, nécessairement très incomplète, d'arbres actuels relevant du modèle de Corner.

Filicinées :

CYATHÉACÉES :

Alsophila australis R. Br. Australie, Tasmanie. J. B. Tresco (Angleterre).
Cyathea camerooniana Hooker, Afrique tropicale. F. Hallé, 1966.

DICKSONIACÉES :

Dicksonia sp. Mélanésie. Emberger, 1960.

Préspermaphytes :

CYCADACÉES :

♀ *Cycas circinalis* L. Sagoutier. Indo-Malaisie.

♀ *Cycas revoluta* Thunb. Extrême-Orient.

Encephalartos laurentianus De Wild. Congo-Kinshasa. J. B. Kisantu (Congo).



FIG. 4. — *Modèle de Corner* — *Carica* cf. sp. nov., Caricacées — Haute Camopi, Guyane française.

Monocotylédones :

LILIACÉES :

Kingia australis R. Br. Australie. du Rietz, 1931.

Nolina recurvata Hemsl. Mexique. J. B. Entebbe (Ouganda).

Xanthorrhoea arborea R. Br. Australie. Graf, 1963.

MUSACÉES :

Ravenala madagascariensis J. F. Gmel. Arbre du voyageur. Madagascar.

PALMIERS :

Cocos nucifera L. Cocotier. Pantropical.

Elaeis guineensis Jacq. Palmier à huile. Afrique tropicale.

Mauritia flexuosa Benth. et Hook. Amérique tropicale.

Roystonea oleracea O. F. Cook, Palmier royal. Amérique tropicale. J. B. Rio de Janeiro.

PHYTÉLÉPHASIACÉES :

Phytelephas macrocarpa Ruiz et Pav. Colombie et Equateur. MacCurrach, 1960.

Dicotylédones :

ANACARDIACÉES :

Trichoscypha ferruginea Engl. Afrique centrale. N. et F. Hallé, 1965.

ARALIACÉES :

Brassaia palmata Decne et Planch. Malaisie. Corner, 1952.

CACTACÉES :

Cephalocereus senilis Pfeiff. Mexique. Graf, 1963.

CAPPARIDACÉES :

Euadenia eminens Hook. f. Afrique tropicale.



=====
 FIG. 5. — *Modèle de Corner*
 — *Phyllobotryum soyauxianum*
 Baill., Flacourtiacées ; les
 fleurs sont portées par la face
 supérieure de la feuille. La
 Nkoulounga, Gabon ; photo
 N. HALLÉ.
 =====

CARICACÉES :

Carica papaya L. Papayer. Mexique.

Carica cf. sp. nov., Guyane française (fig. 4). Oldeman et Sastre n° 128 (P, CAY).

COMPOSÉES :

Espeletia spicata Sch. Bip. ex Wedd. Andes. Emberger, 1960 ; Reissigl, 1964.

CONNARACÉES :

Jollydora duparquetiana (Baillon) Pierre, Afrique centrale. Corner, 1954.

EUPHORBIACÉES :

Agrostistachys sessilifolia Pax et K. Hoffm. Malaisie. Corner, 1952.

Agrostistachys borneensis Becc. Malaisie, Bornéo. Corner, 1952.

Pycnocomia angustifolia Prain, Afrique occidentale. J. B. ORSTOM, Abidjan.

FLACOURTIACÉES :

Phyllobotryum soyauxianum Baill. Afrique centrale. Richards, 1954. (Fig. 5.)

LÉCYTHIDACÉES :

Grias sp. Brésil. J. B. Rio de Janeiro.

MÉLIACÉES :

Guarea richardiana A. Juss. Guyane. Oldeman, n° 2393 (P, CAY).

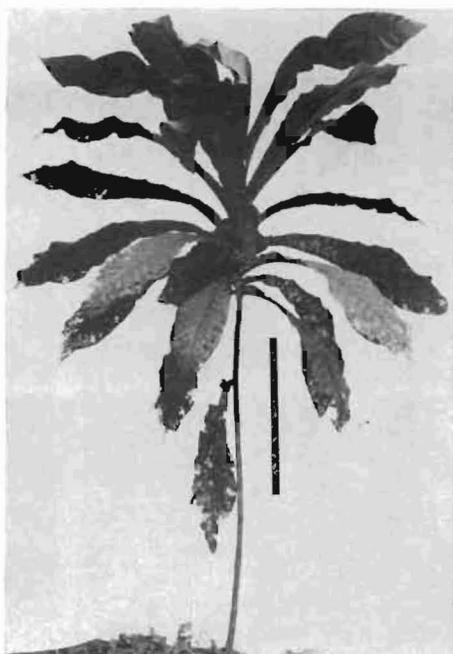


FIG. 6. — *Modèle de Corner* — *Ficus theophrastoïdes* Seem., Moracée originaire des îles Salomon — Jardin Botanique du Centre ORSTOM d'Abidjan, Côte d'Ivoire.

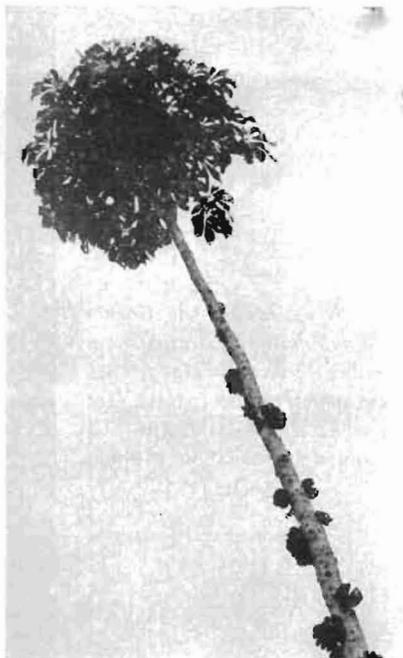


FIG. 7. — *Modèle de Corner* — *Chlamydocola chlamydantha* (K. Schum.) Bod., Sterculiacées — Abidjan, Côte d'Ivoire.

MORACÉES :

Ficus theophrastoïdes Seem. Iles Salomon. J. B. ORSTOM, Abidjan. (Fig. 6.)

OCHNACÉES :

Campylopermum duparquetianum (Baill.) Van Tiegh. Afrique tropicale. Farron, 1968.

Campylopermum sacleuxii (Van Tiegh.) Farron, Afrique orientale. Farron, 1968.

Campylopermum subcordatum (Stapf) Farron, Afrique tropicale. Farron, 1968.

Campylopermum zenkeri (Engl.) Farron, Afrique tropicale. Farron, 1968.

PAPAVÉRACÉES :

Bocconia sp. Colombie. Corner, 1949.

RUBIACÉES :

Bertiera simplicicaulis N. Hallé, Gabon. N. Hallé, 1963.

Pentagonia gigantifolia Ducke, Pérou. Ducke, 1930.

SAPINDACÉES :

Chytranthus longiracemosus Gilg ex Radlk. Côte d'Ivoire. N. Hallé et Assi, 1962.

Chytranthus mangelotii N. Hallé et Assi, Côte d'Ivoire, Ghana. N. Hallé et Assi, 1962.

Chytranthus pilgerianus (Gilg) Pellegr. Gabon. N. et F. Hallé, 1965.

Chytranthus welwitschii Pellegr. Gabon. N. et F. Hallé, 1965.



FIG. 8 ET 9. — *Modèle de Corner* — *Clavija lancifolia* Desf., Théophrastacées ; alternance rythmique de feuilles assimilatrices et d'écaillés. Saut Grand Canori, Haute Approuague, Guyane française.

Placodiscus bancoensis Aubr. et Pellegr. Côte d'Ivoire.

Radlkofera calodendron Gilg, Gabon. N. et F. Hallé, 1965.

SAPOTACÉES :

Delpydora gracilis A. Chev. Afrique occidentale. J. B. ORSTOM, Abidjan.

Delpydora macrophylla Pierre, Afrique centrale. F. Hallé, n° 1606 (P).

SIMAROUBACÉES :

Brucea antidysenterica Lam. Afrique tropicale.

Eurycoma longifolia Jack. Malaisie.

STERCULIACÉES :

Chlamydocola chlamydantha (K. Schum.) Bod. Afrique tropicale. (Fig. 7.)

Cola buntingii Bak. f. Libéria, Côte d'Ivoire.

Cola caricaefolia (G. Don.) K. Schum. Afrique occidentale.

Cola mahoundensis Pellegr. Gabon. N. et F. Hallé, 1965.

Ingonia digitata (Mast.) Bod. Afrique tropicale.

Theobroma mariae K. Schum. Amérique tropicale. J. B. Belem (Brésil).

THÉOPHRASTACÉES :

Clavija longifolia (Jacq.) Mez, Amérique tropicale. Mez, 1903.

Clavija lancifolia Desf. Guyane. Oldeman, n° 2772 (P, CAY) (fig. 8 et 9).

VIOLACÉES :

Allexis cauliflora (Olivier) Pierre, Afrique centrale. N. Hallé, n° 5282 (P).

Variations

Des variations architecturales mineures existent, d'une espèce à l'autre. Elles ont trait, par exemple, à la position des inflorescences et à la dynamique de croissance du tronc.

Les inflorescences peuvent apparaître dans les aisselles des feuilles fonctionnelles (*Elaeis guineensis*, *Ravenala madagascariensis* : fig. 1.1 à 1.9) ; elles peuvent aussi apparaître sur le tronc (*Allexis cauliflora*, *Theobroma mariae*, *Trichoscypha ferruginea*, *Placodiscus bancoensis*, *Chlamydocola chlamydantha* : fig. 2.2). Enfin, certains arbres monocaules portent leurs inflorescences à la base du tronc ; la figure 2.3 schématise *Chytranthus longiracemosus* Gilg, une Sapindacée africaine remarquable par ses longues inflorescences qui rampent sur le sol (N. Hallé et Aké Assi, 1962).

La croissance du tronc peut être continue, ou réglée par un rythme interne ; elle est continue chez *Cyathea camerooniana*, *Elaeis guineensis*, *Ravenala madagascariensis*, *Carica papaya*, etc. ; elle est rythmique chez *Cycas revoluta*, *Trichoscypha ferruginea*, *Clavija lancifolia*, *Allexis cauliflora*, *Chlamydocola chlamydantha* : le rythme de croissance se marque par une alternance régulière de feuilles assimilatrices et de feuilles écailles qui protègent l'apex pendant les arrêts de croissance (fig. 2.2). Les arbres monocaules à croissance rythmique ont probablement donné naissance, au moins dans certains cas, à des arbres à ramification rythmique.

II. — LES ARBRES RAMIFIÉS

A peine est-il besoin de les définir : ce sont les arbres dont l'appareil végétatif aérien, édifié par plus d'un méristème, comprend plus d'un axe. Bien entendu, la majorité des arbres, tropicaux ou tempérés, appartient à cette catégorie. Comme il a été dit plus haut, on doit y distinguer trois groupes, qui seront examinés successivement.

A. — AXES VÉGÉTATIFS TOUS ÉQUIVALENTS ET TOUS ORTHOTROPES ; LES ARBRES À STRUCTURE ARTICULÉE

Définition. La notion d'article. — Nous adoptons une définition de la notion d'article proche de celle que donne M.-F. Prévost (1967).

Un article est un axe dont le méristème édificateur parcourt la totalité de la séquence de différenciations propre à l'espèce considérée, depuis son origine

jusqu'à la sexualité ; l'article peut donc valablement être comparé à un arbre monocaule et monocarpique ⁽¹⁾.

La notion d'article est indissociable de la notion de structure articulée. Une structure articulée est constituée de la succession indéfinie d'articles, tous morphologiquement équivalents, qui dérivent les uns des autres par un mécanisme sympodial.

En dehors de variations quantitatives mineures, sans signification architecturale (longueur et diamètre de l'axe, nombre de feuilles, dimensions foliaires, etc.), l'équivalence des articles est complète. Dans ce premier groupe d'arbres ramifiés, tous les articles constituant un même appareil végétatif aérien ont donc la même origine, le même mode de croissance, les mêmes fonctions biologiques.

Tous ces articles croissent verticalement, au moins lorsque leur position dans la cime leur en laisse la possibilité ; ils sont donc tous orthotropes selon la terminologie de Frank (1868) et de Sachs (1879).

Nous avons reconnu, dans ce premier groupe, quatre modèles architecturaux, qui diffèrent par le mode de croissance des articles, et par le mécanisme de leur enchaînement sympodial.

MODÈLE DE TOMLINSON

Définition. — Ce modèle s'établit par tallage à partir d'un individu initial, chaque article étant issu de la base du précédent, au-dessous du niveau du sol. Cette émission souterraine permet à chaque article d'établir son propre système racinaire, et d'acquérir son autonomie trophique, ce qui maintient une rigoureuse équivalence des articles, jusque sur le plan quantitatif, chez la plupart des espèces. (Schéma : fig. 10.1 et 10.2.)

Le modèle de Tomlinson dérive, soit du modèle de Holtum, soit du modèle de Corner. Dans le premier cas, chaque article est monocarpique (fig. 10.1) ; dans le deuxième, le perfectionnement des méristèmes édificateurs donne naissance à des articles présentant une sexualité latérale et une croissance indéfinie (fig. 10.2).

Nous dédions ce modèle à P. B. Tomlinson, dont les travaux sur l'architecture des Monocotylédones arborescentes font autorité. Sa description morphologique de diverses Scitaminées (*Musa*, *Phenakospermum*, *Strelitzia*, etc., voir P. B. Tomlinson, 1962) coïncide exactement avec la définition que nous donnons ci-dessus.

(1) Quelques exceptions seront examinées plus loin : articles stériles chez diverses Apocynacées, articles portant des inflorescences latérales chez *Connarus* sp, *Iodes* sp, et chez divers Palmiers.

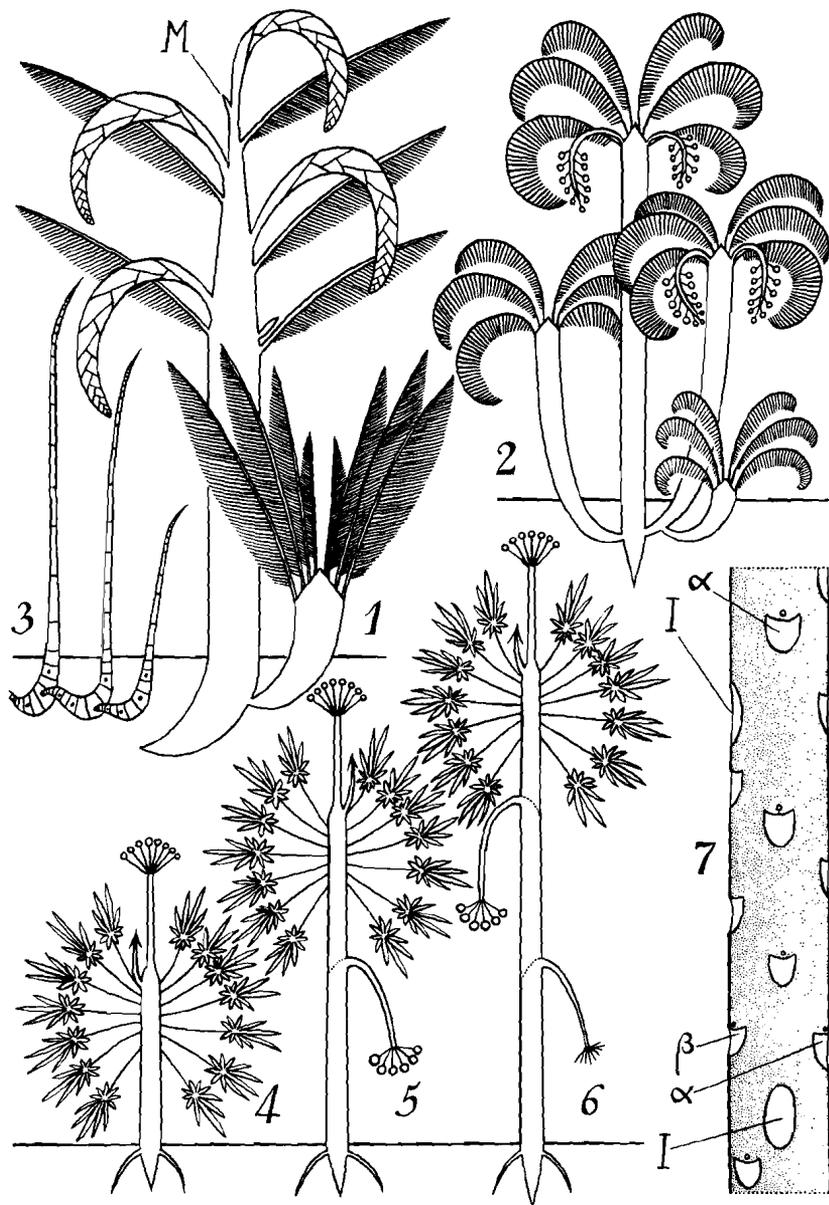


FIG. 10. — Les arbres à structure articulée. Modèle de Tomlinson (1 à 3), modèle de Chamberlain (4 à 7). — 1, *Raphia gigantea* A. Chev., Palmier des forêts marécageuses de l'Ouest africain. M = méristème apical rejeté sur le côté, et définitivement inactif. — 2, *Euterpe oleracea* Mart., Palmier des forêts marécageuses d'Amérique tropicale. — 3, Architecture végétative d'un Bambou (imité de McCLURE, 1966). — 4 à 6, Quelques étapes du développement de *Jatropha multifida* L., Euphorbiacée d'Amérique tropicale. — 7, Le tronc de *Jatropha multifida* L. La position des cicatrices inflorescentielles (I) et celle des préfeuilles (α et β) démontrent que ce tronc est un sympode.

Répartition taxonomique

Le modèle de Tomlinson est réalisé par certaines Fougères arborescentes (*Cyathea manniana* Hooker, des montagnes d'Afrique tropicale [fig. 44.3] ; F. Hallé, 1965 et 1966). Il est largement répandu chez les Palmiers, où des formes « en touffes » sont connues dans les genres *Areca*, *Arenga*, *Bactris*, *Caryota*, *Chrysalidocarpus*, *Euterpe*, *Geonoma*, *Metroxylon*, *Phoenix*, *Raphia*, *Rhapis*, etc. La particularité de ces espèces « en touffes » est que la phase d'épaississement de l'axe épicotyle, commune à tous les Palmiers, est en même temps une phase de bourgeonnement latéral (fig. 10.1 et 10.2).

Divers Bambous dont les chaumes sont normalement dépourvus de ramifications végétatives aériennes, tels que *Glaziophyton*, *Guaduella*, *Neurolepis*, *Puelia* (MacClure, 1966) relèvent du modèle de Tomlinson (fig. 10.3).

Tomlinson (1962) a montré que cette architecture était fréquente chez les Scitaminées arborescentes; en Amérique tropicale, une Musacée, *Phenakospermum guianense* Endl. et en Asie tropicale les Bananiers (*Musa sapientum* L., *Musa paradisiaca* L.), sont construits sur ce modèle.

Parmi les Dicotylédones arborescentes, le modèle de Tomlinson semble peu répandu. Cependant, il est typiquement réalisé par *Lobelia giberroa* Hemsl., des montagnes éthiopiennes : la mort du premier tronc, à la suite de la floraison terminale, détermine la croissance de troncs latéraux à partir de la souche.

Variations

Le modèle de Tomlinson est sujet à diverses variations architecturales, en dehors de celle, déjà citée, qui porte sur la position des inflorescences.

Chez diverses espèces des genres *Raphia* et *Metroxylon*, les articles se succèdent dans le temps, et l'individu ne présente, à un instant donné, qu'un axe unique et un rejet basal. Dans le cas général, il se forme une touffe de très nombreux articles contemporains (*Euterpe* : Oldeman, 1969 ; *Rhapis*, *Musa*).

Les touffes sont de densités très variables, suivant que les articles sortent du sol dès leur émission, ou parcourent au préalable un trajet souterrain plus ou moins long. La Fougère arborescente *Cyathea manniana* Hooker, et certains Palmiers tels que *Rhapis* (Tomlinson et Zimmermann, 1966 ; Zimmermann et Tomlinson, 1967), ou *Geonoma*, posent le problème de la limite entre ramification basale et multiplication végétative par stolons, entre individu et clone.

Chez *Cyathea manniana* Hooker, la séquence de différenciations que parcourt le méristème apical de chaque article comprend une phase initiale pendant laquelle l'axe se comporte en stolon (fig. 11, 12 et 44.3) Cette différenciation est imposée à distance par les frondes fonctionnelles de l'article père, et elle cesse spontanément lorsque l'apex de l'article fils est suffisamment éloigné ; on peut

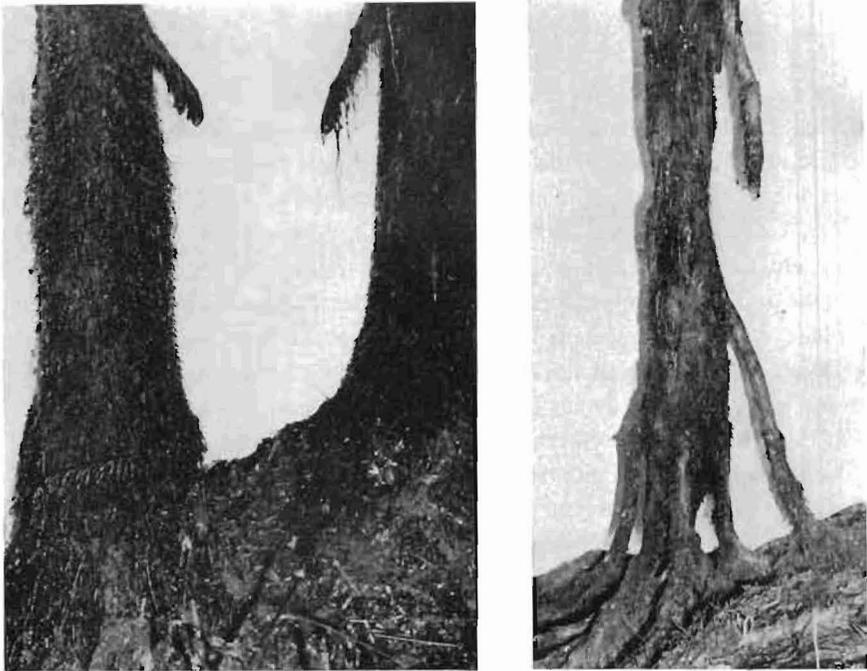


FIG. 11 ET 12. — *Modèle de Tomlinson* — *Cyathea manniana* Hooker, Cyathacées ; le tronc de cette fougère arborescente est entouré d'un manchon de racines qui cache les stolons ; après dissection, les stolons apparaissent. Mont Tonkouy, Côte d'Ivoire.

y mettre fin à tout moment en interrompant expérimentalement les relations anatomiques entre ces deux groupes d'organes (F. Hallé, 1965, 1966).

MODÈLE DE CHAMBERLAIN

Définition. — Le modèle de Chamberlain se définit par sa structure articulée linéaire : chaque article ne donne naissance qu'à *un* article fils ; en outre, chacun des articles successifs est issu, non plus de la base de l'article précédent, mais de son sommet, sous l'inflorescence terminale. Les articles sont monocarpiques. (Schéma : fig. 10.4 à 10.6.)

La structure linéaire qui résulte de ce mode de croissance confère aux espèces relevant de ce modèle une physionomie identique à celle des arbres monocaules et monocarpiques. Mais cette structure est articulée, ce qui est incompatible avec la définition du modèle de Holttum.

Le modèle de Chamberlain dérive du modèle de Holttum par répétition linéaire indéfinie.

=====
 FIG. 13. — *Modèle de Chamberlain* — *Montrichardia arborescens* Schott, Aracées. Saut Maripa, Oyapock, Guyane française.
 =====



Nous dédions ce modèle à C. J. Chamberlain, auteur d'admirables études de l'architecture des Cycadales. Ces plantes sont fréquemment conformes à la définition donnée ici (voir, par exemple, *Dioon spinulosum* Dyer, C. J. Chamberlain, 1911).

Nous précisons la définition du modèle de Chamberlain à l'aide d'un exemple.

Jatropha multifida L. est une Euphorbiacée américaine, cultivée dans de nombreux pays tropicaux pour son port élégant et ses superbes pré-cyathium rouges coralloïdes. Au moins lorsqu'il est jeune, ce petit arbre a la physionomie d'un Papayer : un tronc unique, couronné d'une touffe dense de grandes feuilles palmées ; mais sa dynamique de croissance est bien différente de celle du Papayer (fig. 10.4 à 10.7).

Après la germination, une phase de croissance monopode amène le méristème à une hauteur de 50 cm environ. A ce niveau, une inflorescence terminale se différencie, qui bloque définitivement la croissance de l'axe primaire ; à la base de l'inflorescence, dans l'aisselle de la dernière feuille assimilatrice, un axe

secondaire commence à se développer dès que cesse la dominance apicale (fig. 10.4) ; cet axe II rejette sur le côté la première inflorescence, avant de produire une inflorescence terminale, et d'être relayé à son tour par un axe III, etc.

La convergence physionomique avec un arbre monocaule est si parfaite que la vraie nature du tronc est difficilement décelable par le seul examen de ses parties âgées et défeuillées : la phyllotaxie ne s'interrompt pas et, en particulier, le sens de rotation des hélices foliaires est conservé d'un article sur l'autre.

Seule la position extra-axillaire des cicatrices d'inflorescences fait soupçonner la nature terminale de ces inflorescences, et donc la nature sympode du tronc (fig. 10.7).

Répartition taxonomique

Préspermaphytes :

CYCADACÉES :

Ceratozamia sp. Mexique. Solms-Laubach, 1890.

♂ *Cycas circinalis* L. Indo-Malaisie.

♂ *Cycas revoluta* Thunb. Extrême-Orient.

Dioon edule Lindl. Mexique. Chamberlain, 1911.

Dioon spinulosum Dyer, Mexique. Chamberlain, 1911.

Zamia floridana A. D.C. Floride, Bahamas. Grace Smith, 1907.

Monocotylédones :

ARACÉES :

Montrichardia arborescens Schott, Moucou-moucou. Amérique tropicale. (Fig. 13.)

LILIACÉES :

Cordyline indivisa Steud. Nouvelle-Zélande. Graf, 1963.

Dracaena umbraculifera Jacq. Java. Graf, 1963.

Dicotylédones :

BIGNONIACÉES :

Oroxylon indicum Vent. Malaisie. J. B. ORSTOM, Abidjan.

EUPHORBIACÉES :

Jatropha multifida L. Amérique tropicale.

LOGANIACÉES :

Potalia amara Aubl. Guyane. F. Hallé, n° 1145 (P) (fig. 14).

RUBIACÉES :

cf. *Psychotria* sp. Congo. F. Hallé, n° 1464.

SAPINDACÉES :

Talisia aff. *elephantipes* Sandwith, Guyane. Oldeman, n° 2390 (P, CAY).

SIMAROUBACÉES :

Picrolemma cf. *pseudocoffea* Ducke, Guyane. Oldeman, n° 2166 (P, CAY).

VERBÉNACÉES :

Clerodendron paniculatum L. Malaisie, Birmanie. J. B. ORSTOM, Abidjan.

=====
 FIG. 14. — *Modèle de Chamberlain* — *Potalia amara* Aubl., Loganiacées. Bas Camopi, Guyane française.
 =====



Oroxylon indicum Vent., cultivé dans plusieurs pays tropicaux pour son aspect étrange (« l'arbre aux vieux tibias », « l'horreur de minuit », etc., voir Corner, 1952), ne conserve sa physionomie monocaule que lorsqu'il est jeune, jusqu'à 10-15 mètres de hauteur ; par la suite, des relais multiples apparaissent, et les individus âgés présentent toujours des branches. Beaucoup de Bignoniacées arborescentes, *Jacaranda*, *Pajanelia*, *Spathodea*, font de même, et constituent ainsi des intermédiaires entre le modèle de Chamberlain et le modèle suivant.

MODÈLE DE LEEUWENBERG

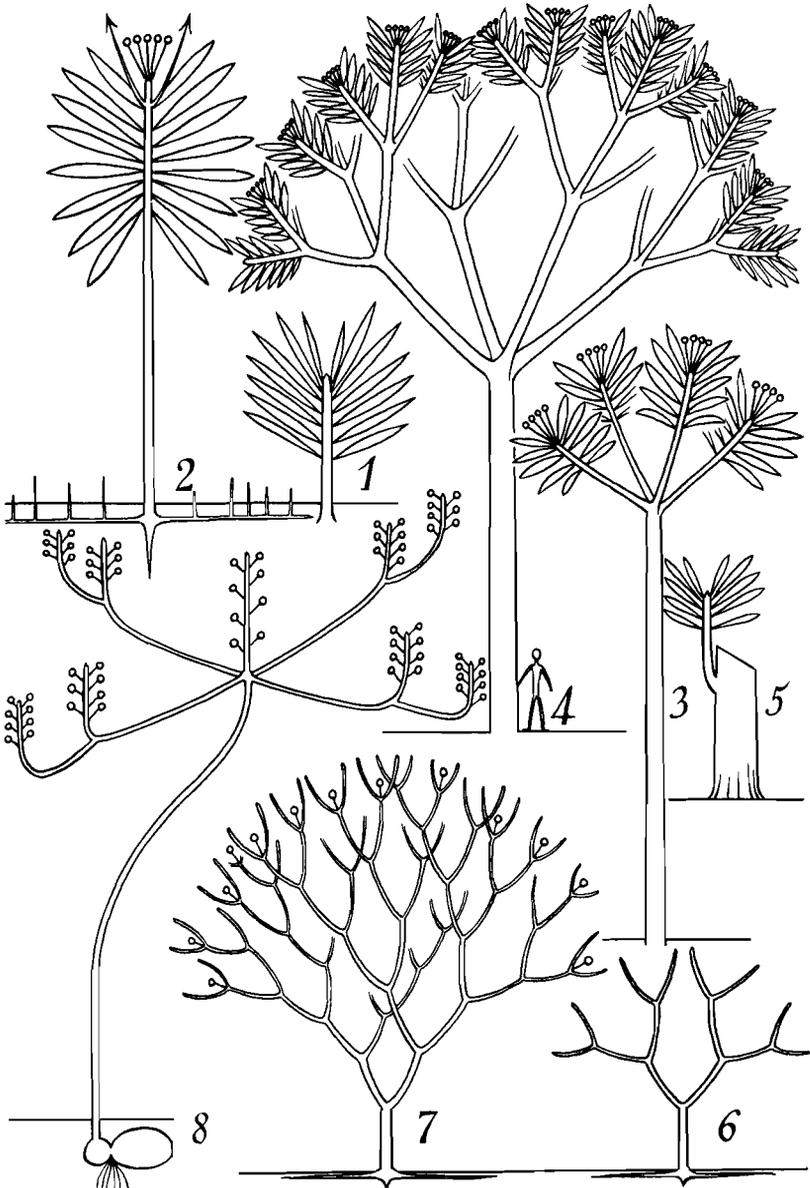
Définition. — Ce modèle diffère du précédent en ce que chacun des articles successifs donne naissance, non plus à *un*, mais à *plusieurs* articles fils, qui se partagent l'espace disponible ; la structure articulée linéaire cède la place à une structure articulée tridimensionnelle. Les inflorescences sont toujours terminales, et les articles, toujours monocarpiques. (Schéma : fig. 15.3, 15.4 et 15.7.)

Les liens du modèle de Leeuwenberg avec le modèle de Chamberlain sont attestés par le fait que ces deux modèles peuvent se trouver réalisés au sein d'un même genre (*Dracaena*, *Jatropha*) ; par ailleurs, certaines espèces comme *Oro-*

xylon indicum Vent. (Bignoniacées) ou *Euphorbia dendroïdes* L., passent, au cours de leur vie, d'une forme juvénile linéaire à une forme adulte tridimensionnelle.

**

Anthocleista procera Leprieur, Loganiacée arborescente fréquente dans les forêts marécageuses de l'Ouest africain, est particulièrement représentatif de cette



architecture, et nous servira à en préciser la définition. Beaucoup de ce qui suit est emprunté à l'admirable révision du genre *Anthocleista* Afzel. ex R.Br. de A. J. M. Leeuwenberg (1961), à qui nous dédions ce modèle.

Les figures 15.1 à 15.4 schématisent quelques étapes de la morphogenèse d'*Anthocleista procera* Leprieur.

Après la germination, le méristème apical épicotyle édifie un puissant axe feuillé, pouvant atteindre 10 mètres de hauteur dans des circonstances écologiques sombres, avant de différencier une volumineuse inflorescence terminale (fig. 15.2). L'absence de ramifications végétatives, les grandes dimensions foliaires (jusqu'à 150×35 cm ; Leeuwenberg, 1961), la haute densité phyllotaxique et l'inflorescence terminale, donnent à cette plantule géante tous les caractères des arbres monocaules monocarpiques.

Toutefois, contrairement aux arbres monocarpiques, l'*Anthocleista* ne meurt pas après la floraison ; la disparition du méristème apical lève l'inhibition des méristèmes axillés par les feuilles assimilatrices les plus hautes, et ainsi s'établit une couronne apicale de 4-6 axes latéraux qui vont servir de relais. Chacun d'entre eux va différencier une inflorescence terminale avant d'être relayé à son tour (fig. 15.3), et la croissance de la cime se fait par le remplacement périodique des méristèmes ayant atteint la fin de la séquence de différenciations par des méristèmes latéraux non encore différenciés qui empruntent, à leur tour, la même séquence depuis son origine.

Les articles en croissance étant les seuls à porter des feuilles, le feuillage se distribue suivant une voûte hémisphérique et monostratifiée (fig. 15.4). Rauh (1939) emploie le terme de « Kugelbäume » pour cette forme d'arbre.

Anthocleista procera est sempervirent ; mais le modèle de Leeuwenberg comporte aussi des espèces caducifoliées, comme l'Apocynacée africaine *Voa-canga africana* Stapf, ou la Césalpiniée brésilienne *Schizolobium excelsum* Vog. Dans ce cas, tous les articles constituant la strate externe de la voûte se défolient en même temps ; ils sont également synchronisés pour la floraison, la refoliation et la fructification.

La décroissance qui marque certains caractères quantitatifs des articles successifs est un trait important du modèle de Leeuwenberg ; elle est clairement

FIG. 15. — Les arbres à structure articulée — Modèle de Leeuwenberg. — 1 à 5, *Anthocleista procera* Leprieur, Loganiacée d'Afrique occidentale. — 1, Forme jeune avant la première floraison. — 2, La première floraison. Noter les différenciations racinaires. — 3, La deuxième floraison. — 4, L'arbre adulte. Noter la diminution de la longueur des articles et des dimensions foliaires. — 5, Un rejet de souche d'après NOZERAN (1957) ; son angle d'insertion est beaucoup plus petit que celui des articles, dans la morphogenèse normale. — 6 et 7, *Tabernaemontana crassa* Benth., Apocynacée d'Afrique tropicale. — 6, Forme jeune avant la première floraison. — 7, L'arbre adulte. — 8, *Gloriosa superba* L., Liliacée lianescente d'Afrique tropicale ; architecture comparable à celle des Liliacées arborescentes du genre *Dracaena* Vand.

visible chez *Anthocleista*. Le premier article — l'épicotyle — est le plus grand de tous et porte les plus grandes feuilles. Chez certaines espèces, il présente des particularités qui lui sont propres, liées à la proximité du système racinaire, contreforts ou échasses (*Anthocleista vogelii*). Les articles suivants sont de plus en plus courts et de plus en plus grêles, et les dimensions foliaires diminuent à mesure que s'accroît le volume de la cime (fig. 15.1 à 15.4).

D'après Corner (1949, 1964), l'intensification de la ramification entraîne toujours une diminution des dimensions des axes et des feuilles qu'ils portent. Pour cet auteur, il s'agit là d'une règle générale, valable pour tous les Angiospermes. Dans le cas particulier du genre *Anthocleista*, la vérification a été faite par Leeuwenberg (1961).

Il n'est pas sans intérêt de comparer la structure articulée tridimensionnelle à une « colonie » d'arbres monocaules et monocarpiques. Après la croisière du *Beagle*, Charles Darwin écrivait : « Surprising as this union of separate individuals in a common stock must always appear, every tree displays the same fact, for buds must be considered as individual plants (...). We may consider the polypi in a zoophyte, or the buds in a tree, as cases where the division of the individual has not been completely effected » (1839).

Si l'on ne perd pas de vue que l'arbre, au contraire, est un individu, tandis que le Polypier est une société, la comparaison suggérée par Darwin est fructueuse.

Les Coralliaires présentent des formes solitaires (Actinies) et des formes coloniales (Madrépores). L'Actinie, bien qu'elle soit beaucoup plus volumineuse que l'individu élémentaire qui constitue la colonie, reste de dimensions réduites, et sa vie est courte ; le Madrépore, pratiquement immortel, édifie des atolls.

De la même façon, l'acquisition de la structure articulée, en permettant de survivre à la floraison apicale, confère aux arbres du modèle de Leeuwenberg une puissance et une longévité incompatibles avec l'architecture monocarpique.

L'architecture souterraine des arbres à structure articulée semble totalement différente de leur architecture aérienne. Chez *Anthocleista procera*, par exemple, le système racinaire n'est pas articulé : au contraire des méristèmes aériens, dont la durée de vie est strictement limitée, les méristèmes souterrains bénéficient d'un fonctionnement indéfini ; c'est peut-être l'indice que la structure articulée est liée à la sexualité.

Chez un arbre constitué, par définition, d'axes aériens tous équivalents et orthotropes, il est intéressant de constater une différenciation morphologique parmi les racines. Jenik (1965-1967) a montré que le système racinaire d'*Anthocleista procera* ⁽¹⁾ se composait d'un pivot orthotrope de gros diamètre, de

(1) L'*Anthocleista* à pneumatophores, que JENIK baptise *A. nobilis*, est probablement *A. procera* ou *A. vogelii*. En effet, *A. nobilis* n'est pas un arbre de marais (LEEUEWENBERG, 1961).

racines plagiotropes grêles, et de pneumatophores verticaux à croissance limitée ; ces derniers sont chlorophylliens, et l'auteur pense que leur activité photosynthétique peut n'être pas négligeable.

Ailleurs, chez *Oroxylon indicum* Vent., par exemple, les racines plagiotropes sont spécialisées dans la multiplication végétative par drageons.

Répartition taxonomique

Monocotylédones :

LILIACÉES :

Aloë dichotoma L. f. Afrique australe. Schoute, 1918 ; Reisigl, 1964.

Dracaena draco L. Iles Canaries. Rauh, 1939.

Dracaena arborea C. Koch, Dragonnier. Afrique tropicale.

Yucca brevifolia. Engelm. Californie. Reisigl, 1964.

Dicotylédones :

APOCYNACÉES :

Alstonia sericea Blume, Malaisie. J. B. Lusaka (Zambie).

Pachypodium sp. Madagascar.



FIG. 16. — Modèle de Leeuwenberg — *Tabernaemontana crassa* Benth., Apocynacées ; jeune arbre d'environ 2 m de haut, n'ayant pas encore fleuri. Adiopodoumé, Côte d'Ivoire.

Paravallaris microphylla Pitard, Indochine. Prévost, 1967.
Plumieria acutifolia Poir. Frangipanier. Amérique centrale.
Plumieria rubra L. Frangipanier rouge. Amérique centrale.
Rauvolfia obscura K. Schum. Afrique tropicale.
Rauvolfia vomitoria Afzel. Afrique tropicale. Prévost, 1967.
Tabernaemontana crassa Benth. Afrique tropicale. Prévost, 1967. (Fig. 16.)
Tabernanthe iboga Baill. Afrique centrale.
Voacanga africana Stapf, Afrique tropicale.
Voacanga thouarsii Roem. et Schult. Afrique tropicale.

ARALIACÉES :

Cussonia bancoensis Aubr. et Pellegr. Afrique occidentale.
Cussonia barkeri Seem, Afrique tropicale.
Didymopanax morototoni Decne et Planch. Guyanes, Brésil. J. B. ORSTOM, Cayenne.
Polyscias fulva (Hiern) Harms, Afrique équatoriale. F. Hallé, n° 1465 (P).
Schefflera paraënsis Huber, Brésil.

BORAGINACÉES :

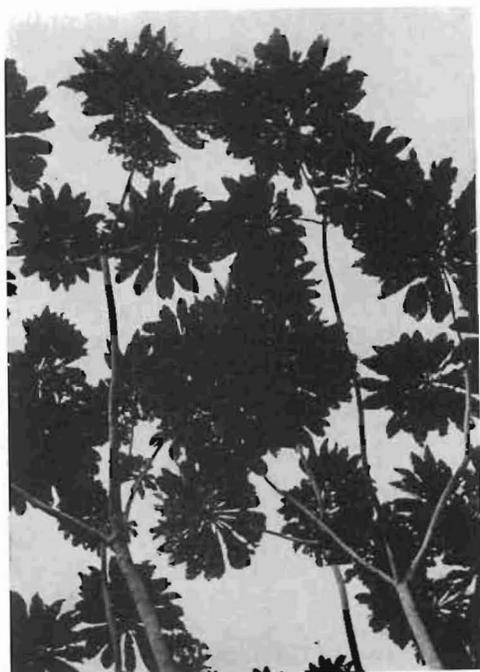
Cordia curassavica Roem. et Schult. Antilles. J. B. ORSTOM, Cayenne.

CACTACÉES :

Pereskia bleo D. C. Amérique tropicale. J. B. ORSTOM, Abidjan.

EUPHORBIACÉES :

Euphorbia dendroïdes L. Région méditerranéenne. Rauh, 1939.
Euphorbia leucocephala Lottsy, Amérique tropicale. J. B. ORSTOM, Abidjan.
Jatropha curcas L. Amérique tropicale.
Jatropha gossypifolia L. Amérique tropicale.
Manihot esculenta Crantz, Manioc. Amérique tropicale.



=====
 FIG. 17. — *Modèle de Leeuwenberg* —
Anthocleista nobilis G. Don., Logania-
 cées — Région de Taï, Côte d'Ivoire.
 =====

Manihot glaziovii Muell. Arg. Ceara. Amérique tropicale.

Ricinus communis L. Ricin. Pantropical.

LÉGUMINEUSES-CÉSALPINIÉES :

Schizolobium excelsum Vog. Brésil. J. B. ORSTOM, Abidjan.

LOGANIACÉES :

Anthocleista djalonensis A. Chev. Afrique occidentale. Leeuwenberg, 1961.

Anthocleista liebrechtsiana De Wild. et Dur. Afrique centrale. Leeuwenberg, 1961.

Anthocleista nobilis G. Don. Afrique occidentale. Leeuwenberg, 1961. (Fig. 17.)

Anthocleista vogelii Planch. Afrique tropicale. Leeuwenberg, 1961.

MÉLASTOMACÉES :

Bellucia cacin (Aubl.) Sagot, Guyane. Oldeman, n° 2147 (P, CAY).

Miconia plukenetii Naud. Guyane. Oldeman, n° 1601 (P, CAY).

RUBIACÉES :

Cephaelis tomentosa Vahl, Guyane. J. B. ORSTOM, Abidjan.

Psychotria sp. Congo.

SAPINDACÉES :

Pseudima frutescens Radlk. Guyane. Oldeman, n° 2290 (P, CAY).

Toulicia guianensis Aubl. Guyane. Oldeman, n° 1809 (P, CAY).

SIMAROUBACÉES :

Quassia africana Baill. Afrique tropicale.

SOLANACÉES :

Solanum cf. *asperum* Rich. Guyane. Oldeman, n° 2137 (P, CAY).

Solanum atropurpureum Schrank, Brésil. J. B. Uppsala (Suède).

Solanum aviculare Forst. Australie. J. B. Uppsala (Suède).

Solanum verbascifolium L. Afrique tropicale.

TILIACÉES :

Triumfetta cordifolia A. Rich. Afrique tropicale.

Variations

L'appartenance au même modèle architectural ne signifie pas que toutes ces espèces soient physionomiquement identiques, car d'importantes variations existent qui portent, par exemple, sur les dimensions des articles. Le premier article — l'épicotyle — atteint une quinzaine de mètres de hauteur chez la Césalpiniée brésilienne *Schizolobium excelsum* ; il ne dépasse pas 20 cm chez plusieurs Apocynacées (fig. 15.6).

Le stade d'apparition de la sexualité est un autre élément de variation. Dans la majorité des cas, la sexualité apparaît sur le premier article, qui est fertile ; floraison et ramification sont alors deux phénomènes liés (*Dracaena*, *Manihot*, *Anthocleista*, *Schizolobium*).

Par contre, chez les Apocynacées à structure articulée, il est fréquent que la ramification précède de beaucoup la floraison. *Tabernaemontana crassa* Benth. en est un exemple. Chez cet arbre (fig. 15.6, 15.7 et 16), les premiers articles formés sont stériles ; ce n'est donc pas la floraison qui arrête leur croissance en longueur : pour une raison encore inconnue, leurs méristèmes apicaux cessent

brusquement de fonctionner et se transforment en parenchyme, sans produire d'inflorescence. Ce mécanisme se répète pendant deux ou trois ans, au cours desquels sont formées plusieurs « générations » d'articles stériles.

Dans un deuxième stade, la sexualité apparaît et s'installe ; la différenciation d'une inflorescence apicale devient alors la cause normale de l'arrêt de croissance des articles, bien que des arrêts stériles se produisent encore de temps à autre, selon un rythme que nous ne pouvons préciser.

En dépit de ces variations architecturales mineures, le modèle de Leeuwenberg est un modèle bien individualisé et homogène.

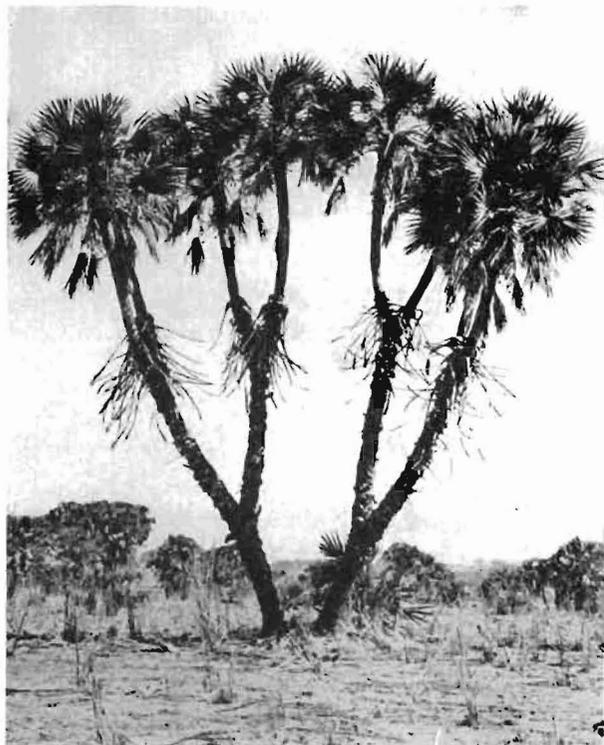


FIG. 18. — *Modèle de Schoute* — *Hyphaene thebaica* Mart., le Palmier Doum. Niamey, Niger.

MODÈLE DE SCHOUTE

HYPHAENE THEBAICA Mart.

Le Palmier Doum d'Afrique tropicale, *Hyphaene thebaica* Mart., et quelques espèces asiatiques voisines, s'édifient selon un modèle particulier, excessivement rare dans la nature actuelle (fig. 18 à 21) ; nous le dédions à J. C. Schoute, dont l'étude du Palmier Doum est classique (1909).

L'architecture du Palmier Doum est une question controversée. A la suite de Schoute (1909), de très nombreux auteurs ont admis que ce Palmier se ramifiait par des dichotomies successives, chaque dichotomie s'effectuant au niveau d'une *feuille angulaire* (Troll, 1937 ; Emberger, 1960 ; MacCurrach, 1960 ; Guinochet, 1965 ; Corner, 1966).

Plantefol (1948) avance l'hypothèse un peu différente d'une *dissociation* méristématique, due à ce que le nombre d'hélices foliaires se trouve trop élevé pour que la structure apicale soit stable : « La dissociation aurait lieu alors, le total des hélices foliaires se répartissant en deux tiges plus petites, stables dans les conditions nouvelles (...). Seule la numération des hélices foliaires permettrait de résoudre la question posée. »

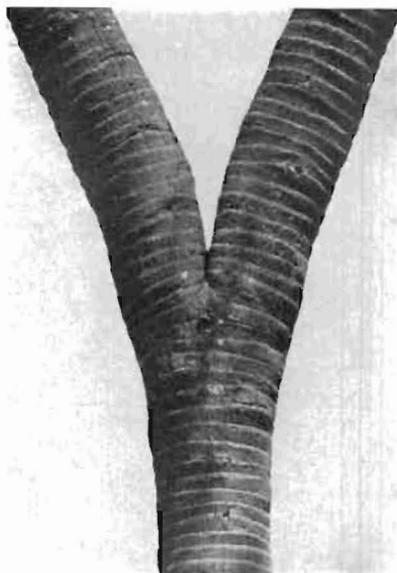


FIG. 19. — *Modèle de Schoute* — *Hyphaene thebaica* Mart. ; détail de la ramification du tronc. Doropo, Côte d'Ivoire.

Des observations personnelles récentes nous ont conduits aux résultats suivants :

— Le nombre des hélices foliaires s'est révélé être constamment de *cinq*, chez les 25 bourgeons disséqués. Ce nombre n'est pas influencé par la ramification : un tronc à cinq hélices émet deux branches à cinq hélices. L'hypothèse de la dissociation est donc sans fondement (fig. 21.5).

— La *feuille angulaire* n'existe pas. L'organe auquel Emberger (1960) donne le nom de *feuille angulaire* est un artefact, constitué par les bases accolées des préfeuilles α et α' des deux branches (fig. 21.5). Ces préfeuilles, adossées et fortement carénées, coincées dans la fourche, résistent longtemps à l'érosion, ce qui a permis à Schoute de les examiner au niveau de ramifications anciennes et déjà défeuillées. L'interprétation qu'en donne Schoute est d'ailleurs correcte

(« Vorblatt »). Les préfeuilles d'*Hyphaene thebaica* ont la position classique des préfeuilles de Monocotylédones. On remarquera toutefois que leurs bourgeons axillaires ont quitté la position médiane, pour migrer derrière les carènes latérales : la pression considérable qui s'exerce au niveau de la surface de contact des deux branches, et qui s'affaiblit au niveau des carènes, est peut-être à l'origine de cette migration.

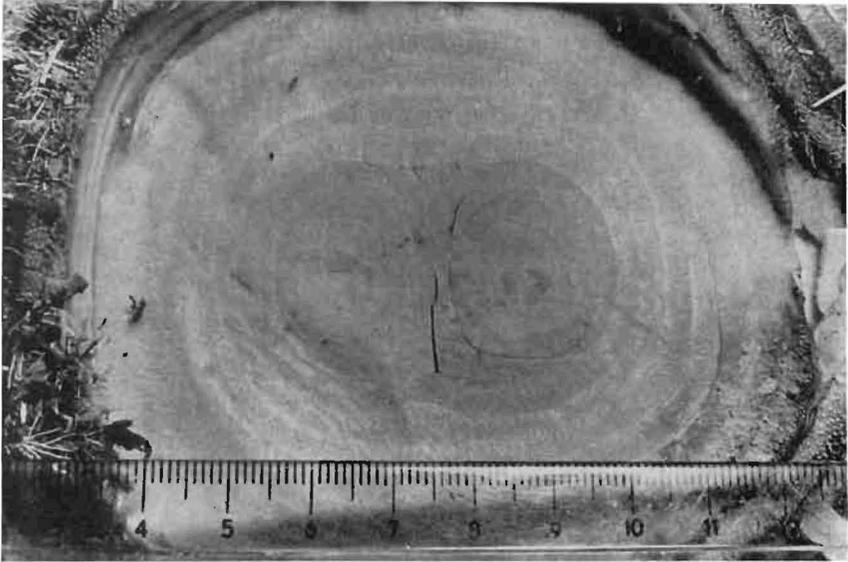


FIG. 20. — *Modèle de Schoute* — *Hyphaene thebaica* Mart. ; coupe transversale du bourgeon, peu après la ramification. Niamey, Niger.

— Contrairement à ce qui ressort des images données par Schoute, nous avons constaté que les hélices foliaires des deux branches sont enroulées, non pas dans le même sens, mais en sens inverse (fig. 21.4 et 21.5). Cette contradiction s'explique : le travail de Schoute est antérieur de quarante années à la « Théorie des hélices foliaires multiples » et il a été effectué sur des ramifications anciennes et défeuillées, ce qui est peu favorable à une étude phyllotaxique précise.

Le fait que chaque branche soit, du point de vue phyllotaxique, l'image de l'autre dans un miroir, le fait que chaque branche possède une préfeuille adossée en position classique, l'absence de feuille angulaire, enfin, nous amènent à douter de la réalité de la dichotomie dans cette espèce.

Nous préférons admettre que *Hyphaene thebaica* est un arbre à structure articulée tridimensionnelle. Notre hypothèse est la suivante : pour une raison qui reste à préciser, le méristème édificateur de chaque article disparaît, de

façon brutale et complète ⁽¹⁾. Il est remplacé par deux méristèmes latéraux, qui édifient les deux branches.

Une difficulté subsiste : ces deux branches *ne sont pas axillées*, et la dernière feuille du tronc unique possède un bourgeon axillaire latent, bien visible. Il nous paraît extrêmement fructueux de comparer cette situation avec celle qui fut mise en évidence par Buvat (1955a, 1955b) chez diverses Sélaginelles. Chez *S. kraussiana* Brown, par exemple, la ramification s'effectue de la façon suivante :

— Les cellules apicales perdent leurs caractères embryonnaires, « rentrent dans le rang et fournissent des cellules banales » (Buvat, 1955b).

— Les cellules apicales nouvelles, qui vont édifier les branches apparaissent latéralement, « très près du sommet », et bien au-dessus des ébauches foliaires les plus jeunes, de sorte que la position des branches est indépendante de celle des feuilles.

Tout se passe comme si le Palmier Doum se ramifiait par un mécanisme analogue. Nous avons noté chez ce Palmier, pour la zone méristématique inférieure à la plus jeune ébauche foliaire, des diamètres de 250 à 300 μ , ce qui laisse beaucoup de place à l'initiation éventuelle de méristèmes latéraux en amont des ébauches foliaires.

Définition

Dans la mesure où une définition peut légitimement être dégagée de l'étude d'un seul exemple, nous définirons le modèle de Schoute comme un modèle à structure articulée, dans lequel l'arrêt de croissance de chaque article n'est pas dû à la sexualité, celle-ci étant latérale.

Cette définition est négative ; peut-être le modèle de Schoute devra-t-il être subdivisé lorsque les différentes causes d'arrêt de croissance seront positivement connues.

Une Connaracée arborescente guyanaise, *Connarus fasciculatus* (D.C.) Planch. et une Icacinacée lianescente africaine, *Iodes liberica* Stapf, peuvent être rapprochées, au moins provisoirement, du modèle de Schoute. Les articles successifs portent des inflorescences latérales ; l'arrêt de croissance de chaque article, et le mécanisme d'enchaînement sympodial, ne sont donc pas liés de façon claire à la sexualité. Chez la Connaracée, l'apex avorte (fig. 21.6 et 21.7), chez l'Icacinacée, il se différencie irréversiblement en une vrille apicale (fig. 21.8).

Si le modèle de Schoute est très rarement réalisé dans la nature actuelle, peut-être n'en était-il pas de même dans les époques anciennes. *Hyphaene the-*

(1) Cette situation a, sur la dichotomie, l'avantage de n'être pas sans précédent chez les Angiospermes. Des Apocynacées ligneuses posent le même problème (PRÉVOST, 1967), ainsi que beaucoup d'autres arbres, comme le banal Cacaoyer.

baica Mart. a été comparé à un *Lepidodendron* par Corner (1966). La question sera discutée plus loin.

B. — AXES VÉGÉTATIFS DIFFÉRENCIÉS

Définition et critères d'établissement des modèles

Au cours du cycle biologique de l'arbre, et par suite de modifications successives du fonctionnement du génôme, apparaissent, dans un ordre constant, des axes présentant des spécialisations fonctionnelles diverses. Telle est la principale différence entre ce groupe et le précédent.

Cette délégation des fonctions biologiques à plusieurs types d'axes se reflète dans l'architecture de l'arbre ; l'appareil végétatif aérien est constitué d'axes qui ne sont plus équivalents entre eux, mais *différenciés*, morphologiquement et biologiquement, les uns par rapport aux autres.

La plus familière de ces différenciations d'axe est celle qui sépare le *tronc* des *branches* ; mais il s'agit là de concepts préscientifiques, dont il est nécessaire de préciser la définition.

De l'axe unique des monocaules, le *tronc* conserve principalement le rôle architectural : il assure à l'arbre son assise, sa résistance mécanique, sa croissance en hauteur à travers les étages successifs du couvert forestier, tout en produisant à son apex de nouveaux rameaux feuillés qui bénéficient des meilleures conditions d'éclaircissement ; parce qu'il constitue un système central de communications et de transports, le tronc donne à l'arbre sa cohésion physiologique ; il détermine sa stature définitive, de laquelle dépendent, au moins en partie, sa compétitivité, et sa niche écologique.

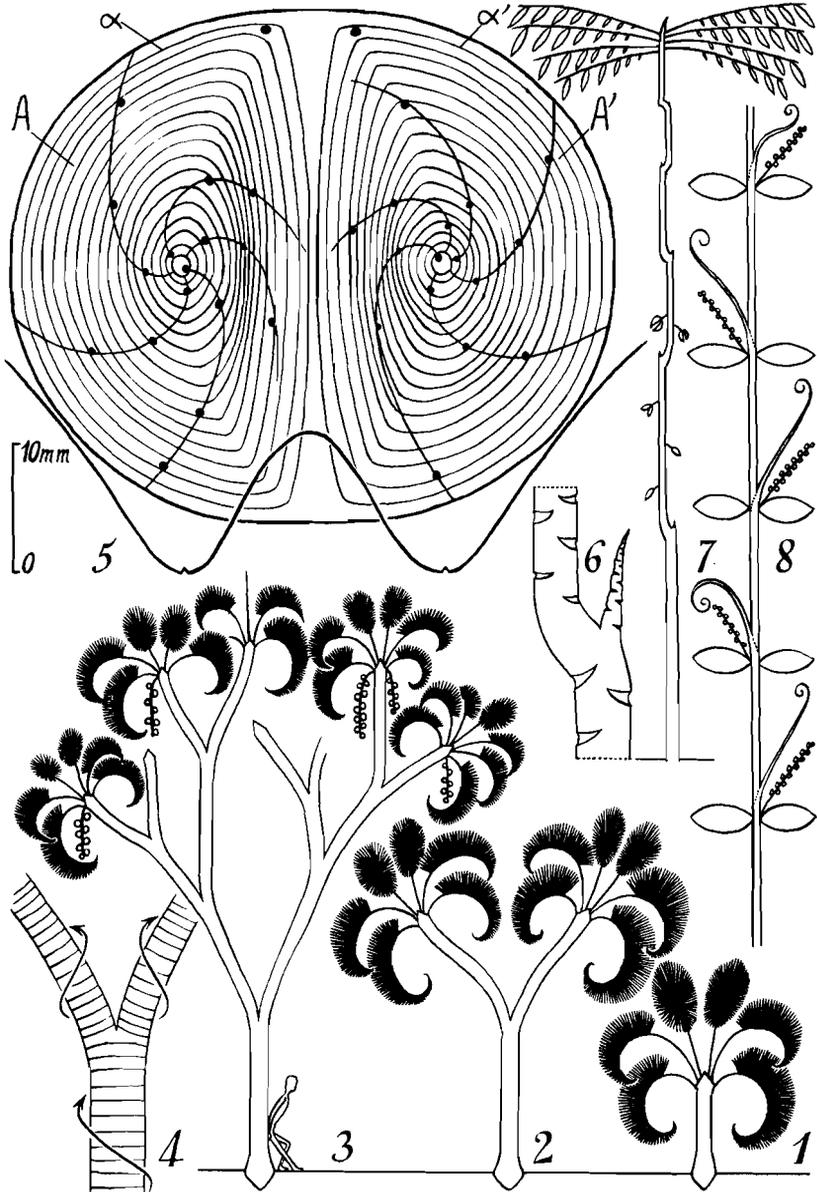
Suivant l'espèce considérée, les branches, comme le tronc, peuvent être constitués d'un axe unique (= monopode) ou d'un ensemble d'axes qui se relaient les uns les autres (= sympode).

Les *branches* reprennent, en principe, les fonctions biologiques que le tronc n'assure plus : la photosynthèse, et la formation d'organes sexuels. Ces fonctions

FIG. 21. — Les arbres à structure articulée. Modèle de Schoute. — 1 à 3, Quelques étapes de la croissance du Palmier Doum d'Afrique tropicale, *Hyphaene thebaïca* Mart. — 4, Les hélices foliaires des deux branches tournent en sens inverses. — 5, Structure interne d'un bourgeon, peu après la ramification ; coupe transversale en haut, et coupe longitudinale en bas ; la prolifération des tissus subapicaux explique la position invaginée des deux méristèmes ; A et A' : les ébauches des deux branches ; α et α' : les préfeuilles, dont les bourgeons axillaires sont déplacés. Référence : F. HALLÉ, n° 1418, Niger. — 6 et 7, La Connaracée guyanaise *Conarus fasciculatus* (D.C.) Planch., petit arbre atteignant 4 m de hauteur, à tronc sympode, cauliflore. Référence : OLDEMAN, n° 2380, Crique Tortue, Guyane. — 8, L'Icacinacée africaine *Iodes liberica* Stapf.

peuvent être remplis de maintes façons, et de nombreux dispositifs différents existent, tant pour capter l'énergie incidente que pour mettre les organes sexués à la disposition des vecteurs de gamètes.

Ainsi défini, cet ensemble des arbres à rameaux végétatifs différenciés est profondément hétérogène. Nous avons tenté, en analysant les structures et leurs



modes de croissance, de le résoudre en sous-ensembles homogènes. Les principaux critères utilisés ont été les suivants :

- Mode de croissance du tronc : tronc à croissance continue, ou tronc à croissance rythmique. Ces caractères se manifestent dans la répartition, continue ou rythmique, des branches sur le tronc.
- Structure du tronc : tronc sympode, ou tronc monopode.
- Structure et comportement des branches : branches orthotropes, ou branches plagiotropes (Frank, 1868). A la suite de Roux (1968), nous pensons que le concept de rameau plagiotope recouvre plusieurs réalités différentes ; aussi avons-nous distingué :
 - des branches plagiotropes généralement monopodes, à phyllotaxie distique, ou tendant vers la disposition distique. C'est la plagiotropie la plus habituelle, celle des Caféiers, des Cacaoyers, des Ebènes, des *Phyllanthus*, etc. ;
 - des branches plagiotropes composées d'une succession indéfinie de courts articles à phyllotaxie spiralée. C'est la « plagiotropie par apposition » du Balsa, du Makoré, du Balata, des *Terminalia*, etc.
- Position des organes sexuels : inflorescences terminales, ou inflorescences latérales.

Les différentes combinaisons de ces caractères définissent, parmi les arbres à rameaux différenciés, 15 modèles architecturaux, dont 12 ont été effectivement trouvés dans la nature, tandis que les trois derniers restent, actuellement encore, à l'état de modèles théoriques.

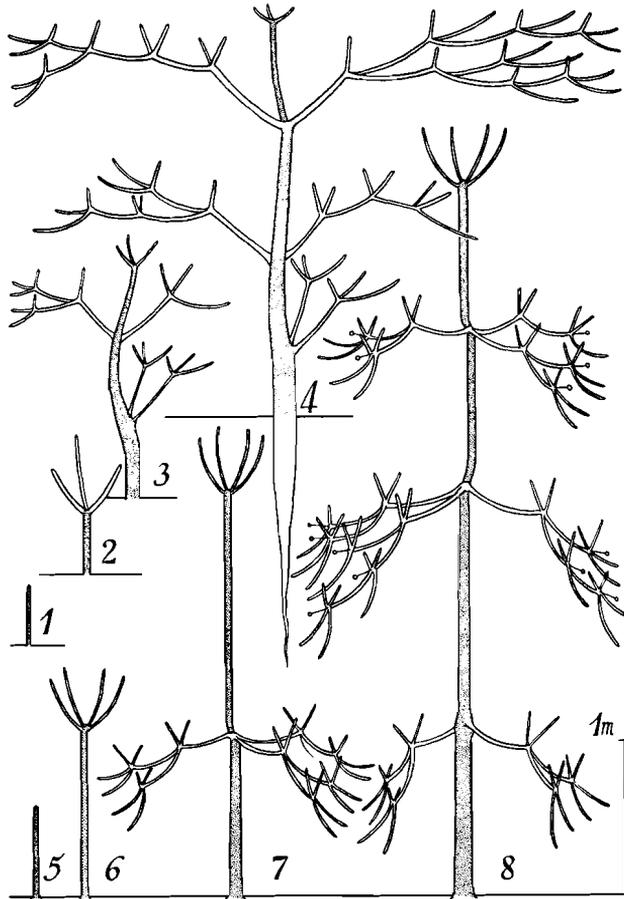
MODÈLE DE KWAN-KORIBA

Définition. — Ce modèle présente une structure articulée, et des articles monocarpiques. Il se distingue des modèles précédents par le fait que les articles, identiques pendant les premiers stades de leur développement, se différencient secondairement, les uns en articles de tronc, les autres en articles de branches. Les branches sont plagiotropes par apposition ; la phyllotaxie est spiralée sur l'ensemble des axes. (Schéma : fig. 22.1 à 22.8.)

Le modèle de Kwan-Koriba est très proche du modèle de Leeuwenberg. Il en dérive par l'apparition d'un déséquilibre entre des articles initialement identiques. La différenciation qui en résulte est tardive, aléatoire, et réversible : elle n'en constitue pas moins un progrès puisqu'elle permet l'édification de troncs majestueux, tout à fait inconnus dans les modèles précédents.

Ce mode de croissance a été clairement mis en évidence chez une Euphorbiacée malaise, *Sapium discolor* Muell. Arg., par le professeur Kwan-Koriba, Directeur du Jardin Botanique de Singapour, à qui nous dédions ce modèle (voir Kwan-Koriba, 1958, p. 19).

FIG. 22. — Les arbres à rameaux différenciés. Modèle de Kwan-Koriba. — 1 à 4, Quelques étapes de la morphogenèse d'une Lécythidacée africaine, *Combretodendron africanum* (Welw.) Exell. — 5 à 8, Quelques étapes de la morphogenèse d'une Apocynacée asiatique, cultivée au Jardin Botanique du Centre ORSTOM d'Abidjan, *Alstonia macrophylla* Wall. — Les articles de tronc sont figurés en gris.



*
**

L'exemple de l'Abalé, *Combretodendron africanum* (Welw.) Exell, grande Lécythidacée arborescente de la forêt dense humide d'Afrique, nous servira à préciser la définition du modèle de Kwan-Koriba. Quelques étapes de la morphogenèse de cet arbre sont schématisées sur les figures 22.1 à 22.4.

A trente centimètres du sol environ, le méristème apical de l'axe épicotyle disparaît brusquement, sans édifier aucune structure sexuelle. Il est remplacé par trois méristèmes latéraux, axillés par les trois feuilles les plus hautes de l'article épicotyle, qui vont édifier trois relais — trois articles — initialement semblables entre eux, et de vigueur égales. Jusqu'à ce point, on le voit, la croissance de l'Abalé est rigoureusement identique à celle d'un arbre à structure articulée tridimensionnelle, *Tabernaemontana crassa*, par exemple.

Un déséquilibre apparaît alors entre les trois relais : l'un d'entre eux

acquiert un surcroît de vigueur, une plus grande vitesse de croissance, et une orientation proche de la verticale, tandis que les deux autres se trouvent rabattus dans le plan horizontal. Il semble bien que soit fortuite la cause qui donne l'avantage à l'un des articles plutôt qu'à un autre : la différenciation entre branches et tronc est, dans cette espèce, tardive et aléatoire.

L'arrêt de croissance des trois articles s'effectue, comme précédemment, par une disparition brusque et totale des méristèmes apicaux, remplacés chacun par trois relais. Ces disparitions peuvent être contemporaines sur les trois articles, mais, le plus souvent, le méristème apical de l'article redressé a une vie sensiblement plus longue que ceux des articles couchés. Ceci contribue à accentuer la différenciation entre les branches horizontales, qui s'allongent lentement, et le tronc vertical à croissance rapide.

La suite de la croissance de l'arbre se fait par la répétition indéfinie du même mécanisme de disparition des méristèmes apicaux, d'édification des articles-relais, et de déséquilibre entre l'article vertical et les articles horizontaux. Ceci est vrai pour le tronc comme pour les branches ; mais l'article vertical se trouve « favorisé » dans la croissance du tronc, alors que, dans la croissance des branches, ce sont les articles horizontaux qui accaparent toute la vigueur.

Lorsque l'arbre fleurit, les inflorescences résultent de la différenciation des méristèmes apicaux des articles constituant les branches ; ces inflorescences sont donc fondamentalement terminales. Il arrive qu'à côté de l'inflorescence terminale apparaissent, aux aisselles des feuilles assimilatrices les plus hautes, des relais modifiés en inflorescences. C'est ce qui explique la présence des « petits racèmes axillaires » décrits et figurés par Aubréville (1959).

Adulte, l'Abalé est un bel arbre dont le tronc, bien qu'il soit de nature sympodiale, et constitué de très courts articles (30 cm environ), est « très droit et cylindrique » (Aubréville, 1959), atteignant 45 mètres de hauteur (Voorhoeve, 1965).

Répartition taxonomique

APOCYNACÉES :

Alstonia macrophylla Wall. Malaisie. Prévost, 1967.

Cerbera manghas L. Malaisie. Serres du Muséum, Paris.

Himatanthus articulatus (Vahl) Woods, Guyane. Oldeman, n° 1880 (P, CAY).

Himatanthus bracteatus (A. D. C.) Woods, Guyane.

BOMBACACÉES :

Ochroma lagopus Swartz, Balsa. Amérique tropicale. J. B. ORSTOM, Abidjan.

COCHLOSPERMACÉES :

Cochlospermum vitifolium (Willd.) Spreng. Amérique tropicale.

EUPHORBIACÉES :

Grossera vignei Hoyle, Afrique occidentale.

Hura crepitans L. Sablier. Amérique tropicale.

Mareya brevipes Pax, Gabon. N. Hallé, n° 4055 (P).

Sapium discolor Muell. Arg. Malaisie. Kwan-Koriba, 1958.

LECYTHIDACÉES :

Combretodendron africanum (Welw.) Exell, Abalé. Afrique tropicale.

OCHNACÉES :

Lophira alata Banks ex Gaertn. f. Azobé. Afrique tropicale.

STERCULIACÉES :

Octolobus heteromerus K. Schum. Gabon. N. Hallé, n° 4057 (P).

THYMÉLÉACÉES :

Daphnopsis caribaea Griseb. Antilles. Oldeman et Maurice, n° M-45 (P, CAY).

Variations

— Le nombre de relais, fixé à 3 chez *Combretodendron africanum* et *Ochroma lagopus*, s'élève à 4 chez *Alstonia macrophylla* (fig. 22.5 à 22.8), à 2-6 chez *Cochlospermum vitifolium*, à 5-7 chez *Himatanthus articulatus* et *Octolobus heteromerus*.

— Les premières disparitions méristématiques, brusques et complètes chez *Combretodendron africanum*, *Alstonia macrophylla*, et *Himatanthus articulatus*, sont au contraire régulièrement liées, soit à la nécrose du bourgeon apical (*Lophira alata*), soit à la différenciation de fleurs, d'ailleurs généralement imparfaites et stériles (*Ochroma lagopus*). Chez le Balsa, nous avons pu observer une fleur solitaire et terminale au sommet de l'article épicotyle.

L'évolution architecturale qui conduit, de la structure articulée tridimensionnelle équilibrée (modèle de Leeuwenberg), à la structure déséquilibrée (modèle de Kwan-Koriba) peut être suivie jusqu'à un troisième type d'organisation (modèle de Prévost).

MODÈLE DE PRÉVOST

Définition. — Comme le précédent, ce modèle présente une structure articulée, et des articles monocarpiques diversement spécialisés. Mais la différenciation intervient d'emblée entre ces articles : dès les premiers stades de leur développement, les articles de tronc et les articles de branches sont morphologiquement et fonctionnellement différents, et ils constituent deux lignées distinctes. Les branches sont plagiotropes par apposition ; la phyllotaxie est spiralee sur l'ensemble des axes. (Schéma : fig. 23.1 à 23.4.)

Le modèle de Prévost est proche du modèle de Kwan-Koriba, dont il diffère seulement par le fait que les articles de tronc et de branches n'ont plus une origine commune, mais des origines distinctes. Mais le modèle de Prévost est également très proche du modèle de Leeuwenberg, dont il dérive par répétition linéaire indéfinie, les articles épicotyles constituant les articles du tronc.

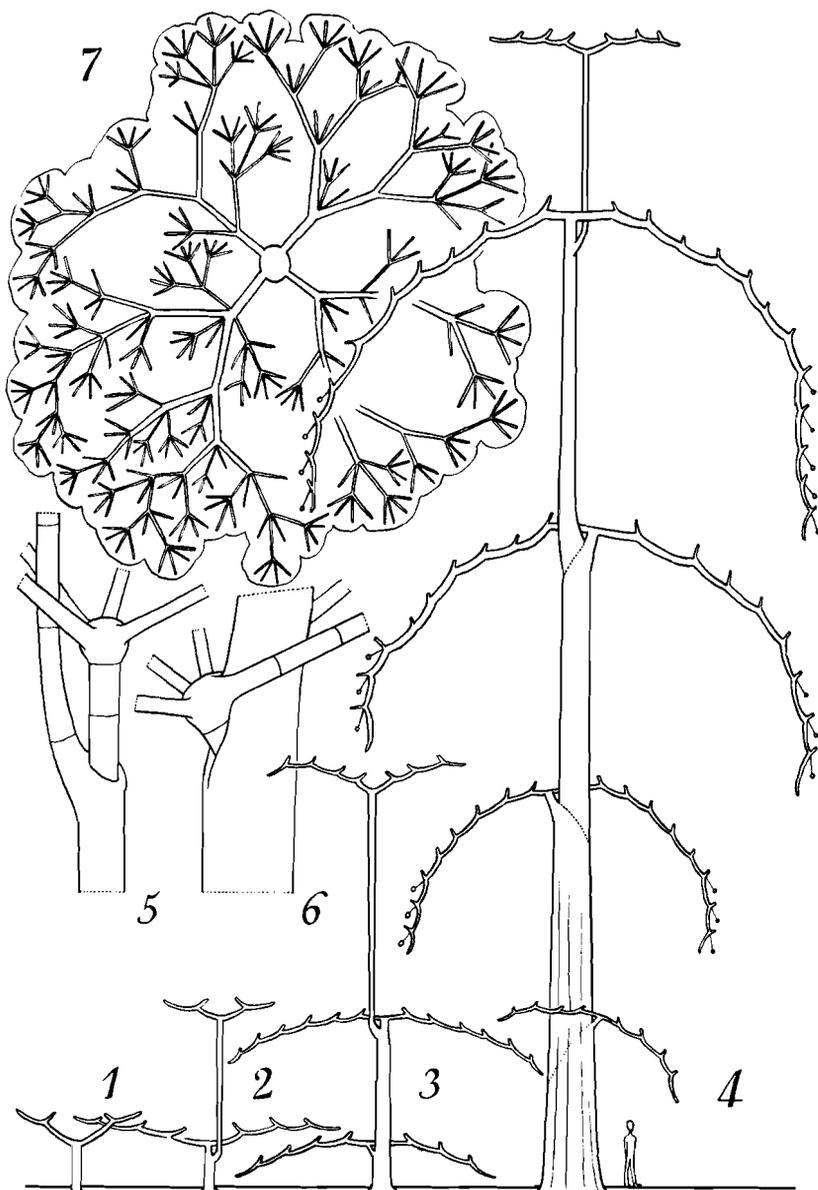


FIG. 23. — Les arbres à rameaux différenciés. Modèle de Prévost. — 1 à 4, Quelques étapes de la morphogenèse d'une Apocynacée africaine, l'Émien, *Alstonia boonei* De Wild. L'arbre atteint 40 mètres de hauteur. — 5 et 6, Deux stades de la croissance en épaisseur du relais orthotrope ; on remarque que la base de l'étage plagiotrope est progressivement rejetée latéralement et englobée dans les tissus du tronc. — 7, Organisation d'un étage de 3 mètres de diamètre.

Cette architecture si remarquable a été reconnue et étudiée, chez une Apocynacée africaine, *Alstonia boonei* De Wild., par M. F. Prévost, à qui nous dédions ce modèle (voir Prévost, 1967).

L'Emien, *Alstonia boonei* De Wild., est un bel arbre répandu dans toute la forêt d'Afrique tropicale. Quelques étapes de sa morphogenèse sont schématisées sur la figure 23, ainsi que quelques détails de sa structure.

Dans les premiers stades, la croissance de l'Emien est comparable à celle des Apocynacées à structure articulée tridimensionnelle, et à feuilles verticillées, *Rauvolfia vomitoria* par exemple (fig. 24 et 25). L'article épicotyle, portant des verticilles foliaires de plus en plus riches (2, 3, 4, 5, 6, 7 feuilles), s'allonge jusqu'à une hauteur de 50 cm environ, puis son méristème disparaît de façon brusque et complète. Cette disparition donne naissance à un dôme parenchymateux, dont la forme évoque celle d'un réceptacle floral (fig. 23.5). L'arrêt de fonctionnement du méristème édificateur de l'article entraîne un élargissement apical comparable à celui que l'on observe lors de la transformation d'un méristème végétatif en méristème floral.

La disparition du méristème épicotyle coïncide avec la naissance du premier étage plagiotrope, due au fonctionnement des méristèmes axillaires du dernier verticille foliaire, constitué de minuscules écailles subapicales (fig. 23.1).

On observe, déjà à ce stade, entre l'axe épicotyle — premier élément du tronc — et les articles constituant les branches latérales, une différence de longévité méristématique, qui se traduit par une différence de longueur. L'article a, par exemple, 50 cm de longueur, alors que les articles constituant l'étage ont une longueur moyenne de 25 cm seulement, avec un feuillage réduit à deux verticilles assimilateurs. Une différenciation morphologique est donc apparue entre deux sortes d'articles, les uns constituant le tronc, les autres, les branches.

L'étage plagiotrope d'*Alstonia boonei* s'accroît en diamètre par apposition indéfinie d'articles tous identiques, comme il est de règle chez les Apocynacées arborescentes de l'Ancien Monde.

Chaque article horizontal donne naissance, en moyenne, à 4 articles fils ; parmi ces derniers, seuls ceux qui se trouvent dès leur naissance dans une position proche de l'horizontale ont, à leur tour, une descendance ; les autres, verticaux, n'ont le plus souvent qu'une croissance limitée.

La figure 23.7 schématise l'organisation d'un étage de 3 mètres de diamètre, vu par-dessus. Ces étages atteignent 10 mètres de diamètre chez l'Emien adulte.

La croissance en hauteur alterne régulièrement avec la croissance en diamètre des étages. Elle ne s'effectue pas, comme chez l'Abalé ou le Balsa, par le redressement d'un article plagiotrope, mais par l'émission d'un nouvel « article de tronc », issu d'un bourgeon latéral du précédent, à quelque distance sous le verticille plagiotrope (fig. 23.2 à 23.6 et 26). Beaucoup plus rarement, ce relais peut se développer à partir des articles plagiotropes les plus anciens ; dans tous les cas, l'allongement du tronc est sympodial.



FIG. 24 ET 25. — Plantules de *Alstonia boonei* De Wild., Apocynacées; à ce stade, la plante est conforme au modèle de *Leeuwenberg*. Gabon; photo N. HALLÉ.

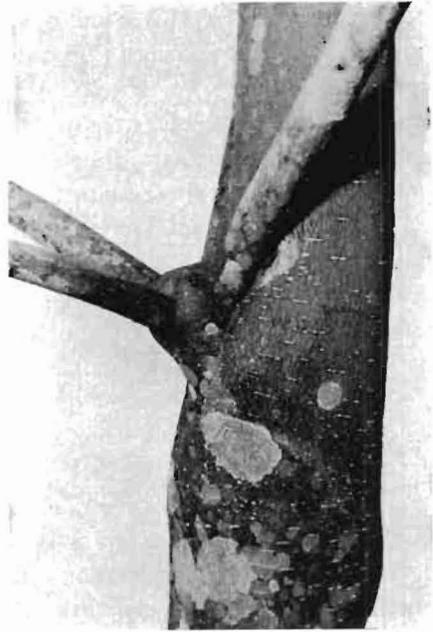
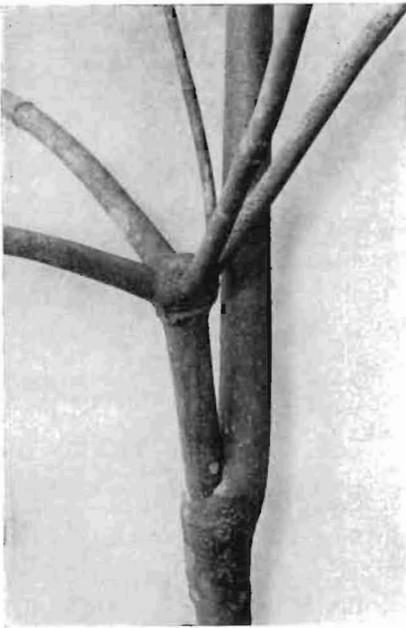
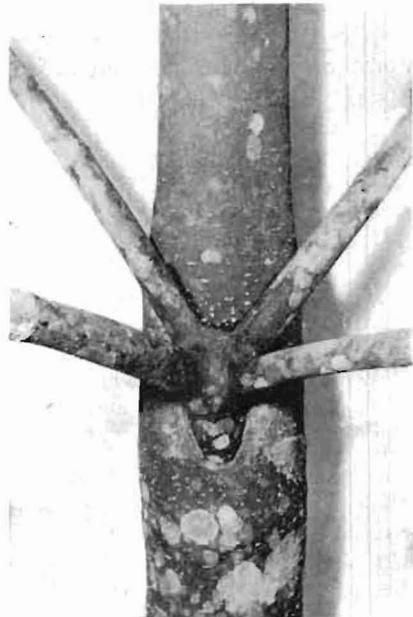


FIG. 26, 27 ET 28. — *Modèle de Prévost*
— *Alstonia boonei* De Wild., Apocynacées ; croissance de l'article de tronc, et élimination progressive de l'étage plagiotrope. Adiopodoumé, Côte d'Ivoire.



L'article de tronc croît en épaisseur avec une vigueur telle que l'étage préexistant, ralenti dans sa croissance, ne tarde pas à se trouver rabattu sur le côté (fig. 23.5, 23.6, 27 et 28), sa partie basale pouvant être englobée dans les tissus du nouvel axe orthotrope. La ressemblance avec une greffe est frappante.

Un nouvel étage se forme, à quelque distance au-dessus du précédent. Le jeune arbre cesse alors, pour un temps, sa croissance en hauteur, reportant son effort d'organogenèse dans le plan horizontal. Après un laps de temps variable,



de quelques mois à plus d'une année, la croissance verticale réapparaît et un nouveau cycle recommence ; un autre lui succédera, sur un rythme de plus en plus lent.

Les articles successifs constituant le tronc augmentent, d'un cycle à l'autre, en vigueur et en longueur ; les étages, de plus en plus espacés les uns des autres, ont un diamètre de plus en plus puissant (fig. 23.1 à 23.4).

A la base du jeune arbre, les premiers étages se dessèchent et disparaissent, tandis que le tronc s'accroît en diamètre et se régularise, au point que sa nature sympode devient indécélable chez l'adulte. L'Emien atteint 40 mètres de hauteur ; la silhouette caractéristique de son étage le plus élevé, brandi au-dessus de la forêt secondaire, est familière aux botanistes.

Les fleurs n'apparaissent que sur les branches plagiotropes. Comme chez les autres Apocynacées à structure articulée, elles sont localisées aux apex des articles les plus jeunes (fig. 23.4).

Alstonia boonei présente donc un polymorphisme des axes fort net : à des axes verticaux de grandes tailles, stériles, s'opposent des axes horizontaux courts et florifères. Cette différenciation est induite, de façon réversible, par des corrélations entre les différentes parties du végétal : mis en boutures, les articles de branches bourgeonnent latéralement des articles de tronc, et l'architecture normale se régénère.

Le système racinaire de *Alstonia boonei* a été étudié par Jenik (1967). Lorsque l'arbre pousse dans des stations marécageuses, la base du tronc émet des racines qui rampent à la surface du sol, sans s'y enfoncer ; ces racines portent de nombreuses lenticelles, et l'auteur pense qu'elles fonctionnent comme des « pneumatophores horizontaux ».

Répartition taxonomique

ACANTHACÉES :

Thomandersia anachoreta Heine, Afrique tropicale. (Fig. 29.)

Thomandersia butayi De Wild. Afrique centrale.

Thomandersia congolana De Wild. et Dur. Afrique centrale.

APOCYNACÉES :

Alstonia angustiloba Miq. Malaisie. Corner, 1952.

Alstonia boonei De Wild. Emien. Afrique tropicale. Prévost, 1967.

Alstonia constricta F. v. Muell. Australie. Prévost, 1967.

Alstonia scholaris (L.) R. Br. Malaisie. Corner, 1952.

Alstonia spathulata Bl. Malaisie. Corner, 1952.

Funtumia elastica (Preuss) Stapf, Afrique tropicale.

BORAGINACÉES :

Cordia abyssinica R. Br. Ethiopie. J. B. ORSTOM, Cayenne.

Cordia cf. *collococca* L. La Martinique. Oldeman, n° M3 (P, CAY).

Cordia laevifrons Johnst. Guyane.

Cordia cf. *nervosa* Lam. Guyane. Oldeman, n° 1109 (P, CAY).

Cordia nodosa Lam. Guyane. Oldeman, n° 1822 (P, CAY). (Fig. 31.1 et 31.2.)

Cordia tetrandra Aubl. Guyane. Oldeman, n° 1245 (P, CAY).

Cordia sp. Guyane. Oldeman, n° 2157 (P, CAY).

Cordia sp. Guyane. Oldeman, n° 2141 (P, CAY).

EUPHORBIACÉES :

Euphorbia pulcherrima Wild. ex Klotzsch, Poinsettia. Mexique.

ICACINACÉES :

Lasianthera africana P. Beauv. Afrique centrale.

PIPÉRACÉES :

Piper sp. Guyane. Oldeman, n° 2200 (P, CAY).

Variations

Quelques variations existent par rapport à l'architecture de *Alstonia boonei*. Nous en signalerons trois :

— **Cordia abyssinica** réalise un véritable intermédiaire entre les modèles de Leeuwenberg et de Prévost (fig. 30.1 à 30.4).

Cette espèce présente déjà le mécanisme, reconnu chez *Alstonia boonei*, de croissance en hauteur par l'apparition tardive d'un axe orthotrope sous l'étage plagiotrope. Mais la différence entre les articles de branches et les articles de tronc est dès le début peu accusée et elle disparaît rapidement ; *Cordia abyssinica* n'édifie pas le tronc puissant que l'on connaît chez plusieurs espèces américaines du même genre.

— Chez un **Piper** indéterminé de Guyane (fig. 30.5 et 30.6) et chez une Icacinacée d'Afrique centrale, *Lasianthera africana* P. Beauv., la partie supérieure de chacun des articles du tronc adopte une orientation horizontale et entre dans la constitution de l'une des branches de l'étage. Cette différenciation apicale de l'article orthotrope nous amène à considérer de tels exemples comme des cas limites du modèle de Prévost.



FIG. 29. — Modèle de Prévost — *Thonandersia anachoreta* Heine, Acanthacées. Adiopodoumé, Côte d'Ivoire.

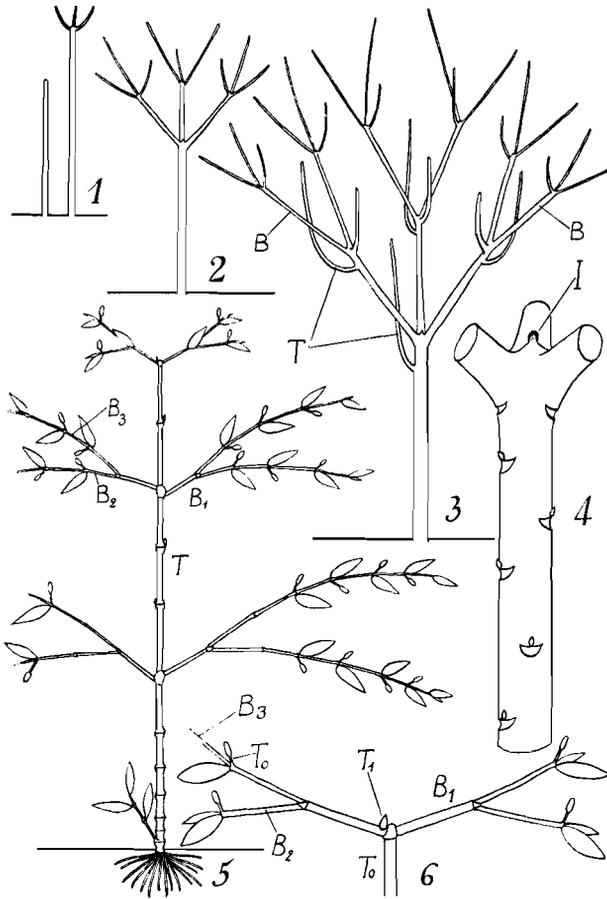


FIG. 30. — Deux cas limites du modèle de Prévost. — 1 à 3, Quelques étapes de la morphogenèse d'une Boraginacée d'Afrique orientale, *Cordia abyssinica* R.Br. ; la différenciation morphologique est peu accusée entre les articles de tronc (T) et de branches (B). — 4, Une inflorescence rudimentaire (I) termine l'article épicotyle de *Cordia abyssinica*. — 5, Architecture de *Piper* sp. ; chaque article de tronc (T) émet une première branche plagiotrope (B_1), puis adopte une orientation horizontale, émet deux branches plagiotropes (B_2 et B_3), et arrête enfin sa croissance ; on notera la convergence d'aspect entre la branche (B_1) et le complexe formé par le sommet de (T), (B_2) et (B_3). — 6, Le sommet du tronc et l'étage plagiotrope en croissance. Référence : OLDEMAN n° 2200, Iracoubo, Guyane française.

— La différenciation morphologique peut être extrêmement poussée entre les articles de branches et les articles de tronc ; chez *Thomandersia anachoreta* (fig. 31.5), les articles de branches sont réduits à de courts éléments ne portant que 6 feuilles assimilatrices (fig. 31.6) ; chez *Lasianthera africana*, l'article de branche porte 3 feuilles ; chez *Funtumia elastica* il en porte deux, les préfeuilles ; chez *Piper* sp., il n'en porte plus qu'une seule, la préfeuille α .

— Chez *Funtumia elastica* enfin, article de branche et article de tronc ne sont plus édifiés par des méristèmes axillaires de feuilles différentes, mais, comme le montrent les figures 31.3 et 31.4, par des méristèmes distincts à l'aiselle d'une même feuille (bourgeons sériaux).

Ces deux premiers modèles à rameaux différenciés (modèle de Kwan-Koriba, modèle de Prévost), sont encore structurellement très proches du groupe des modèles à rameaux végétatifs tous équivalents, dont ils constituent seulement des variantes.

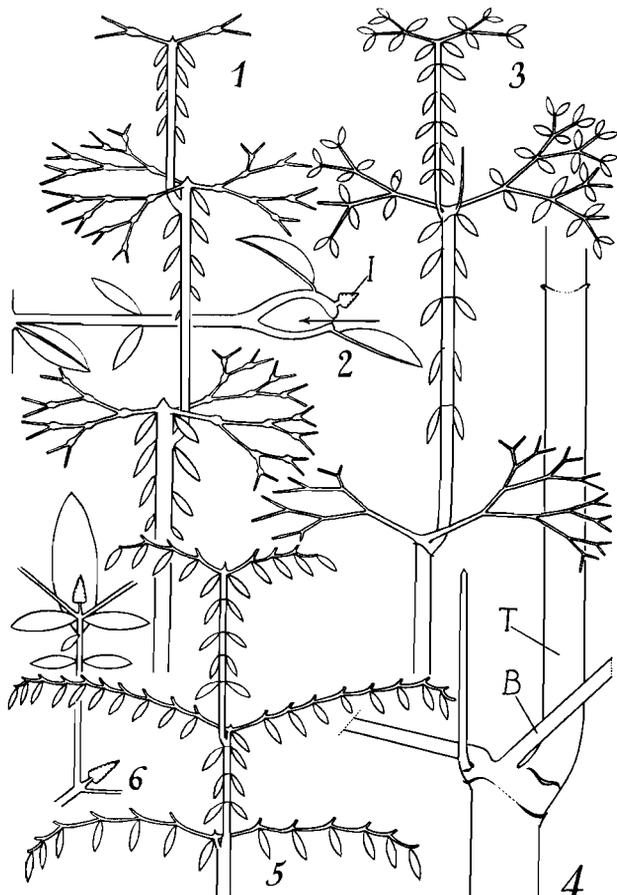
Sans doute, le passage d'un groupe à l'autre fait-il intervenir une différenciation entre les articles ; dans le règne animal on trouverait une évolution semblable depuis les colonies de type Madrépore, à individus tous identiques, jusqu'à celles du type Méduse, dont les individus sont diversement spécialisés.

La structure de ces deux premiers modèles n'en reste pas moins fondamentalement articulée : les méristèmes édificateurs des axes aériens n'ont pas encore acquis le fonctionnement indéfini qui caractérise, au contraire, le modèle suivant.

MODÈLE DE FAGERLIND

Définition. — Le tronc est un monopode, dont la croissance rythmique confère aux branches une disposition verticillée ou subverticillée. Les branches ont une structure articulée ; elles sont plagiotropes par apposition ; les articles

FIG. 31. — Les arbres à rameaux différenciés. Modèle de Prévost. — 1, Architecture d'une Boraginacée guyanaise, *Cordia nodosa* Lam. — 2, Coupe longitudinale de l'extrémité d'un article de branche, montrant l'inflorescence (I) et l'invagination habitée par les fourmis. Référence : OLDEMAN n° 1822, Guyane française. — 3, Architecture d'une Apocynacée africaine, *Funtumia elastica* (Preuss) Stapf. — 4, Détail montrant que l'article de branche (B) et l'article de tronc (T) prennent leurs origines dans une même aisselle foliaire. — 5, Architecture d'une Acanthacée arbustive d'Afrique tropicale, *Thomandersia anachoreta* Heine. — 6, Détail de l'organisation des articles de branches. Jardin botanique du Centre ORSTOM d'Abidjan.



ont une phyllotaxie généralement spiralée ; ils sont toujours monocarpiques. (Schéma : fig. 32.7.)

Pour la première fois chez les arbres à rameaux différenciés, un méristème aérien à fonctionnement indéfini apparaît ici. Le modèle de Fagerlind dérive, en effet, du modèle de Prévost par l'acquisition d'un fonctionnement indéfini du méristème épicotyle : le tronc articulé est remplacé par un tronc monopode, édifié par un méristème orthotrope aussi durable que l'arbre lui-même.

Les figures 32.1 à 32.4 montrent que l'acquisition, par le méristème épicotyle, d'un fonctionnement indéfini (fig. 32.4), n'est qu'une des solutions possibles au problème de l'édification d'un tronc ; mais cette solution, manifestement supérieure aux autres, est adoptée par la plupart des espèces arborescentes actuelles.

Nous dédions ce modèle à Folke Fagerlind, auteur d'une remarquable étude architecturale des Rubiacées-Gardéniées du genre *Randia* (1943), principalement

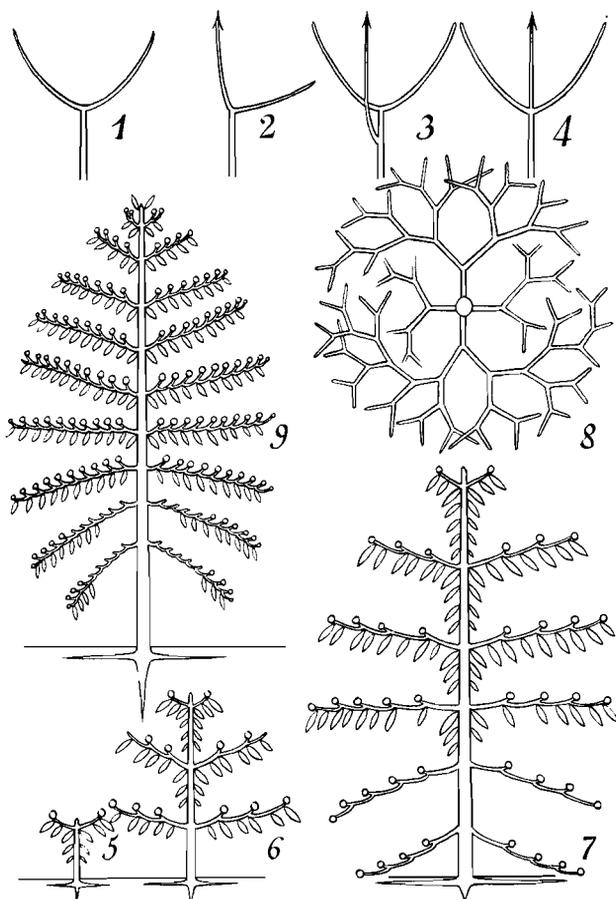


FIG. 32. — Les arbres à rameaux différenciés. Modèle de Fagerlind (7) et modèle de Petit (9). — 1 à 4, divers mécanismes de croissance en hauteur rencontrés chez les arbres tropicaux. 1 correspond au modèle de Leeuwenberg, 2 au modèle de Kwan-Koriba, 3 au modèle de Prévost, et 4 au modèle de Fagerlind, dans lequel le méristème orthotrope fonctionne de façon indéfinie. — 5 à 7, Quelques étapes de la croissance d'une Rubiacée arbustive d'Afrique occidentale, *Rothmannia longiflora* Salisb. — 8, L'étage de cette espèce, constitué d'un pseudo-verticille de 4 branches plagiotropes à structure articulée. — 9, Architecture d'une Euphorbiacée arborescente d'Afrique tropicale, *Tetrorchidium didymostemon* (Baill.) Pax ; exemple typique du modèle de Petit.

consacrée aux espèces asiatiques de ce genre. L'architecture des *Randia* correspond, chez beaucoup d'espèces, à la définition donnée ici.

*
**

Rothmannia longiflora Salisb. (= *Randia maculata* D.C.), petit arbre des sous-bois d'Afrique occidentale, est un bon exemple du modèle de Fagerlind. Les figures 32.5 à 32.8 schématisent quelques étapes de sa croissance.

Dans le modèle de Fagerlind, les branches sont verticillées ou subverticillées, et cette disposition résulte du caractère rythmique de la croissance du tronc. Périodiquement, le méristème apical du tronc interrompt son fonctionnement et son action inhibitrice sur les méristèmes latéraux ; les plus jeunes d'entre eux, en position subapicale, édifient alors un « étage » de branches. Le modèle de Fagerlind correspond à un certain nombre d'« arbres à étages » (fig. 32.7) ; mais ceci n'est pas constant : dans certains cas (*Paliurus*), les émissions raméales, bien que fondamentalement rythmiques, sont trop diffuses pour former de véritables étages.

Le méristème édificateur du tronc est le seul à bénéficier d'un fonctionnement indéfini. Les méristèmes latéraux, moins perfectionnés, restent voués à une différenciation florale plus ou moins précoce. Il en résulte que la structure des branches est identique à ce qu'elle était dans les modèles de Kwan-Koriba et de Prévost : ce sont des branches articulées, plagiotropes par apposition, qui s'allongent par étalement dans le plan horizontal. La floraison est apicale sur chaque article (fig. 32.8).

Répartition taxonomique

BOMBACACÉES :

Quararibea guianensis Aubl. Guyane. Oldeman, n° 2337 (P, CAY). (Fig. 33 à 35.)

Quararibea turbinata Poir. in Lam. Guyane. Oldeman, n° 1994 (P, CAY).

GUTTIFÈRES :

Tovomita plumierii Grisebach, La Martinique.

MALPIGHACÉES :

Byrsonima cf. *verbascifolia* (L.) Rich. Guyane. Oldeman, n° 2480 (P, CAY).

MÉLASTOMACÉES :

Miconia sp. Guyane. Oldeman, n° 2288 (P, CAY).

RHAMNACÉES :

Paliurus australis Gaertn. Région méditerranéenne. Roux, 1968.

Paliurus sp. Ethiopie.

RUBIACÉES :

Duroia aquatica (Aubl.) Bremek. Guyanes. F. Hallé, n° 820 (P, CAY).

Euclinia longiflora Salisb. Afrique occidentale.

Randia fitzalanii F. Muell. Queensland, Philippines. Fagerlind, 1943.

Rothmannia longiflora Salisb. Afrique occidentale. F. Hallé, 1967.

VIOLACÉES :

Conohôria flavescens Aubl. Guyane. Oldeman, n° 2129 (P, CAY).

Conohôria riana (Aubl.) Oldeman comb. nov. Guyane, Oldeman, n° 2195 (P, CAY).



FIG. 33, 34 ET 35. — *Modèle de Fagerlind* — *Quararibea guianensis* Aubl., Bombacacées ; pseudo-verticilles de branches plagiotropes à structure articulée ; l'article de branche comporte une préfeuille α assimilatrice, et une fleur terminale. Crique Arataïe (33 et 35) et Haute Approuague (34), Guyane française.

Variations

La sexualité du modèle de Fagerlind se manifeste sous la forme d'une fleur solitaire à l'extrémité de chaque article de branche (*Quararibea*), ou d'une inflorescence terminale. Dans ce cas, les fleurs élémentaires peuvent présenter, soit des anthèses synchronisées (*Miconia*), soit des anthèses échelonnées dans

le temps (*Rothmannia longiflora*) ; nous considérons cette dernière disposition comme une tentative vers l'acquisition d'un fonctionnement méristématique indéfini.

A l'intérieur du modèle de Fagerlind, on constate d'importantes variations dans les dimensions et les surfaces foliaires des articles de branches. Ces articles atteignent 1 m de longueur et portent un nombre élevé et variable de feuilles chez *Duroia aquatica*. Ils n'ont plus que 10 cm environ et 3 feuilles assimilatrices chez *Rothmannia longiflora*. Chez *Quararibea guianensis*, l'article de branche est plus réduit encore, et ne porte plus qu'une seule feuille fonctionnelle, la préfeuille α (fig. 34).

MODÈLE DE PETIT

Définition. — Le tronc est un monopode à croissance continue, sur lequel les branches sont insérées de façon continue ou diffuse. Les branches ont une structure articulée ; elles sont plagiotropes par apposition ; les articles ont une phyllotaxie généralement spiralée, exceptionnellement distique ; ils sont toujours monocarpiques. (Schéma : fig. 32.9.)

Ce modèle diffère du précédent en ce que les branches sont réparties sur le tronc de façon, non plus verticillée, mais continue ou diffuse. Cela traduit le fait que le méristème édificateur du tronc n'a plus un fonctionnement rythmique, mais un fonctionnement continu : nous pensons qu'il s'agit là d'un progrès dans l'évolution des fonctionnements méristématiques. Des intermédiaires existent entre ces deux types de fonctionnement : des branches peu vigoureuses sont alors émises entre les étages de branches fortes.

On doit à E. Petit (1964) l'étude architecturale de quelques Rubiacées africaines appartenant à la tribu des Gardéniées. Le modèle défini ici y apparaît fréquemment ; nous le dédions à cet auteur.

*
**

Tetrorchidium didymostemon (Baill.) Pax, une Euphorbiacée arborescente extrêmement commune dans les forêts d'Afrique tropicale, peut être considérée comme un exemple typique du modèle de Petit. L'étude architecturale complète de cette espèce a été faite (Roux, 1968) ; il nous suffira d'en donner un schéma simplifié (fig. 32.9).

Les branches, dans le modèle de Petit, sont identiques à ce qu'elles étaient dans le modèle précédent : articulées, plagiotropes par apposition, à floraison apicale sur chaque article. Toutefois, elles tendent à abandonner la croissance par étalement dans un plan, au profit d'un allongement linéaire qui représente sans doute une meilleure solution au problème de la réception de l'énergie



FIG 36. — *Modèle de Petit* — *Schumanniphyton problematicum* (A. Chev.) Aubr. ; Adiopodoumé, Côte d'Ivoire.

lumineuse, ces branches étant beaucoup plus proches les unes des autres que chez les arbres « à étages ».

Répartition taxonomique

ANNONACÉES :

Fusaea longifolia Aubl. Guyanes, Brésil.
Oldeman, n° 2385 (P, CAY) et
Fries, 1959.

EUPHORBIACÉES :

Tetrorchidium didymostemon (Baill.) Pax,
Afrique tropicale. Roux, 1968.
Tetrorchidium oppositifolium Pax, Afrique
occidentale.

ICACINACÉES :

Leptaulus bangouensis Koechlin, Congo.
Leptaulus daphnoïdes Benth. Afrique tropicale.

LÉGUMINEUSES-CÉSALPINIÉES :

Tachigalia bracteolata Dwyer, Guyanes. Oldeman, n° 2348 (P, CAY).
Tachigalia cf. *multijuga* Benth. Guyanes. Oldeman, n° 2196 (P, CAY).
Tachigalia paniculata Aubl. Guyanes, Brésil. Oldeman, n° 2600 (P, CAY).

MALVACÉES :

Gossypium arboreum L. Asie tropicale. Attims, 1966.
Gossypium barbadense L. Amérique tropicale. Attims, 1966.
Gossypium hirsutum L. Cotonnier. Amérique tropicale. Attims, 1966.

RUBIACÉES :

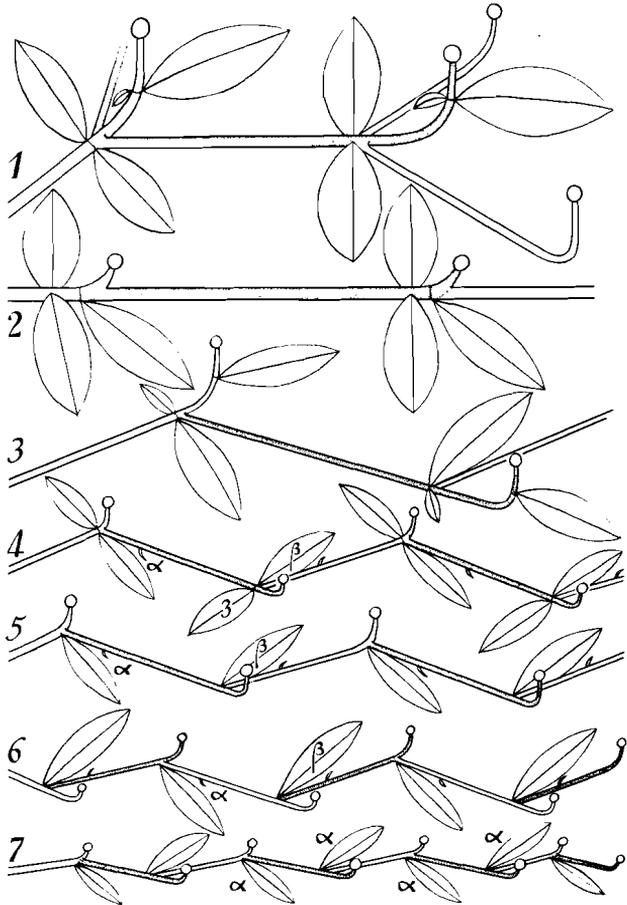
Aidia micrantha (K. Schum.) White, Afrique tropicale. Petit, 1964.
Amaralia sp. Afrique tropicale. Petit, 1964.
Atractogyne bracteata (Wernh.) Hutch. et Dalz. Afrique tropicale. F. Hallé, 1967.
Atractogyne gabonii Pierre, Afrique centrale. Petit, 1964.
Bertiara orthopetala (Hiern) N. Hallé, Afrique centrale. N. Hallé, 1964.
Bertiara racemosa (G. Don.) K. Schum. Afrique tropicale. F. Hallé, 1967.
Chimarrhis cymosa Jacq. Martinique, Guadeloupe.
Leptactina arnoldiana De Wild. Congo. F. Hallé, n° 1627 (P).
Massularia acuminata (Benth.) Bullock, Afrique tropicale. F. Hallé, 1967.
Morinda lucida Benth. Afrique occidentale.
Rothmannia hispida (K. Schum.) Fagerlind, Afrique tropicale. F. Hallé, 1967.
Schumanniphyton hirsutum (Hiern) Good, Afrique centrale. Petit, 1964 ; F. Hallé, n° 1612 (P).
Schumanniphyton magnificentum (K. Schum.) Harms, Afrique centrale. F. Hallé, 1962 et 1967.

Schumanniphyton problematicum (A. Chev.) Aubr. Afrique occidentale. F. Hallé, n° 227 (P). (Fig. 36).

Variations

Deux espèces de cette liste, *Bertiera racemosa* et *Schumanniphyton magnificentum*, se distinguent des autres par le fait que les branches sont constituées, non

FIG. 37. — Modèle de Petit : réduction et simplification des articles de branches. — 1, *Rothmannia hispida* (K. Schum.) Fagerl., Rubiacée. Article à 4 feuilles assimilatrices. Allongement de la branche (par les méristèmes axillaires des préfeuilles) encore suivant deux directions du plan horizontal (cf. modèle de Fagerlind). On note cependant une tendance à la réalisation de sympodes linéaires (voir F. Hallé, 1967, pour 37.1 à 37.3). — 2, *Schumanniphyton problematicum* (A. Chev.) Aubr., Rubiacée. Article à 3 feuilles assimilatrices. Allongement, linéaire, de la branche par le bourgeon axillaire de F_3 . — 3, *Atractogyne bracteata* (Wernh.) Hutch. et Dalz., Rubiacée. L'une des préfeuilles tend à perdre la fonction assimilatrice. Article réduit à une longueur de 8 à 10 cm. — 4, *Tetrorchidium oppositifolium* Pax, Euphorbiacée. Article à 2



feuilles assimilatrices, β et F_3 ; la préfeuille α reste une écaille. — 5, *Tetrorchidium didymostemon* (Baill.) Pax, Euphorbiacée. La feuille F_3 a été intégrée à l'inflorescence : article à une seule feuille fonctionnelle (préfeuille β). — 6, *Gossypium hirsutum* L., Malvacée. Article à structure comme celui de 37.5, terminé, non par une inflorescence, mais par une fleur solitaire. — 7, *Leptaulus daphnoïdes* Benth., Icacinacée. Une seule feuille assimilatrice (préfeuille α); β encore visible, intégrée à l'inflorescence. Les branches plagiotropes de cette espèce miment des monopodes à inflorescences axillaires. Les exemples 37.2 à 37.7 sont parmi les organisations végétatives les plus stéréotypées qui se puissent voir chez les Angiospermes.

pas d'un enchaînement d'articles, mais d'un article unique. Chez ces deux espèces, les branches sont monocarpiques (F. Hallé, 1967) ; l'existence d'espèces voisines à branches typiquement articulées (*B. orthopetala* et *S. problematicum*) nous incite à ne pas les séparer du modèle de Petit, malgré leur caractère franchement marginal.

La tendance à la réduction et à la simplification des articles constitue un deuxième élément de variation. Cette tendance s'exprime en diverses étapes, que montrent les figures 37.1 à 37.7.

Il est à noter qu'une réduction encore plus poussée de la structure de l'article, qui ferait disparaître la dernière feuille assimilatrice, donnerait à la branche latérale une signification purement sexuelle. L'arbre aurait alors une architecture monocaule avec inflorescences latérales (modèle de Corner). Parmi les arbres monocaulés cités précédemment, certains devraient-ils être interprétés de cette façon ?

MODÈLE D'AUBRÉVILLE

Définition. — Le tronc est un monopode dont la croissance rythmique confère aux branches une disposition verticillée ou subverticillée.

Les branches ont une structure articulée ; elles sont plagiotropes par apposition indéfinie d'articles à phyllotaxie spiralée. La floraison est toujours latérale, soit sur les articles des branches, soit sur le tronc. Dans tous les cas, les articles des branches présentent une croissance indéfinie, quoique très lente. (Schéma : fig. 38.2.)

L'acquisition d'un fonctionnement indéfini par le méristème apical de chaque article de branche constitue la seule différence entre le modèle d'Aubréville et le modèle de Fagerlind.

Mineure en apparence, cette modification correspond en réalité à un progrès considérable : les articles de branches ne sont plus monocarpiques et, de ce fait, ne correspondent plus exactement à la définition de l'article donnée ci-dessus (page 26) ; ils sont maintenant susceptibles de produire des fleurs en nombre illimité, plusieurs années durant. On peut penser que cette augmentation du rendement sexuel de l'individu s'est traduite par une augmentation de la compétitivité de l'espèce, et que cela est à l'origine du grand développement du modèle d'Aubréville dans la nature tropicale actuelle.

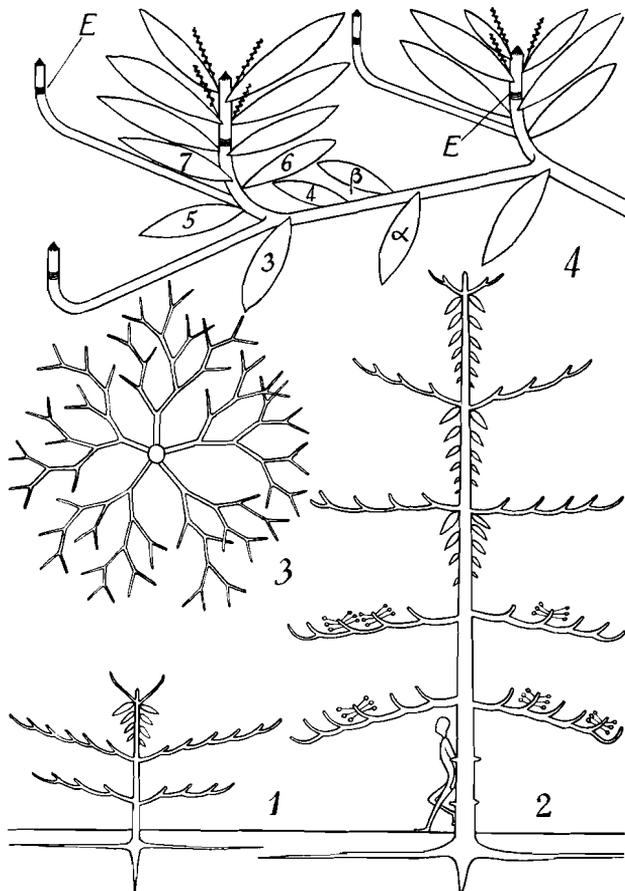
Ce modèle est très répandu dans l'importante famille des Sapotacées, où il a été reconnu par André Aubréville (1964) ; nous le dédions à cet éminent spécialiste des arbres tropicaux.

Certaines espèces du genre pantropical *Terminalia* (Combrétacées) relèvent typiquement du modèle d'Aubréville. *Terminalia catappa* L. nous servira d'exemple, pour en concrétiser la définition.

La physionomie si particulière des formes de jeunesse chez diverses espèces de *Terminalia* n'a pas manqué d'attirer depuis longtemps l'attention des botanistes. La disposition étagée des branches horizontales a été décrite par Mildbread (1922), Massart (1923), Schnell (1950), Allen (1956), Aubréville (1959), Taylor (1960), Voorhoeve (1965). Quelques auteurs, Raciborski (1901), Troll (1937), Kwan-Koriba (1958), Dampney et Longman (1965), Ljashenko (1967), ont apporté des données précises sur la morphologie du genre. Le travail le plus complet dans ce sens est celui de Corner (1952), qui définit la « ramification de type *Terminalia* » (*Terminalia*-branching).

Terminalia catappa L., le Ketapang des Malais, connu aussi sous le nom de Myrobolanier, d'Amandier ou de Badamier, est un arbre des côtes asiatiques,

FIG. 38. — Les arbres à rameaux différenciés. Modèle d'Aubréville. — 1 et 2, Deux stades de la croissance d'une Combrétacée originaire d'Asie tropicale, *Terminalia catappa* L. 1, jeune plant d'environ 3 ans, avant la première floraison. 2, Jeune arbre d'une dizaine de mètres de hauteur, en fleurs. — 3, L'étagé, composé d'un pseudo-verticille de 5 branches plagiotropes à structure articulée. — 4, L'article de branche chez *Terminalia catappa* L.; son méristème apical présente un fonctionnement indéfini rythmique, marqué par l'alternance de feuilles assimilatrices et d'écaillies péru-laires (E).



cultivé dans de nombreux pays tropicaux « pour la beauté de son port et de son feuillage devenant rouge intense avant sa chute » (de Janville, 1902). Quelques étapes de sa morphogénèse sont schématisées sur la figure 38.

L'axe orthotrope est un monopode à croissance rythmique. Des périodes d'arrêt alternent avec des phases de croissance rapide pendant lesquelles sont édifiés des segments de tronc qui peuvent atteindre un mètre de longueur.

Lorsque le stade plantule est dépassé, chacun de ces arrêts de la croissance verticale coïncide avec l'entrée en fonctionnement des méristèmes axillaires de 4 à 8 feuilles consécutives, à peu de distance sous l'apex orthotrope en repos ; ainsi se forme un étage de 4-8 branches.

Les hélices foliaires de l'axe orthotrope ont un pas variable, long sur les segments qui séparent les étages, beaucoup plus court au niveau des étages eux-mêmes, d'où la pseudo-verticillation des branches, spectaculaire sur les individus jeunes (fig. 38.1, 38.2 et 39).

A ces variations de la densité phyllotaxique correspondent des variations de la nature des méristèmes axillaires portés par le tronc ; entre les étages, ces

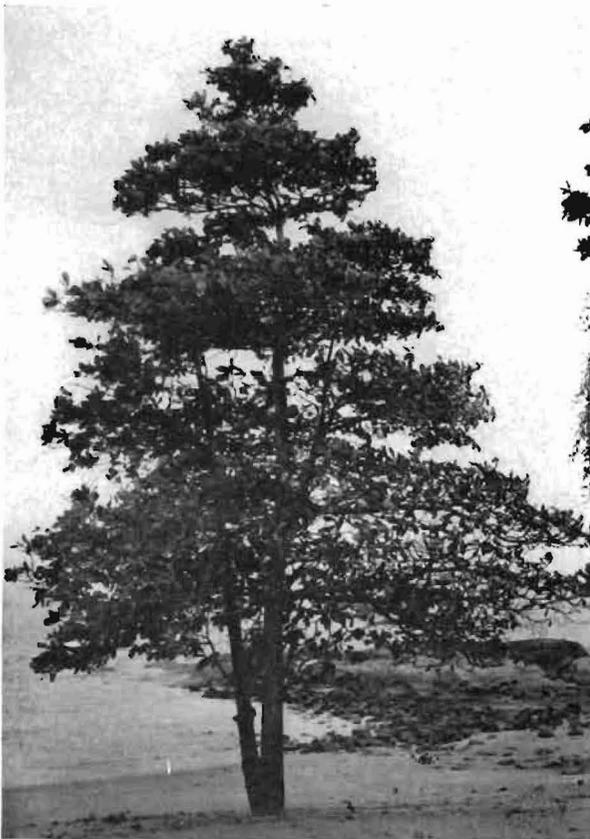


FIG. 39. — *Modèle d'Aubrèville* — *Terminalia catappa* L., Combrétacée originaire d'Asie tropicale ; jeune arbre de 15 m de hauteur. Cayenne, Guyane française.

méristèmes sont potentiellement orthotropes et restent normalement en repos, tandis qu'au niveau des étages ils présentent un fonctionnement immédiat et édifient des axes différenciés, plagiotropes.

Ces axes se présentent sous la forme de courts articles (30-40 cm) dont la succession indéfinie donne naissance aux branches plagiotropes. La figure 38.4 schématise l'organisation de ces articles, constitués de deux parties distinctes :

— une partie basale, d'emblée horizontale, grêle, à croissance rapide, portant un nombre réduit de feuilles (3 ou 4) insérées en spirale.

— une partie apicale redressée, épaisse, à croissance lente et rythmique, dont la phyllotaxie dense donne aux feuilles leur disposition caractéristique en rosette apicale.

La coupure séparant ces deux segments correspond à une accélération de croissance de la face inférieure du rameau (fig. 38.4) : la feuille F_3 , insérée sur cette face inférieure, se trouve déportée en avant de la feuille F_4 , insérée sur la face supérieure.

La courbure coïncide avec la mise en fonctionnement des méristèmes axillaires de la face convexe ; ce sont généralement des axillaires des feuilles F_3 et F_5 , qui produisent les relais ; ces derniers, identiques à l'article initial, se partagent le plan horizontal, développent un long segment basal aphyllé qui les écarte de la rosette de feuilles dont ils sont issus et les place dans de bonnes conditions d'éclairement, enfin, se ramifient à leur tour, « and thus the limb develops into a fanshaped leafy spray ».

« A tier can be likened to a dense mat of foliage composed of rosettes of leaves set closely together at the same level on the upturned ends of slow-growing twigs, which are produced in a particular order to fill the spaces that repeatedly arise at the outgrowing edge of the mat » (E. J. H. Corner, 1952, *Wayside Trees of Malaya*, Government Printing Office, Singapore).

Sur les extrémités redressées des articles élémentaires, des rosettes de feuilles, séparées par des séries d'écailles pérulaires télescopées, se succèdent à un rythme régulier, synchronisé pour l'ensemble des axes.

Chacune de ces périodes de croissance correspond à un allongement de 2 à 3 cm seulement, en moyenne. Les inflorescences se trouvent, à cet endroit, axillées par les feuilles de la rosette apicale. Le fonctionnement indéfini du méristème apical permet la différenciation d'un nombre illimité d'inflorescences, la sexualité n'ayant plus d'influence directe sur l'architecture.

Quelques résultats expérimentaux inédits obtenus à Adiopodoumé (Côte d'Ivoire) par Y. Attims en 1965-1966 doivent être rapportés ici parce qu'ils mettent en évidence des corrélations entre les différents méristèmes qui édifient l'appareil végétatif aérien.

— L'ablation de l'apex du tronc au-dessus d'un très jeune étage (rameaux de 3-4 cm de longueur) détermine le redressement rapide d'un des articles de

l'étage, et le remplacement du tronc par cet article. La phase de croissance horizontale est donc sous la dépendance du méristème apical de l'axe orthotrope.

— L'ablation de l'apex du tronc au-dessus d'un étage pleinement développé détermine, non pas la levée d'inhibition d'un méristème orthotrope sous-jacent, mais la dédifférenciation apicale du premier article de l'un des sympodes plagiotropes ; cet article, adoptant une croissance verticale rapide, remplace le tronc. La phase de croissance verticale lente est donc, elle aussi, sous la dépendance du méristème apical de l'axe orthotrope.

— Ce résultat se trouve confirmé par les expériences de marcottage. Chez *T. catappa*, l'isolement d'une partie du sympode plagiotrope détermine la dédifférenciation apicale de l'article basal de la marcotte, et la reconstitution d'un tronc.

Bien que préliminaires, ces expériences permettent de conclure que l'architecture de l'étage est, dans une certaine mesure, sous la dépendance du méristème apical du tronc, qui possède une fonction organisatrice. Ce résultat confirme ceux que Dampney et Longman (1965) ont obtenus, au Ghana, sur *T. ivorensis* A. Chev.

L'appareil végétatif aérien de *T. catappa* présente, en résumé, quatre types de méristèmes d'axes :

- le méristème apical du tronc, à croissance verticale, rythmique et rapide ;
- le méristème apical de l'article latéral jeune, à croissance horizontale immédiate ;
- le méristème apical de l'article latéral âgé, à croissance verticale, rythmique et lente ;
- enfin, les méristèmes qui restent normalement en repos, sur le tronc comme sur les branches.

D'après Corner (1952), le rythme de croissance du tronc se modifie chez les *Terminalia* âgés : les étages successivement émis sont de plus en plus rapprochés, jusqu'à devenir indistincts ; les vieux arbres ne s'accroissent plus en hauteur, et développent une large couronne en parasol groupant les quelques branches les plus hautes.

Répartition taxonomique

Le modèle d'Aubréville est largement répandu, dans de nombreuses familles d'arbres tropicaux.

BOMBACACÉES :

Pachira aquatica Aubl. Guyanes, Brésil. Oldeman, n° 1155 (P, CAY).

Pachira insignis Savigny, Guyanes, Brésil, Antilles. Oldeman, n° 2446 (P, CAY).

COMBRÉTACÉES :

Terminalia bellerica Roxb. Malaisie. Corner, 1952.

- Terminalia calamansanay* Rolfe, Philippines. Menninger, 1967.
Terminalia catappa L. Badamier. Asie tropicale. (Fig. 39.)
Terminalia ivorensis A. Chev. Framiré. Afrique tropicale.
Terminalia mantaly H. Perrier, Madagascar. J. B. ORSTOM, Abidjan.
Terminalia pamea (Aubl.) D. C. Guyanes, Brésil. Oldeman, n° 2473 (P, CAY).
Terminalia superba Engl. et Diels, Limba. Afrique tropicale.

ELAEOCARPACÉES :

- Elaeocarpus littoralis* Teysm. et Binn. Malaisie. Corner, 1952.
Elaeocarpus pedunculatus Wall. Malaisie. Corner, 1952.
Elaeocarpus pseudopaniculatus Corner, Malaisie. Corner, 1952.
Elaeocarpus rugosus Roxb. Malaisie. Corner, 1952.
Sloanea massonii Sw. La Martinique. Réserve forestière Dumauzé.
Sloanea cf. *sinemariensis* Aubl. Guyanes. Oldeman, n° 2135 (P, CAY).

EUPHORBIACÉES :

- Endospermum malaccense* (Benth.) ex Muell. Arg. Malaisie. Corner, 1952.
Macaranga populifolia Muell. Malaisie. Corner, 1952.
Richeria grandis Vahl, La Guadeloupe.

FLACOURTIACÉES :

- Pangium edule* Reinw. Malaisie. Corner, 1952.

LAURACÉES :

- Beilschmiedia mannii* (Meisn.) Benth. et Hook. Afrique tropicale.
Ocotea rodiaei Mez, Guyanes.
Sassafras officinale Nees, Sud des Etats-Unis. Arborétum des Barres.

LOGANIACÉES :

- Fagraea crenulata* Clarke, Malaisie. Leenhouts, 1962.

MALPIGHIACÉES :

- Byrsonima spicata* Rich. La Martinique. Oldeman et Maurice, n° M-48 (P, CAY).

MALVACÉES :

- Salmalia valetonii*. Malaisie. Corner, 1952.

MORACÉES :

- Pourouma minor* R. Ben. Guyane. Oldeman, n° 2504 (P, CAY).

SAPOTACÉES :

- Austranella congolensis* (De Wild.) A. Chev. Afrique tropicale. Aubréville, 1964. (Fig. 40.)
Baillonella toxisperma Pierre, Moabi. Afrique centrale. Aubréville, 1964.
Butyrospermum parkii (G. Don.) Kotschy, Karité. Afrique occidentale. Aubréville, 1964.
Chrysophyllum taïense Aubr. et Pellegr. Afrique occidentale.
Englerophytum hallei Aubr. et Pellegr. Afrique centrale. Aubréville, 1964.
Manilkara bidentata A. Chev. Balata. Guyanes, Brésil.
Manilkara huberi (Ducke) A. Chev. Maçarenduba. Brésil. J. B. Belem (Brésil).
Manilkara lacera (Bak.) Dubard, Afrique tropicale.
Neolemonniera ogouensis (Pierre) Heine, Afrique tropicale. Aubréville, 1964.
Nispero achras (Mill.) Aubr. Sapotillier. Amérique centrale. Aubréville, 1964.
Omphalocarpum elatum Miers, Afrique tropicale.
Palaquium gutta (Hook.) Baillon, Malaisie. J. B. Bingerville (Côte d'Ivoire).
Pouteria sp. Guyanes.
Synsepalum dulcificum (Schum. et Thonn.) Daniell, Afrique tropicale. Aubréville, 1964.
Tieghemella heckelii Pierre ex A. Chev. Makoré, Afrique tropicale. Aubréville, 1964.
Zeyherella mayombense (Greves) Aubr. et Pellegr. Afrique centrale. Aubréville, 1964.



FIG. 40. — *Modèle d'Aubrèville* — *Autranella congolensis* (De Wild.) A. Chev., Sapotacée originaire d'Afrique centrale; jeune plant émettant son deuxième étage plagiotrope. Jardin Botanique du Centre ORSTOM d'Abidjan, Côte d'Ivoire.

STERCULIACÉES :

Firmannia fulgens K. Schum. Malaisie. Corner, 1952.

Sterculia foetida L. Malaisie. J. B. Accra (Ghana).

Sterculia tragacantha Lindl. Afrique tropicale.

TERNSTROEMIIACÉES :

Archytaea vahlii Choisy, Malaisie. Corner, 1952.

Variations

La période du rythme apical, la distance entre les étages, le nombre de branches par étage, l'angle d'insertion des branches sur le tronc, le degré de plagiotropie des branches, les dimensions des articles, la position des préfeuilles de ces articles, la densité phyllotaxique, etc., varient d'une espèce à l'autre.

Mais les similitudes, malgré la dispersion taxonomique, l'emportent de loin sur les différences ; tous ces arbres présentent la « ramification de type *Terminalia* », associée à un fonctionnement intermittent de l'apex du tronc, qui entraîne une disposition étagée des branches plagiotropes. Ce sont de véritables

« arbres-pagodes », tels que ceux-ci ont été définis et figurés par Corner (1949, 1952, 1964) ; il s'agit d'un modèle bien individualisé, et homogène.

Ce modèle a permis, grâce à ses qualités architecturales intrinsèques, l'édition de végétaux ligneux de très grandes dimensions, parfaitement adaptés aux conditions de la vie forestière en milieu tropical humide. « En Afrique, les plus grands arbres de la forêt guinéo-congolaise sont des (...) *Baillonella*, les plus grands de tous les géants de la forêt africaine, *Tieghemella*, *Autranella*, et beaucoup d'autres. Dans l'Hylaea amazonienne, les *Manilkara* sont aussi parmi les plus grands arbres. Le plus bel arbre de la forêt du Yucatan est le *Nispero achras* (...). Ils ont souvent des troncs parfaitement cylindriques, libres de branches sur une grande hauteur. Les cimes sont puissamment développées et charpentées (...). Quant au port général de ces grands arbres, il donne bien l'impression de la perfection dans le monde de la forêt. » (A. Aubréville, 1964, *Les Sapotacées, taxonomie et phytogéographie*. Laboratoire de Phanérogamie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).

MODÈLE THÉORIQUE I

Définition. — Tronc monopode à croissance continue. Branches insérées sur le tronc de façon continue ou diffuse ; branches articulées, plagiotropes par apposition. Articles de branches à phyllotaxie spiralée, à croissance indéfinie et à floraison latérale. (Schéma : fig. 45.1, p. 77.)

Ce modèle diffère du précédent en ce que le méristème édificateur du tronc n'a plus un fonctionnement rythmique, mais un fonctionnement continu. Les branches restent identiques à ce qu'elles étaient dans le modèle d'Aubréville. On peut prévoir que ces branches tendent à abandonner l'allongement dans un plan au profit d'un allongement linéaire.

Il est possible que certaines Loganiacées asiatiques du genre *Fagraea* relèvent de ce modèle (voir Corner, 1952) ; au moins provisoirement, nous le considérons comme théorique.

MODÈLE THÉORIQUE II

Définition. — Tronc à croissance rythmique et à structure articulée. Chaque article du tronc émet, avant de cesser sa croissance, un verticille de branches latérales en position subapicale.

Branches articulées, plagiotropes par apposition. Articles de branches à phyllotaxie spiralée, à croissance indéfinie et à floraison latérale. (Schéma : fig. 45.2, p. 77.)

Très proche du modèle d'Aubréville, ce modèle théorique n'en diffère que par le mode de croissance du tronc dont la structure est, ici, sympodiale. Du

point de vue de la phylogénèse des architectures, nous pensons que ce modèle ne dérive pas du modèle d'Aubréville, mais qu'il le précède.

Ce modèle théorique est aussi très proche du modèle de Prévost, dont il dérive par perfectionnement du méristème apical de l'article de branche, qui acquiert un fonctionnement indéfini, et des possibilités illimitées de floraison.

MODÈLE DE SCARRONE

Définition. — Le tronc est un monopode, dont la croissance rythmique confère aux branches une disposition verticillée ou subverticillée.

Les branches sont orthotropes. Elles ont une structure sympodiale. La floraison est apicale sur les éléments constitutifs de ces sympodes. (Schéma : fig. 41.3 et 41.4.)

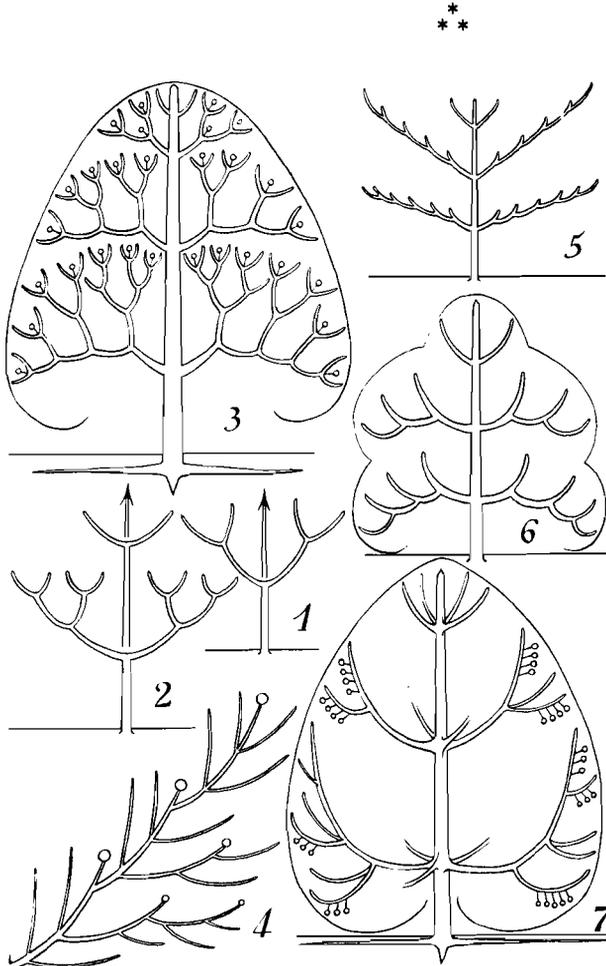


FIG. 41. — Les arbres à rameaux différenciés. Modèle de Scarrone (1 à 4), modèle de Rauh (7). — 1 à 3, Le modèle de Scarrone dérive du modèle de Leeuwenberg par acquisition d'une croissance épicotyle indéfinie. — 4, La structure sympodiale des branches, telle qu'elle est habituellement réalisée dans le modèle de Scarrone. — 5 à 7, Le modèle de Rauh peut dériver du modèle d'Aubréville : les axes latéraux primaires ayant acquis un fonctionnement apical indéfini, les branches à structure articulée sont remplacées par des branches monopodiales.

La Manguier (*Mangifera indica* L., Anacardiacées) correspond exactement aux définitions données ci-dessus. L'architecture et la dynamique de croissance de cet arbre ont été étudiées, de façon descriptive et expérimentale, par Francis Scarrone, à qui nous dédions ce modèle. Nous renvoyons le lecteur aux travaux de cet auteur (1958, 1964, 1965, 1966).

Ainsi que le montrent les figures 41.1 à 41.3, il faut remonter jusqu'au très archaïque modèle de Leeuwenberg pour saisir la parenté architecturale du modèle de Scarrone. Ce retour en arrière illustre le fait que la phylogenèse de ces formes n'est pas linéaire et que l'arbre généalogique, ici comme ailleurs, est très ramifié.

Le modèle de Scarrone diffère du modèle de Leeuwenberg par l'acquisition d'un fonctionnement épicotyle indéfini ; l'article épicotyle est devenu un tronc monopode à croissance rythmique.

Une Rutacée guyanaise, *Fagara rhoifolia* (Lam.) Engl. présente une architecture de transition qui met clairement en évidence l'origine du modèle de Scarrone à partir du modèle de Leeuwenberg et de Kwan-Koriba.

La figure 42 montre quelques étapes de la morphogenèse de *Fagara rhoifolia*. Le tronc s'accroît d'abord de façon rythmique (fig. 42.1 à 42.4), en émettant périodiquement des pseudo-verticilles de branches orthotropes à floraison apicale (fig. 42.5). Lorsque l'arbre atteint environ 8 mètres de hauteur, le méristème apical du tronc perd progressivement sa vigueur, et disparaît ; il est alors relayé par des méristèmes latéraux, qui assurent la continuation de la croissance en hauteur (fig. 42.6). Les branches se comportent de la même façon que le tronc.

Schématiquement, *Fagara rhoifolia* peut être considéré comme un arbre qui se conforme au modèle de Scarrone lorsqu'il est jeune, et au modèle de Kwan-Koriba lorsqu'il vieillit. L'analyse architecturale d'une Apocynacée américaine, *Thevetia peruviana* K. Schum. (fig. 43), et de diverses espèces du genre paléotropical *Cussonia* Thunb. (Araliacées), conduit sensiblement au même résultat.

A partir de l'article épicotyle à floraison terminale (fig. 42.7), et en passant par un intermédiaire dont la croissance est à la fois rythmique et limitée (fig. 42.8), l'évolution architecturale conduit à la croissance rythmique indéfinie (fig. 42.9), typiquement réalisée par le tronc du modèle de Scarrone. Nous verrons plus loin que les branches, dans ce modèle, manifestent la même tendance évolutive.

Répartition taxonomique

Monocotylédones :

PANDANACÉES :

Pandanus candelabrum P. Beauv. Afrique tropicale (fig. 44.2).

Dicotylédones :

ANACARDIACÉES :

Mangifera indica L. Manguier. Paléotropical. Scarrone, 1964 à 1966.

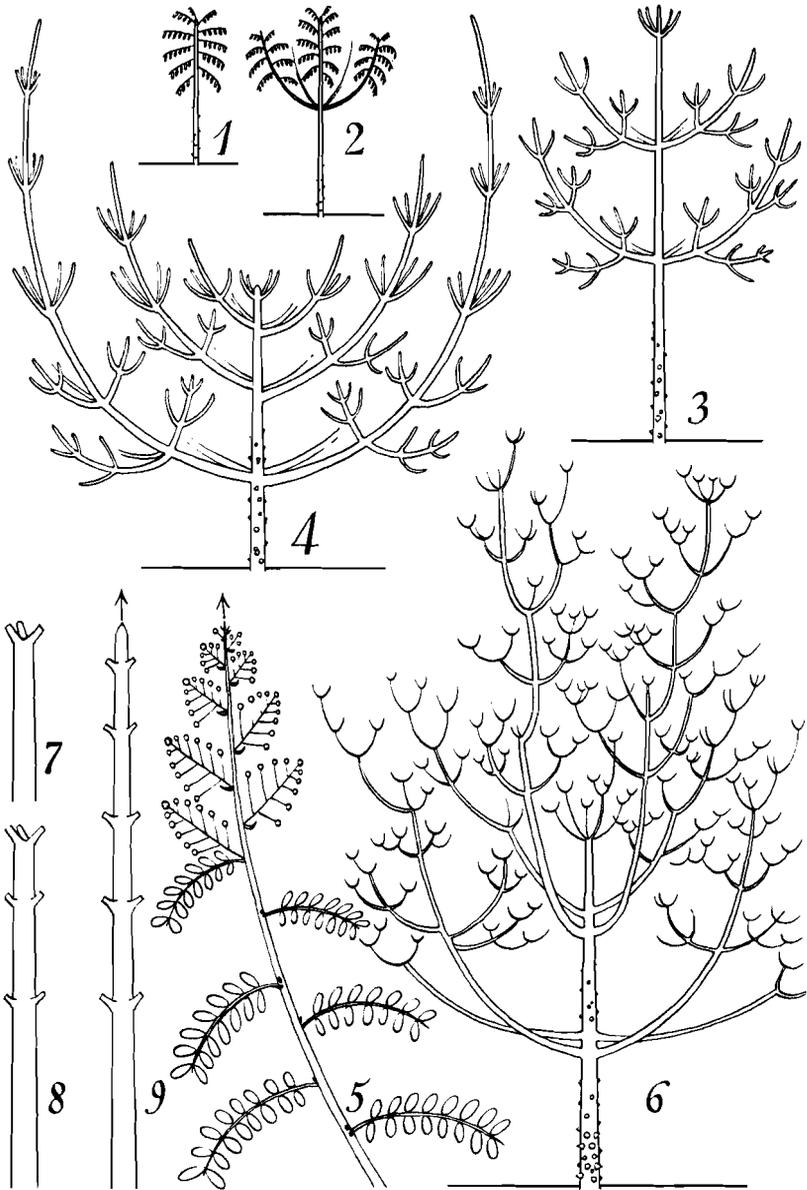


FIG. 42. — Le modèle de Scarrone, et sa parenté architecturale avec le modèle de Kwan-Koriba. Etude d'une Rutacée guyanaise, *Fagara rhoifolia* (Lam.) Engl. Référence : OLDEMAN n° 1975, Guyane. — 1, Plantule. — 2 à 4, Croissance et ramification rythmique ; chaque pseudo-verticille comprend 5 branches primaires. — 5, L'inflorescence terminale qui met fin à la croissance des branches primaires. — 6, L'architecture d'un arbre adulte, d'une dizaine de mètres de hauteur ; le méristème apical du tronc a précocement disparu, et les branches ont assuré la croissance en hauteur ultérieure. — 7, Article épicotyle à floraison apicale. — 8, Tronc à croissance rythmique et limitée. — 9, Tronc à croissance rythmique indéfinie. Explication dans le texte.

=====
 FIG. 43. — *Thevetia peruviana* K. Schum., Apocynacée originaire d'Amérique tropicale : à ce stade, cette plante se conforme au modèle de Scarrone. Jardin Botanique du Centre ORSTOM de Cayenne, Guyane française.
 =====



Spondias mombin L. Amérique tropicale. J. B. ORSTOM, Cayenne.

APOCYNACÉES :

Macoubea guianensis Aubl. Guyanes, Brésil.

Thevetia peruviana K. Schum. Amérique tropicale. (Fig. 43.)

LÉGUMINEUSES-CÉSALPINIÉES :

Cassia siamea Lam. Siam.

Peltophorum ferrugineum Benth. Asie tropicale.

MÉLASTOMACÉES :

Tococa guianensis Aubl. Guyanes. Oldeman, n° 1041 (P, CAY) ; F. Hallé, n° 1016 (P, CAY).

MÉLIACÉES :

Carapa guianensis Aubl. Crabwood. Guyanes, Brésil. J. B. ORSTOM, Cayenne.

RUBIACÉES :

Gardenia imperialis K. Schum. Afrique tropicale.

RUTACÉES :

Fagara pentandra Aubl. Guyanes. Oldeman, n° 2105 (P, CAY).

Fagara rhoifolia (Lam.) Engl. Guyane. Oldeman, n° 1975 (P, CAY).

SAPINDACÉES :

Aesculus hippocastanum L. Marronnier. Des Balkans au Japon.

Aesculus pavia L. Amérique du Nord. Champagnat, 1947.

SIMAROUBACÉES :

Simarouba amara Aubl. Soumaripa. Amérique tropicale. J. B. ORSTOM, Cayenne.

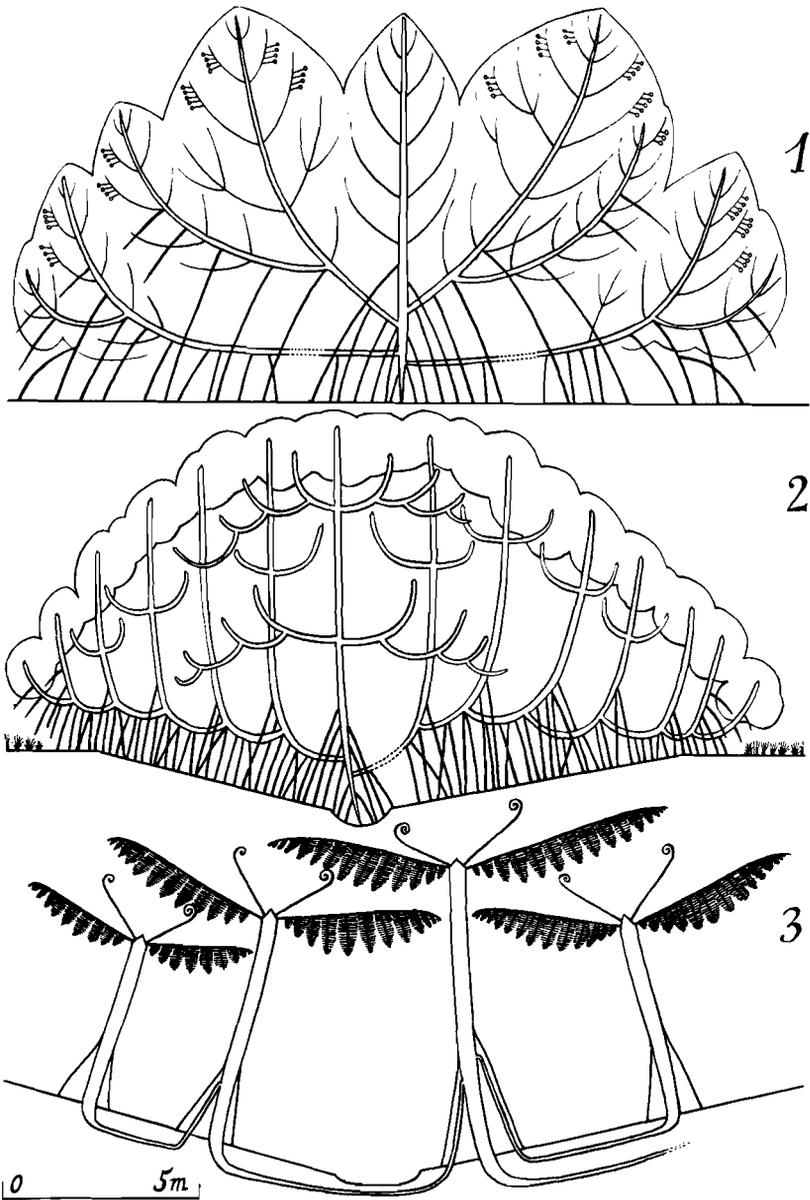


FIG. 44. — Quelques exemples de multiplication végétative chez les arbres tropicaux. — 1, *Rhizophora racemosa* C. F. W. Meyer (Rhizophoracées), le Palétuvier de la côte occidentale d'Afrique, se multiplie par marcottage des branches basses (figure imitée de Y. Attims et G. Cremers, 1967). — 2, *Pandanus candelabrum* P. Beauv. (Pandanacées); cet arbre, répandu en Afrique tropicale dans les lieux humides, se multiplie par marcottage des branches basses, et forme des clones hémisphériques difficilement pénétrables. — 3, *Cyathea manniana* Hooker, la grande Fougère arborescente des montagnes d'Afrique tropicale, se multiplie végétativement par stolons souterrains (F. Hallé, 1966).

Variations

Les variations du mode de croissance des branches sont particulièrement intéressantes car elles reflètent les liens du modèle de Scarrone avec les modèles suivants, qui comptent parmi les plus perfectionnés.

Les branches ont toujours une structure sympodiale ; les éléments constitutifs de ces sympodes manifestent, comme le tronc, une tendance vers la croissance indéfinie rythmique qui s'exprime à des degrés divers.

Chez quelques espèces, ces éléments sont identiques aux articles du modèle de Leeuwenberg (fig. 41.3 : *Tococa guianensis*, *Pandanus candelabrum*).

Dans la plupart des cas, les éléments constitutifs de la branche sympode ont acquis, comme le tronc, une croissance rythmique ; ils peuvent alors atteindre de grandes dimensions, et se ramifier avant de fleurir (fig. 41.4 : *Fagara rhoifolia*, *Mangifera indica*) ; toutefois, si la différenciation apicale de ces éléments est est

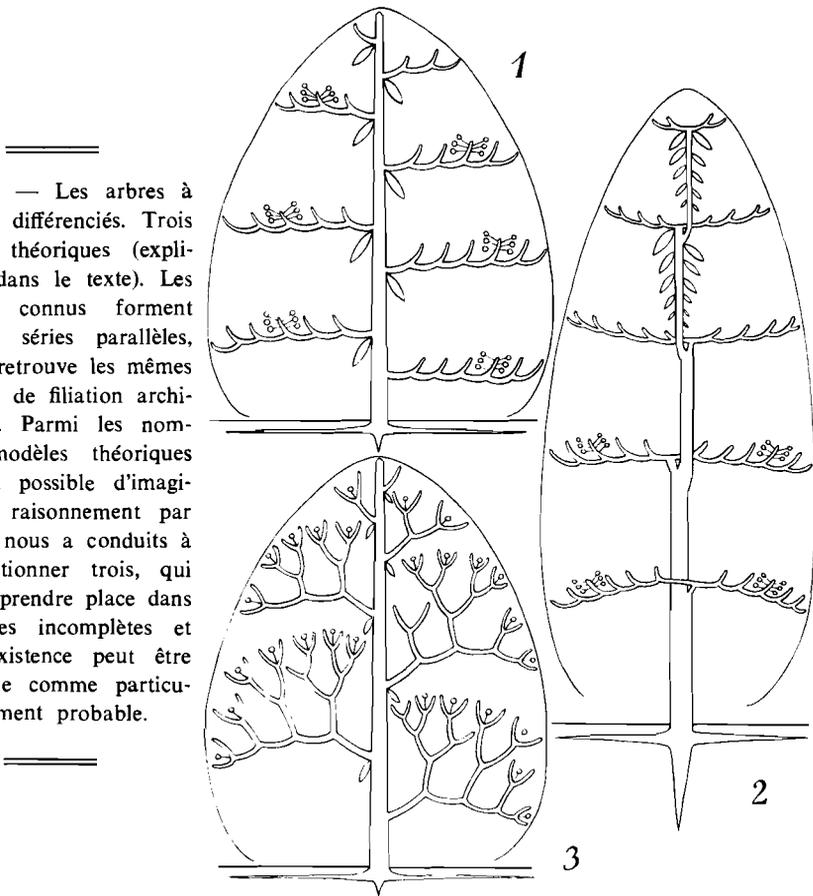


FIG. 45. — Les arbres à rameaux différenciés. Trois modèles théoriques (explications dans le texte). Les modèles connus forment plusieurs séries parallèles, où l'on retrouve les mêmes principes de filiation architecturale. Parmi les nombreux modèles théoriques qu'il est possible d'imaginer, un raisonnement par analogie nous a conduits à en sélectionner trois, qui peuvent prendre place dans des séries incomplètes et dont l'existence peut être considérée comme particulièrement probable.

retardée, elle reste inéluctable et, dans le modèle de Scarrone, une floraison apicale vient toujours mettre fin à leur croissance.

Si cette tendance vers la croissance indéfinie s'accroît encore, elle conduit, par l'intermédiaire d'inflorescences apicales « ouvertes » (cf. Troll, 1964), à des axes latéraux à croissance indéfinie et à inflorescences axillaires (modèle de Rauh).

Cette croissance indéfinie est déjà acquise par certains axes latéraux de *Pandanus candelabrum* P. Beauv. Un mode très efficace de multiplication végétative, par marcottage des branches basses, existe dans cette espèce (fig. 44.2). Les branches marcottées acquièrent un fonctionnement apical indéfini, deviennent des troncs, et peuvent alors s'isoler du tronc initial.

MODÈLE THÉORIQUE III

Définition. — Tronc monopode à croissance continue.

Branches disposées sur le tronc de façon continue ou diffuse.

Branches orthotropes, à structure sympodiale.

Floraison apicale sur les éléments constitutifs des branches.

(Schéma : fig. 45.3.)

Ce modèle diffère du précédent en ce que le méristème édificateur du tronc présente, non plus un fonctionnement rythmique, mais un fonctionnement continu. Il diffère du modèle de Petit (p. 61), en ce que les branches sont orthotropes, et non pas plagiotropes.

MODÈLE DE RAUH

Définition. — Le tronc est un monopode dont la croissance rythmique confère aux branches une disposition verticillée ou subverticillée.

Les branches sont orthotropes, donc morphologiquement identiques au tronc. Chaque branche est un monopode dont la croissance rythmique confère, aux branches latérales qu'elle porte, une disposition verticillée ou subverticillée.

La floraison est toujours latérale, sur les branches ou sur le tronc, et n'a donc plus d'influence sur la croissance de l'appareil végétatif aérien. (Schéma : fig. 41.7 et 47.4.)

L'originalité du modèle de Rauh réside dans l'acquisition, par les méristèmes latéraux, d'un fonctionnement indéfini qui leur permet d'édifier des branches monopodes. Les modèles d'Aubréville et de Scarrone manifestaient déjà des tendances dans ce sens, et le modèle de Rauh se présente comme l'aboutissement d'un long processus de perfectionnement de l'activité méristématique, apparu dans les modèles précédents.

La différenciation des branches par rapport au tronc n'est pas morpholo-

gique, puisque tous les axes aériens sont des monopodes à croissance indéfinie. Cette différenciation est cependant une réalité : aux branches florifères, généralement caduques, s'oppose un tronc pérennant et dépourvu — en dehors des cas de cauliflorie — de toute fonction sexuelle.

La différenciation branche-tronc n'est pas irréversible, et certaines branches peuvent régénérer des troncs par bouturage (Hévéa), ainsi qu'en cas de destruction de l'apex du tronc (Errera, 1906).

Chez divers arbres de hautes latitudes (*Fraxinus*, *Acer*, *Quercus*), une architecture identique à celle que nous décrivons ici a été mise en évidence par Rauh (1939), à qui nous dédions ce modèle. Deux exemples tropicaux, le Parasolier et l'Hévéa nous permettront de concrétiser la définition du modèle de Rauh.

*
**

Le Parasolier (*Musanga cecropioides* R. Br., Moracées), est une des espèces les plus spectaculaires et les plus banales de la forêt humide secondarisée africaine. Les figures 46.1 à 46.5 schématisent quelques étapes du développement de cet arbre.

L'axe épicotyle, pérennant, monocaule jusqu'à une hauteur de 3-5 mètres, s'élève ensuite jusqu'à une vingtaine de mètres de hauteur en donnant naissance, périodiquement, à des pseudo-verticilles diffus de 5 à 7 branches latérales. Cette disposition des branches traduit le fait que le méristème édificateur du tronc fonctionne de façon rythmique. Par rapport à sa durée totale de vie, le rythme de fonctionnement de ce méristème a une période fort longue, puisqu'un arbre pleinement développé (fig. 46.5) ne présente que 3 à 5 pseudo-verticilles de branches latérales.

Les axes latéraux sont identiques au tronc par leur orientation de croissance, leur phyllotaxie, et leur rythme de ramification ; toutefois, ils se ramifient uniquement sur leur face abaxiale, ce qui élargit la cime. On remarque (fig. 46.5) que les branches basses tendent à acquérir une structure sympode, par apposition centrifuge d'axes élémentaires.

Les feuilles du tronc et des branches s'organisent en une coupole hémisphérique ; les feuilles en activité étant toutes groupées aux extrémités des axes, cette coupole est creuse et monostratifiée, ce qui donne au Parasolier sa physionomie familière et caractéristique (fig. 46.6).

Les inflorescences apparaissent, en position axillaire, sur les parties jeunes des branches, et la sexualité n'a plus d'influence sur la croissance de l'arbre.

*
**

L'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg., Euphorbiacées), très grand arbre des forêts denses humides d'Amazonie et des Guyanes, est cultivé dans de

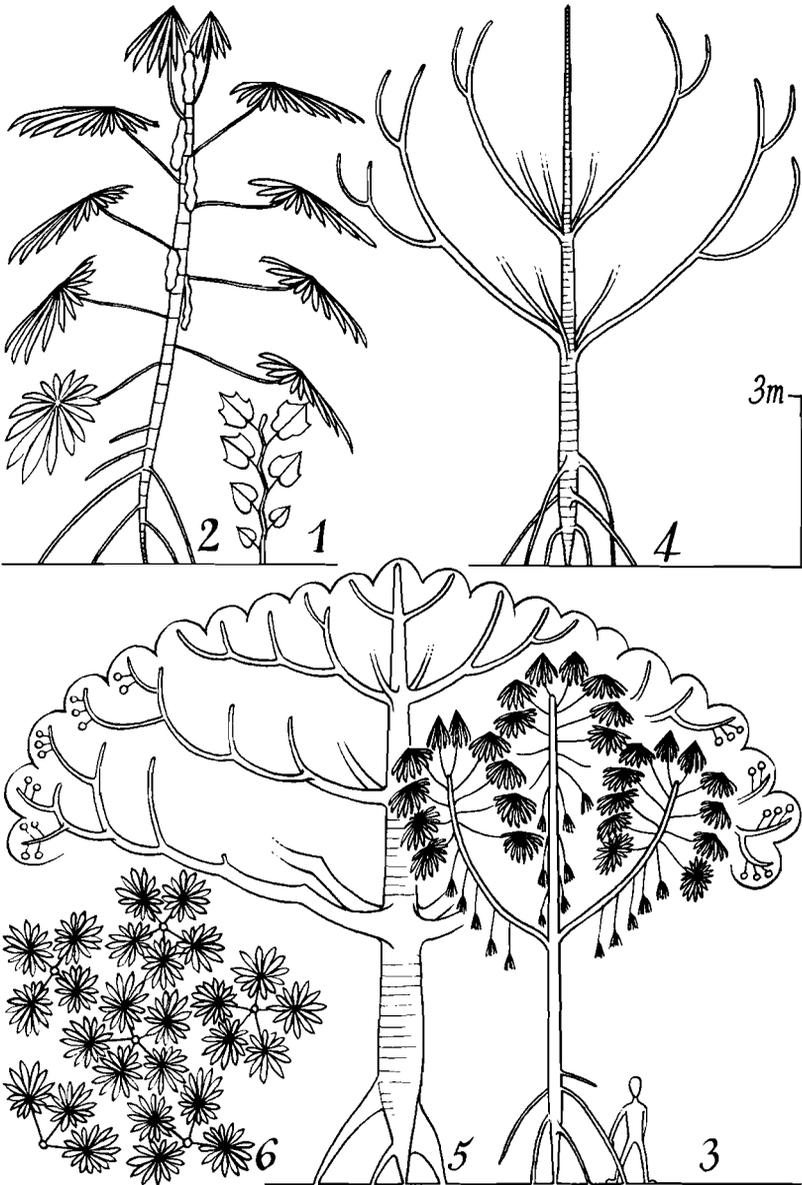


FIG. 46. — Les arbres à rameaux différenciés. Modèle de Rauh. Diverses étapes de la croissance du Parasolier, *Musanga cecropioides* R.Br., une Moracée d'Afrique tropicale. — 1, Plantule à feuilles entières. — 2, Emission des premières racines-échasses. — 3, Formation du premier verticille de branches. — 4, Architecture d'un jeune arbre d'une dizaine de mètres de hauteur. — 5, L'arbre adulte ; noter la position axillaire des inflorescences. — 6, L'arrangement des feuilles en une voûte continue et monostratifiée.

nombreuses régions tropicales, Indonésie, Malaisie, Viet-Nam, Brésil, Afrique occidentale, pour son latex qui est à l'origine du caoutchouc naturel. Les figures 47.1 à 47.3 schématisent quelques étapes de son développement.

Le fonctionnement du méristème épicotyle d'Hévéa est réglé par un rythme endogène dont la période est d'une quarantaine de jours (en moyenne : 30 jours d'activité mitotique et 10 jours d'inactivité), de sorte que, chez l'arbre adulte, le tronc est constitué d'une succession linéaire de courtes *unités de morphogenèse* (F. Hallé et R. Martin, 1968).

Ces unités sont à comparer aux *articles*, dont la définition a été donnée précédemment. Mais le mécanisme d'enchaînement diffère : les articles sont groupés en sympodes, tandis qu'un même méristème édifie une série d'unités de morphogenèse.

Le rythme de croissance de l'Hévéa s'exprime librement tant que les conditions externes demeurent favorables. Une amélioration de ces conditions externes, par exemple un accroissement de l'énergie lumineuse, entraîne une accélération du rythme ; à l'inverse, une alimentation hydrique insuffisante entraîne, en saison sèche, un blocage complet de la croissance.

Sur chaque axe aérien, des zones portant les feuilles assimilatrices alternent avec des zones d'écaillés pérulaires télescopées, qui marquent les emplacements d'anciens bourgeons apicaux : le rythme de croissance apicale détermine donc la densité phyllotaxique, ainsi que la morphologie foliaire, à chaque niveau de l'unité de morphogenèse.

Lorsque la jeune plante se ramifie, seuls se développent les bourgeons axillaires de certaines feuilles assimilatrices, occupant une position précise au sein de l'unité de morphogenèse ; le rythme apical commande donc la localisation topographique de la ramification. En outre, le fonctionnement des méristèmes axillaires est synchrone avec celui de l'apex.

De la même façon, le rythme apical commande la répartition topographique de la sexualité : les inflorescences occupent elles aussi une position précise au sein de l'unité de morphogenèse, à l'aisselle de certaines écaillés pérulaires (F. Hallé et R. Martin, 1968).

Tout ceci traduit le fait que le méristème édificateur de l'axe aérien d'Hévéa montre une alternance rythmique de différenciation et de dédifférenciation. En accord avec les définitions données plus haut, nous considérons comme dédifférenciée la zone de l'axe portant les feuilles assimilatrices, et comme différenciée la zone où les écaillés axillent des inflorescences (fig. 47.5).

L'étude anatomique de l'axe aérien d'Hévéa montre que le bois et le liber ont une genèse périodique, ce qui met en évidence le caractère rythmique de l'activité cambiale ; par ailleurs, étant sous la dépendance de l'activité apicale par l'intermédiaire des synthèses de phytohormones, l'activité cambiale reste synchrone avec elle.

Les différents méristèmes axiaux fonctionnent de façon synchrone chez

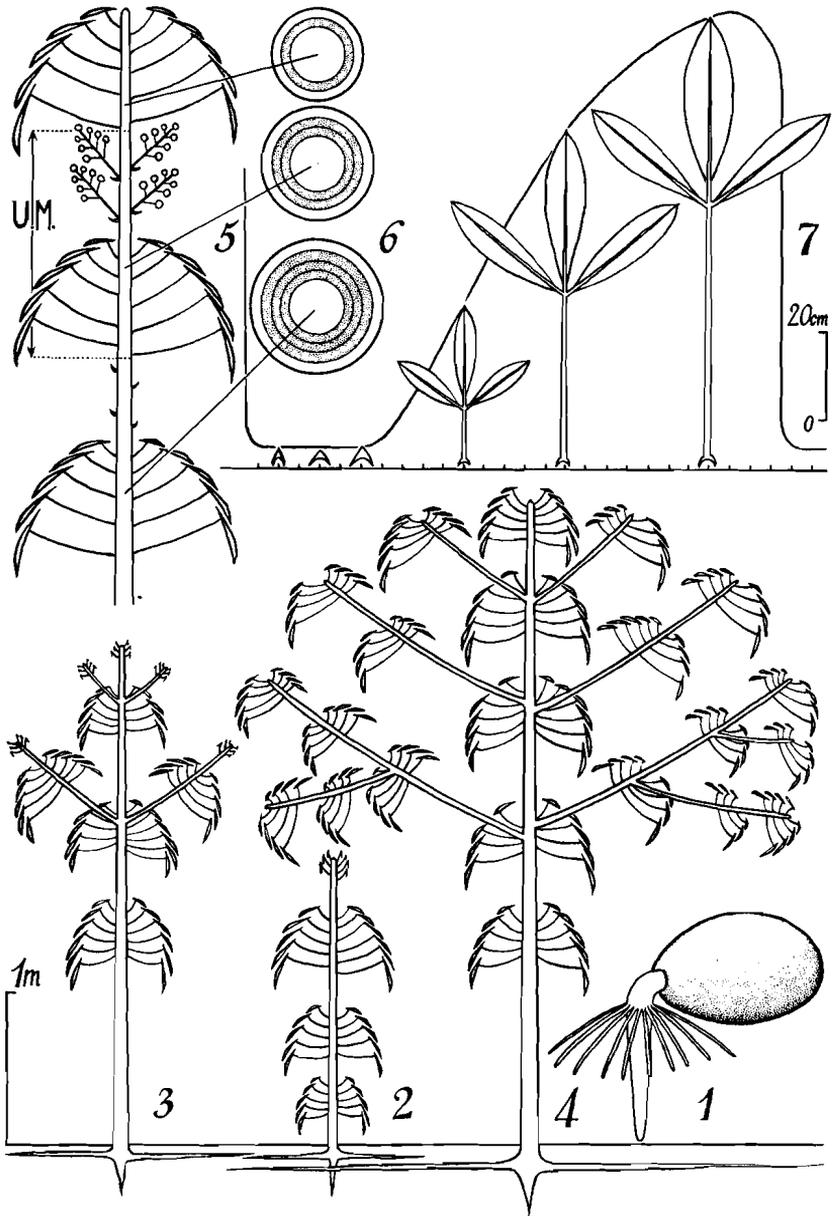


FIG. 47. — Les arbres à rameaux différenciés. Modèle de Rauh. Etude de l'Hévéa, *Hevea brasiliensis* Muell. Arg., une Euphorbiacée d'Amérique tropicale. — 1, Germination; le pivot porte un verticille de racines plagiotropes. — 2, Croissance rythmique; le pivot porte un verticille de racines plagiotropes. — 3 et 4, Ramification rythmique, et fonctionnements synchrones des différents méristèmes d'axes aériens, chez de jeunes arbres. — 5, L'unité de morphogenèse (U.M.); les inflorescences sont axillées par les dernières feuilles de chaque unité. —

l'arbre jeune (1 à 3 ans : fig. 47.1 à 47.3) ; ce synchronisme s'altère ensuite, les différentes branches acquérant progressivement leur autonomie ; chez l'arbre adulte, qui peut atteindre des dimensions gigantesques (50 mètres de hauteur et 9 mètres de circonférence basale d'après Ferrand, 1944), les différentes branches maîtresses fonctionnent indépendamment les unes des autres. Cependant, tous les méristèmes d'axes aériens présentent le même fonctionnement rythmique et toutes les branches sont morphologiquement identiques entre elles.

Répartition taxonomique

Le modèle de Rauh est parmi les plus riches et les plus répandus des modèles architecturaux réalisés par les plantes ligneuses actuelles, tropicales ou tempérées. Ce modèle existait déjà chez les plantes ligneuses anciennes (p. 139).

La liste ci-dessous, nécessairement très incomplète, groupe quelques exemples du modèle de Rauh dans la nature actuelle ; on constatera que ce modèle, comme celui d'Aubréville, a permis l'édification de quelques très grands arbres.

Gymnospermes :

ARAUCARIACÉES :

Araucaria araucana (Molina) Koch, Chili, Argentine.

PINACÉES :

Pinus caribaea Morelet, Honduras britannique.

Pinus merkusii Jungh. et De Vr. Sumatra.

Pinus silvestris L. Pin. Europe. Debazac, 1963.

PODOCARPACÉES :

Podocarpus salicifolius Kl. K. La Martinique.

Angiospermes :

ACÉRACÉES :

Acer pseudo-platanus L. Sycomore. Europe méridionale et centrale.

APOCYNACÉES :

Couma guianensis Aubl. Guyanes, Brésil. Oldeman, n° 2608 (P, CAY).

BOMBACACÉES :

Eriotheca sp. Guyane. Oldeman n° 2155 (P, CAY).

BURSÉRACÉES :

Aucoumea klaineana Pierre, Okoumé, Gabon, Congo.

Canarium schweinfurthii Engl. Afrique tropicale.

Dacryodes klaineana (Pierre) Lam. Afrique tropicale.

Pachylobus edulis G. Don. Safoutier. Gabon, Congo.

6, L'étude anatomique met en évidence le caractère rythmique de l'activité cambiale, et sa synchronisation avec l'activité apicale. — 7, Variations des dimensions des feuilles et de leur morphologie au sein d'une même unité de morphogenèse.

Tetragastris altissima (Aubl.) Swart, Salie. Guyanes. Oldeman et Sastre, n° 216 (P, CAY).
Tratinickia cf. *demerarae* Sandw. Tingimonomie. Guyanes. Oldeman, n° 2279 (P, CAY).

DILLÉNIACÉES :

Dillenia indica L. Asie tropicale. J. B. Kisantu (Congo K.).

ERYTHROXYLACÉES :

Erythroxylum mannii Oliv. Afrique tropicale.

EUPHORBIACÉES :

Elaeophorbia grandifolia (Haw.) Croizat, Afrique occidentale.

Euphorbia abyssinica J. F. Gmel. Afrique orientale.

Euphorbia candelabrum Trémaut, Afrique orientale.

Hevea brasiliensis Muell. Arg. Hévéa. Brésil, Guyanes.

Protomegabaria stapfiana (Beille) Hutch. Afrique tropicale.

Ricinodendron heudelotii (Baill.) Pierre ex Pax, Afrique tropicale.

Spondianthus preussii Engl. Afrique tropicale.

Uapaca guineensis Muell. Arg. Afrique tropicale.

FAGACÉES :

Quercus sessiliflora Salisb. Chêne rouvre. Europe.



FIG. 48. — Modèle de Rauh — *Couroupita guianensis* Aubl., Lécythidacée originaire d'Amérique tropicale; jeune plant d'environ 2 m de hauteur. Jardin Botanique du Centre ORSTOM d'Abidjan.

FLACOURTIACÉES :

Carpotroche cf. *amazonicum* Mart. Guyanes, Brésil. Oldeman, n° 2534 (P, CAY).
Caloncoba welwitschii Gilg, Afrique centrale.

GUTTIFÈRES :

Mammea americana L. Abricotier de Cayenne. Amérique tropicale. J. B. ORSTOM, Cayenne.
Pentadesma butyracea Sabine, Afrique tropicale.

LAURACÉES :

Aniba bracteata Mez, La Martinique. Réserve forestière Dumauzé.
Aniba rosaodora Ducke, Bois de rose. Guyanes, Brésil.
Aniba sp. Guyane. Oldeman, n° 2187 (P, CAY).

LÉCYTHIDACÉES :

Couroupita guianensis Aubl. Guyanes, Brésil. (Fig. 48).

LÉGUMINEUSES-CÉSALPINIÉES :

Cassia occidentalis L. Pantropical.

MAGNOLIACÉES :

Talauma plumierii D. C. La Martinique. Réserve forestière Dumauzé.

MÉLASTOMACÉES :

Henriettella cf. *patrisiana* (D. C.) Naud. Guyane. de Granville, n° 50 (P, CAY).

MÉLIACÉES :

Entandrophragma angolense (Welw.) C. D. C. Tiama. Afrique tropicale.
Entandrophragma utile (Dawe) Sprague, Sipo. Afrique tropicale.
Khaya ivorensis A. Chev. Acajou. Afrique occidentale.
Trichilia monadelpha (...) J. De Wilde, Afrique tropicale.

MÉLIANTHACÉES :

Bersama abyssinica Fres. Afrique tropicale.

MORACÉES :

Artocarpus incisa Thunb. Arbre à pain. Nouvelle-Guinée, Pacifique.
Cecropia peltata L. Bois canon. Amérique tropicale. J. B. ORSTOM, Cayenne.
Cecropia sciodaphylla Mart. Bois canon. Amérique tropicale.
Cecropia surinamensis Miq. Bois canon. Amérique tropicale. J. B. ORSTOM, Cayenne.
Ficus vogelii (Miq.) Miq. Afrique tropicale.
Musanga cecropioides R. Br. Parasolier. Afrique tropicale.

OLÉACÉES :

Fraxinus excelsior L. Frêne. Europe.

ROSACÉES :

Hagenia abyssinica J. F. Gmel. Ethiopie, Kenya.

STERCULIACÉES :

Cola nitida (Vent.) Schott et Endl. Colatier. Afrique tropicale.
Hildegardia barteri (Mast.) Kosterm. Afrique tropicale.
Triplochiton scleroxylon K. Schum. Samba. Afrique occidentale.

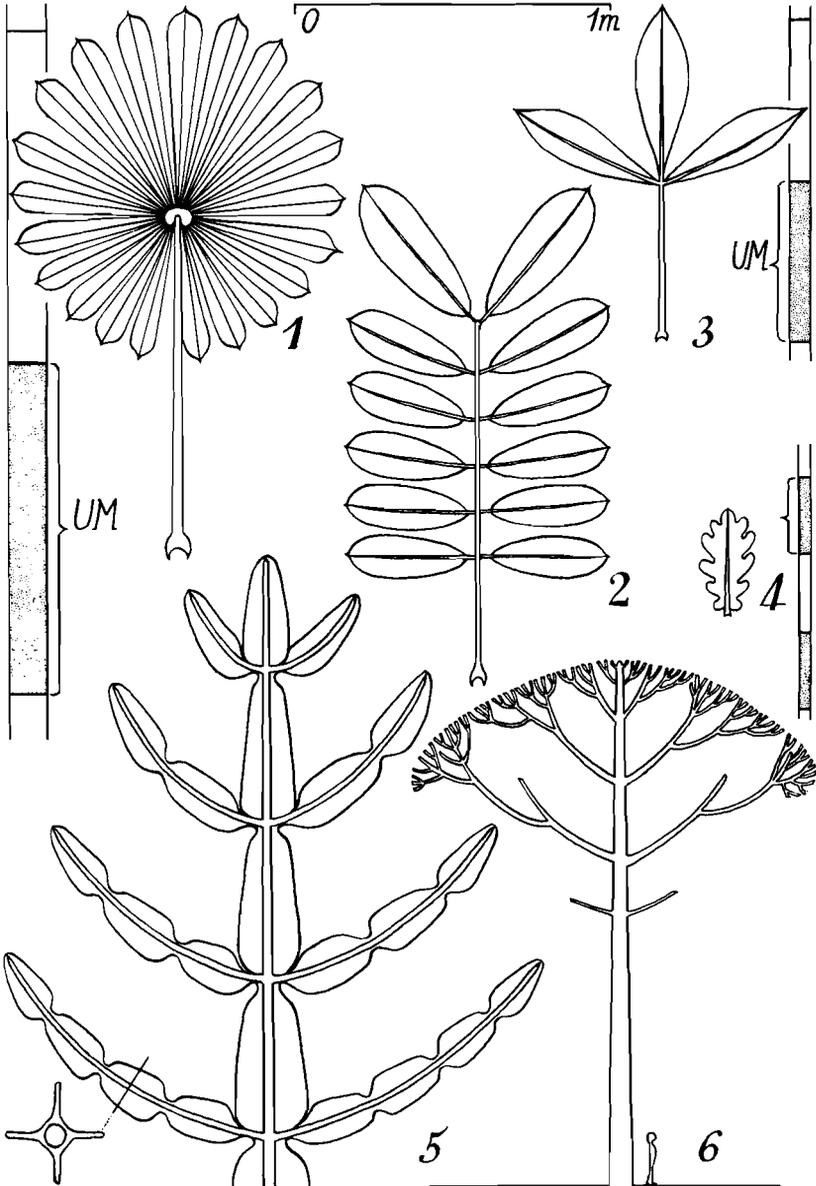
TILIACÉES :

Christiana africana D. C. Afrique tropicale.

Variations

Une telle dispersion taxonomique entraîne nécessairement des variations morphologiques considérables, mais toutes contenues dans les limites de la définition même du modèle de Rauh.

Par exemple, la période du rythme de croissance, la longueur des unités de



morphogénèse, les formes et les dimensions foliaires varient beaucoup d'une espèce à l'autre. Les figures 49.1 à 49.4 schématisent ces variations.

La diminution de la période du rythme de croissance va donc de pair avec l'intensification de la ramification, la diminution du diamètre des formations axiales primaires, et la diminution des dimensions foliaires. Le modèle de Rauh vérifie donc, dans ses variations, les résultats de Corner (1949-1964).

Les Euphorbes cactiformes d'Afrique orientale constituent un cas exceptionnel. Chez *Euphorbia abyssinica* J. F. Gmel. (fig. 49.5 et 49.6) dont l'architecture est identique à celle d'un Parasolier ou d'un Hévéa, les feuilles sont très petites et caduques, et la photosynthèse est assurée par les ailes des jeunes rameaux.

La position des inflorescences est un autre élément de variation au sein du modèle de Rauh ; toujours latérales par définition, ces inflorescences peuvent apparaître sur les parties jeunes des axes, aux aisselles des feuilles fonctionnelles (*Musanga*, *Cecropia*, *Aniba*) ; elles peuvent aussi apparaître sur les parties âgées des branches (*Henriettella* cf. *patrisiana*) ou du tronc (*Couroupita guianensis*).

MODÈLE D'ATTIMS

Définition. — Le tronc est un monopode, sur lequel les branches sont insérées de façon continue ou diffuse.

Les branches sont orthotropes, et morphologiquement identiques au tronc. Chaque branche est un monopode, et porte des branches latérales disposées de façon continue ou diffuse.

La floraison est toujours latérale, sur les branches ou sur le tronc, et n'a donc plus d'influence sur la croissance de l'appareil végétatif aérien. (Schéma : fig. 50.7.)

Ce modèle est manifestement relié au précédent ; il en diffère en ce que les méristèmes édificateurs des axes aériens n'ont plus un fonctionnement rythmique, mais un fonctionnement continu, au moins en ce qui concerne l'émission des axes latéraux. Des intermédiaires existent entre ces deux types de fonctionne-

FIG. 49. — Les arbres à rameaux différenciés. Modèle de Rauh. — 1, Feuille et unité de morphogénèse du Parasolier (*Musanga cecropioides* R.Br., Moracées). — 2, Feuille de l'Acajou (*Khaya ivorensis* A. Chev., Méliacées) ; comme chez le Parasolier, l'unité de morphogénèse atteint un mètre de longueur. — 3, Feuille et unité de morphogénèse de l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg., Euphorbiacées). — 4, Feuille et unité de morphogénèse du Chêne (*Quercus sessiliflora* Salisb., Fagacées). — 5 et 6, Une Euphorbe cactiforme d'Afrique orientale, *Euphorbia abyssinica* J. F. Gmel. ; la croissance et la ramification sont rythmiques ; l'arbre atteint 30 m de hauteur. Mizan-Téféri, Ethiopie.

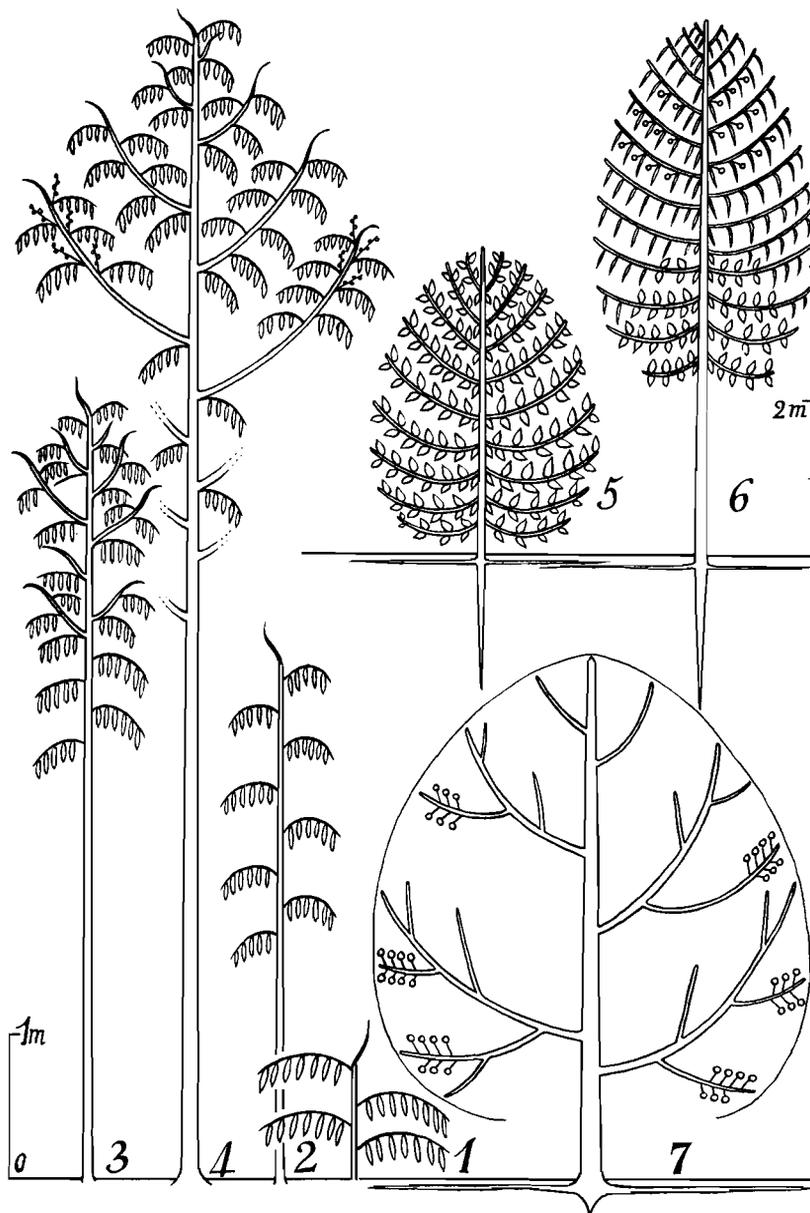


FIG. 50. — Les arbres à rameaux différenciés. Modèle d'Attims. — 1 à 4. Quelques étapes de la croissance d'une Césalpiniée d'Amérique tropicale, le Gaïac, *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. — 5 et 6, Chez une Myrtacée australienne, *Eucalyptus globulus* Labill., une véritable métamorphose met fin à la phase plantule. — 7, Schéma général du modèle d'Attims.

ment : des branches peu vigoureuses sont alors émises entre les deux étages de branches fortes.

*
**

Un schéma de Palétuvier (*Rhizophora racemosa* Meyer, Rhizophoracées), exactement conforme aux définitions ci-dessus a été donné par Y. Attims (1967), à qui nous dédions ce modèle. Le Palétuvier possède un mode de multiplication végétative, par marcottage naturel des branches basses, qui met en évidence le caractère réversible de la différenciation branche-tronc (fig. 44.1, p. 76).

Répartition taxonomique

CASUARINACÉES :

Casuarina equisetifolia L. Filao. Australie.

GUTTIFÈRES :

Garcinia gnetoides Hutch. et Dalz. Afrique tropicale.

LÉGUMINEUSES-CÉSALPINIÉES :

Dipteryx odorata (Aubl.) Willd. Gaïac de Cayenne. Guyanes, Brésil. J. B. ORSTOM, Cayenne.

MYRTACÉES :

Eucalyptus globulus Labill. Australie.

RHIZOPHORACÉES :

Anopyxis klaineana (Pierre) Engl. Afrique tropicale.

Rhizophora racemosa Meyer, Palétuvier. Afrique tropicale. (Fig. 51.)

On sait que cette dernière espèce présente des racines-échasses spectaculaires. Une corrélation semble exister, au moins en Afrique occidentale (Côte d'Ivoire, Congo) et en Guyane, entre la présence de racines-échasses et l'architecture aérienne des modèles de Rauh et d'Attims (*Tetragastris*, *Uapaca*, *Cecropia*, *Musanga*, *Dipteryx*, *Rhizophora*, etc.). Il serait utile de vérifier si cette même corrélation existe dans d'autres flores tropicales. Elle existait, semble-t-il, dans les flores fossiles (Calamites, Cordaïtes).

MODÈLE DE NOZERAN

Définition. — Le tronc présente une croissance rythmique et une structure articulée. Chaque article du tronc émet, avant de cesser sa croissance, un verticille d'axes latéraux en position subapicale.

Les branches latérales sont plagiotropes, généralement florifères, à phyllotaxie distique ou tendant vers la disposition distique ; ces branches ont des structures diverses, sympodiales ou monopodiales.

Les fleurs sont portées par les branches plagiotropes, ou par le tronc (cauliflorie). (Schéma : fig. 52.4.)

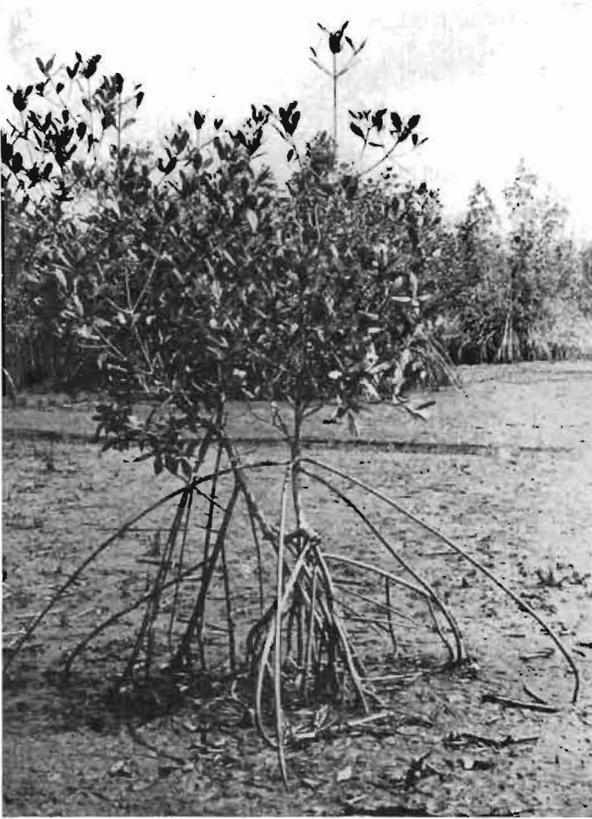


FIG. 51. — *Modèle de Attims* — *Rhizophora racemosa* Meyer. Lagune Ouladine, Grand Bassam, Côte d'Ivoire.

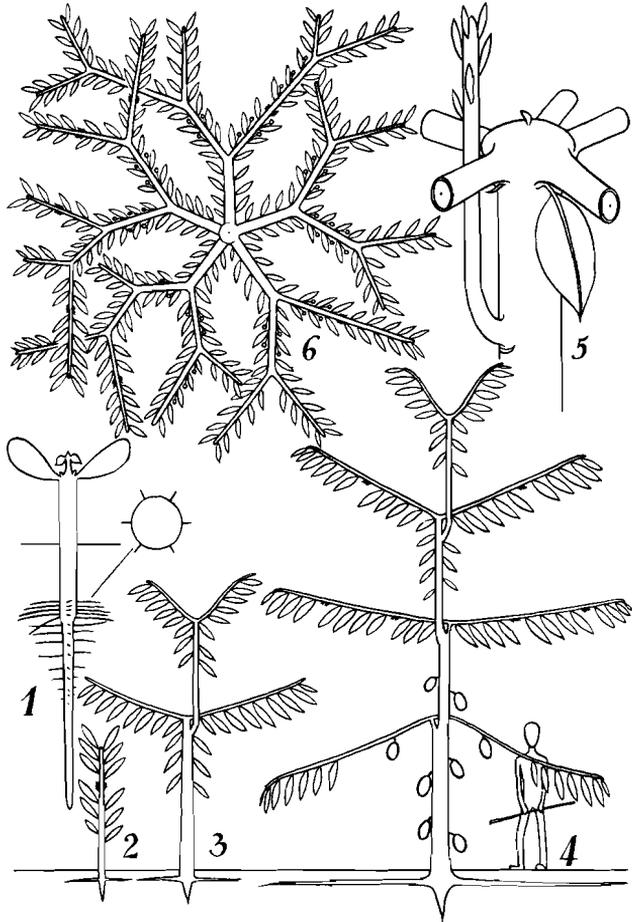
Le modèle de Nozeran est étroitement relié au modèle de Prévost (fig. 23.4), dont il diffère seulement par la structure et le degré de différenciation plagiotrope des branches. Par une évolution très progressive, dont les étapes seront indiquées ci-dessous, les branches articulées du modèle de Prévost (*Alstonia boonei*) sont remplacées par des branches monopodes à phyllotaxie distique (*Theobroma cacao*). Ceci va de pair avec une intensification de la différenciation plagiotrope elle-même : non transmissible par bouturage chez *Alstonia boonei*, elle devient irréversible chez le Cacaoyer, dont les boutures de branches restent indéfiniment plagiotropes.

Nous dédions cette rare et étrange forme de croissance à René Nozeran, dont les élèves étudient expérimentalement l'organisation aérienne et souterraine du représentant le plus connu de ce modèle architectural, le Cacaoyer (voir Charrier, 1969 ; Dyanat-Nejad, 1968).

*
**

Le Cacaoyer (*Theobroma cacao* L., Sterculiacées), petit arbre des hautes

FIG. 52. — Les arbres à rameaux différenciés. Modèle de Nozeran. — 1 à 4, Quelques étapes de la croissance du Cacaoyer, *Theobroma cacao* L., une Sterculiacée d'Amérique tropicale. — 1, La plantule de Cacaoyer (imité de Dyanat-Nejad, 1968). — 2, La plantule avant la première ramification; noter la croissance rythmique. — 3, La formation des premiers étages plagiotropes. — 4, Le Cacaoyer adulte. — 5 et 6, L'étage plagiotrope chez une Euphorbiacée d'Afrique tropicale, *Anthostema aubryanum* Baill. — 5, La base des axes plagiotropes, et le mécanisme de relais de la croissance en hauteur; noter le dôme parenchymateux qui termine l'article de tronc. — 6, le plan d'un étage de 3 mètres de diamètre; noter la structure articulée, la croissance rythmique, la position axillaire des fleurs.



vallées amazoniennes et guyanaises, a pour habitat typique le sous-bois de la forêt dense humide, où il atteint une dizaine de mètres de hauteur.

Depuis plus de deux siècles, le Cacaoyer est cultivé dans de nombreuses régions tropicales humides; son mode de croissance a déjà été décrit, en particulier par Cook (1911), Brooks et Guard (1952), Urquhart (1955).

Les figures 52.1 à 52.4 schématisent quelques étapes de la croissance du Cacaoyer dans son habitat naturel.

Après la germination, le méristème apical épicotyle édifie un axe orthotrope à phyllotaxie spiralée et à croissance rythmique (ou croissance par « flush » : Humphries et McKee, 1944 ; Greenwood et Posnette, 1950). Lorsque cet axe atteint 100-150 cm de hauteur, son méristème apical disparaît de façon brutale, complète et irréversible.

Cette disparition donne naissance à un dôme parenchymateux, dont la forme évoque celle d'un réceptacle floral (fig. 52.5); elle se produit au cours

d'une période de croissance rapide, et coïncide avec l'émission immédiate de 3-6 branches latérales plagiotropes, aux aisselles des 3-6 dernières feuilles édifiées par le méristème orthotrope.

Il arrive que ces feuilles soient entraînées sur les branches plagiotropes, qui paraissent alors extra-axillaires. Par ailleurs, les feuilles axillantes sont séparées par des entre-nœuds extrêmement courts, d'où la disposition pseudo-verticillée des branches, qui constituent un véritable « étage » (*orqueta*).

Après une phase de croissance plagiotrope, l'allongement du tronc reprend, par un mécanisme identique à celui qui a été décrit chez *Alstonia boonei* (fig. 23.1 à 23.4). Un nouvel « article du tronc » est émis, à partir d'un bourgeon latéral du précédent, à peu de distance sous l'étage plagiotrope. Ce nouvel axe orthotrope, croissant très vigoureusement, traverse le verticille de branches, et va donner naissance à un nouvel étage, à 100-150 cm au-dessus du précédent. Ce même mécanisme se répète indéfiniment, de sorte que l'arbre adulte peut comporter 5 ou 6 étages superposés. Toutefois, dans la pratique horticole, ces relais orthotropes sont considérés comme « gourmands » (*chupons*) et éliminés ; on empêche ainsi artificiellement la croissance en hauteur et la cueillette à la main reste possible.

La floraison a généralement lieu vers la troisième année, après la mise en place du premier verticille plagiotrope ; elle est diffuse sur le vieux bois du tronc et des branches (Lent, 1966).

La différenciation plagiotrope, chez *Theobroma cacao*, se conserve par bouturage. Toutefois, l'arbre prostré obtenu par bouturage d'une branche peut donner naissance à un axe dédifférencié orthotrope, prolongé vers le bas par un pivot. Cette dédifférenciation intervient au niveau des parties les plus âgées de la bouture, dans des conditions encore mal précisées.

Le système racinaire du Cacaoyer a été récemment étudié de façon précise (Dyanat-Nejad, 1968). Il se compose d'un pivot orthotrope qui émet, dans sa partie supérieure, des racines plagiotropes groupées le long de 6 génératrices (fig. 52.1).

L'auteur démontre expérimentalement que la différenciation plagiotrope des racines latérales est précocement induite par le méristème orthotrope édificateur du pivot.

Chez l'arbre adulte (fig. 52.4) le pivot atteint 150 cm de longueur et porte un verticille de racines latérales superficielles (Van den Abeele, 1956 ; Van Himme, 1959). Des racines-échasses peuvent être émises à la base du tronc (Van Hall, 1932).

Pour O. F. Cook (1911), l'architecture du Cacaoyer possède une signification écologique : la croissance très vigoureuse des axes orthotropes, portant les rameaux assimilateurs au-dessus de la végétation avoisinante, permet l'implantation dans des formations végétales très denses. Il est remarquable que les arbres relevant de ce modèle aient tous pour biotope la forêt dense tropicale



=====
 FIG. 53. — *Modèle de*
Nozeran — *Theobroma*
speciosum Spreng., Stercu-
 liacées. Saül, Guyane fran-
 çaise.
 =====

ombrophile ; la plupart d'entre eux, étant de petite taille, vivent à l'intérieur du sous-bois, jusque dans ses parties les plus sombres.

Répartition taxonomique

APOCYNACÉES :

Geissospermum sericeum (Sagot) Benth. Guyanes. Oldeman, n° 2647 (P, CAY).

EUPHORBIACÉES :

Anthostema aubryanum Baill. Afrique tropicale. Roux, 1968.

Anthostema senegalensis Juss. Afrique occidentale.

Dichostemma glaucescens Pierre. Afrique centrale. F. Hallé, n° 1475 (P).

Mabea piriiri Aubl. Guyanes, Brésil. Oldeman, 1968.

Mabea taquari var. *angustifolia* Muell. Arg. Guyane. Oldeman, n° 2842 (P, CAY).

STERCULIACÉES :

Theobroma cacao L. Cacaoyer. Brésil. J. B. Belem (Brésil).

Theobroma speciosum Spreng. Brésil, Guyanes. Oldeman, n° 1937 (P, CAY). (Fig. 53.)

Tribroma bicolor (Humb. et Bonpl.) Cook, Brésil. Cook, 1916.

Variations

La structure des branches plagiotropes constitue le principal élément de variation au sein du modèle de Nozeran. A partir du modèle de Prévost, une véritable filiation architecturale peut être suivie, à travers les étapes suivantes :

— Articles à inflorescences terminales, et à phyllotaxie spiralée typique (*Alstonia boonei*, *Cordia nodosa*).

— Articles à inflorescences terminales dont la phyllotaxie, encore spiralée, présente divers degrés d'adaptation à la dorsiventralité (*Dichostemma glaucescens*).

— Articles à phyllotaxie distique et à inflorescences terminales (*Mabea piriri*, *Geissospermum sericeum*).

— Articles à phyllotaxie distique et à inflorescences latérales (*Anthostema aubryanum*). La structure dichasiale caractéristique des branches plagiotropes de cette espèce est schématisée sur la figure 52.6.

— Branches monopodiales à phyllotaxie distique, portant des fleurs aux aisselles des feuilles fonctionnelles (*Tribroma bicolor*).

— Branches monopodiales à phyllotaxie distique, portant des inflorescences latérales dans leurs parties âgées (*Theobroma cacao*) ; ces branches peuvent être complètement stériles, les inflorescences apparaissant exclusivement à la base du tronc (*Theobroma speciosum*).

Le modèle de Nozeran montre encore d'autres variations architecturales :

Chez *Mabea piriri* Aubl., l'un de nous a mis en évidence une disjonction, spatiale et temporelle, entre la sexualité et la dédifférenciation végétative : l'axe épicotyle est morphologiquement identique à la branche plagiotrope florifère. Tardivement, un axe dédifférencié orthotrope, premier article du tronc, se développe à partir du bourgeon axillaire de l'une des feuilles les plus basses, la première ou la deuxième au-dessus des cotylédons (Oldeman, 1968) ; ceci semble pouvoir être comparé à l'apparition tardive d'un axe orthotrope à la base d'une bouture plagiotrope de Cacaoyer.

MODÈLE DE MASSART

Définition. — Le tronc est un monopode orthotrope, dont la croissance rythmique confère aux branches une disposition verticillée ou subverticillée. Le tronc présente une phyllotaxie spiralée.

Les branches latérales sont plagiotropes, généralement florifères, à phyllotaxie distique ou tendant vers la disposition distique ; ces branches ont des structures diverses, sympodiales ou monopodiales.

Les fleurs sont portées par les branches plagiotropes, ou par le tronc (cauliflorie). (Schéma : fig. 54.3.)

Le modèle de Massart est étroitement apparenté au modèle de Nozeran (fig. 52.4), dont il diffère par le fonctionnement indéfini de l'apex orthotrope : le tronc articulé est remplacé par un tronc monopode à croissance rythmique, édifié par un méristème aussi durable que l'arbre lui-même.

Le modèle de Massart est également apparenté au modèle de Rauh (fig. 41.7), dont il ne diffère que par le caractère plagiotrope de ses branches.

Nous dédions à Jean Massart ce modèle architectural qu'il a observé et décrit (1923), au Jardin botanique de Rio de Janeiro, chez une Myristicacée arborescente des Guyanes, *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. Une Myristicacée africaine, d'architecture identique, nous servira à préciser cette description.

*
**

Pycnanthus angolensis (Welw.) Warb., l'Ilomba des forestiers, est un des arbres les plus caractéristiques de la forêt dense humide africaine ; son « port

FIG. 54. — Les arbres à rameaux différenciés. Modèle de Massart. — 1 à 3, Quelques étapes de la croissance d'une Myristicacée africaine, *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb., depuis l'apparition des premiers rameaux jusqu'à la floraison. — 4, Plan de l'étage plagiotrope de *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb. — 5, Une des branches de l'étage plagiotrope, chez une Rhizophoracée africaine du genre *Anisophyllea* R.Br. Référence : F. HALLÉ n° 1499, Mayombe, Congo.

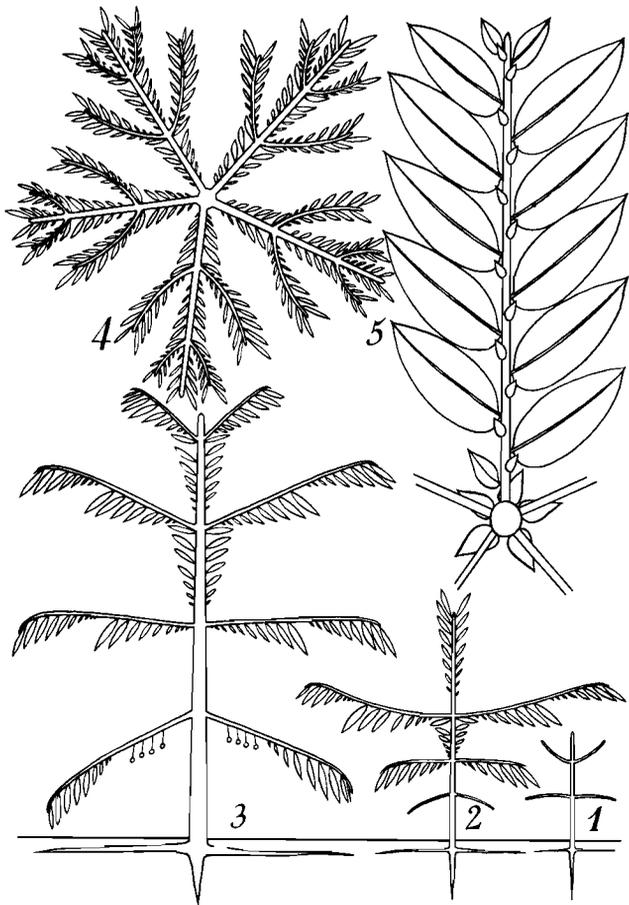




FIG. 55 — *Modèle de Mas-*
sart — Pycnanthus angol-
ensis (Welw.) Warb., My-
risticacées. Adiopodoumé,
Côte d'Ivoire.

typique, rappelant celui des Conifères » (Aubréville, 1959) en fait une des espèces les plus facilement reconnaissables. L'Ilomba atteint une hauteur de 35 mètres, avec un diamètre basal de 1,20 m (Voorhoeve, 1965). Les figures 54.1 à 54.3 schématisent quelques étapes de sa croissance.

L'axe orthotrope est un monopode à croissance rythmique dont les unités morphogénétiques successives ont généralement 50 à 80 cm de longueur. Deux hélices foliaires réalisent, sur cet axe, une phyllotaxie spiralee, d'indice $2/5$ et de pas périodiquement variable.

La nature des méristèmes latéraux portés par le tronc varie périodiquement, en corrélation avec le rythme de croissance du tronc lui-même : des méristèmes en repos, potentiellement orthotropes, alternent ainsi avec des groupes de 4-5 méristèmes à fonctionnement immédiat, édifiant des étages de branches plagiotropes (fig. 54.3 et 55).

On remarque que les dimensions foliaires varient rythmiquement le long de l'axe orthotrope. Les plus petites feuilles sont situées immédiatement au-dessus de l'étage ; puis les dimensions foliaires augmentent progressivement au cours

de l'élaboration du segment orthotrope ; enfin, les plus grandes feuilles formées axillent l'étage, et le cycle recommence.

La figure 54.4 montre, en vue apicale, l'architecture d'un étage. Chaque branche est un monopode à croissance et à ramification rythmiques. La phyllotaxie est distique sur l'ensemble des axes plagiotropes ; les dimensions foliaires varient rythmiquement le long de ces axes, en liaison avec leur rythme de croissance, de la même façon que sur le tronc.

Les feuilles des axes plagiotropes sont nettement plus étroites et plus longues que celles du tronc ; elles sont par ailleurs légèrement dissymétriques à leur base. Le dimorphisme foliaire reste discret, cependant, chez cette espèce.

Suivant leur position, les méristèmes latéraux portés par la branche plagiotrope sont de natures diverses ; les méristèmes axillaires des deux préfeuilles basales, normalement en repos, manifestent leur nature orthotrope lorsqu'on sectionne le tronc au-dessus de l'étage ; les autres méristèmes latéraux portés par la branche sont, soit inflorescentiels, soit de nature plagiotrope, en repos ou actifs suivant la position qu'ils occupent dans l'unité de morphogenèse (fig. 54.3 et 54.4).

Aux extrémités de très grosses branches plagiotropes, au sommet de vieux arbres, on observe parfois des rejets orthotropes typiques. Les mêmes rejets se forment sur des pieds âgés d'une Myristicacée guyanaise d'architecture identique, *Virola surinamensis* (Rol.) Warb.

Chez des jeunes pieds de cette espèce, nous avons pu provoquer expérimentalement le développement d'axes orthotropes sur les branches, et apporter ainsi quelques précisions sur l'origine de ces axes. En sectionnant le tronc immédiatement au-dessus d'un jeune étage en croissance, puis en élaguant, à mesure qu'ils apparaissent, tous les axes orthotropes issus de bourgeons normalement destinés à cette fonction de remplacement, on observe les réactions suivantes :

— l'une des cinq branches de l'étage au-dessus duquel la section a été pratiquée manifeste une croissance privilégiée, en longueur et en épaisseur, jusqu'à atteindre un diamètre sensiblement égal à celui du tronc au niveau de l'étage.

— un axe orthotrope apparaît alors, au niveau de l'un des bourgeons de cette branche plagiotrope, à une certaine distance de sa base. Il est probable que cet axe orthotrope ne provient pas de la différenciation d'un bourgeon plagiotrope, mais plutôt du fonctionnement des méristèmes situés aux aisselles des préfeuilles-écailles de ce bourgeon.

Tout se passe comme si la branche à croissance privilégiée se comportait comme un tronc tombé, émettant des rejets verticaux (voir Richards, 1939).



FIG. 56. — *Modèle de Massart* — *Platonia insignis* Mart., Guttifères; arbre de 25 m de hauteur environ. Ile de Cayenne, Guyane française.

Répartition taxonomique

Gymnospermes :

ABIÉTACÉES :

Abies alba Mill. Sapin. Europe. Debazac, 1966.

Abies pectinata D. C. Sapin pectiné. Europe. Debazac, 1966.

ARAUCARIACÉES :

Agathis lanceolata Warb. Nouvelle-Calédonie. Cultuurtuin, Paramaribo.

Agathis moorei Mast. Pacifique sud.

Araucaria excelsa R. Br. Iles Norfolk.

CÉPHALOTAXACÉES :

Cephalotaxus drupacea Sieb. et Zucc. Japon.

TAXACÉES :

Taxus baccata L. If. Europe, Turquie, Afrique du Nord.

Angiospermes :

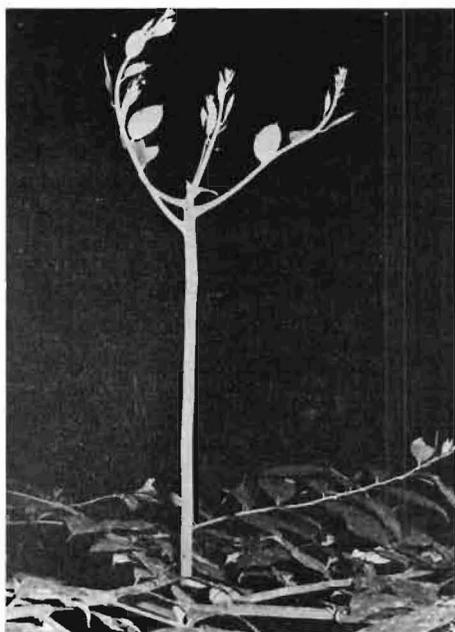
APOCYNACÉES :

Aspidosperma megalocarpon Muell. Arg. Guyane. Oldeman, n° 2481 (P, CAY).

Aspidosperma sp. Guyane. Oldeman n° T-142 (P, CAY).

Lacmellea aculeata (Ducke) Monach. Guyane. Oldeman, n° 2384 (P, CAY).

=====
 FIG. 57. — *Modèle de Massart* — *Ocotea splendens* (Meissn.) Mez, Lauracées; formation d'un nouvel étage plagiotrope. Crique Cacao, Guyane française.



=====
 FIG. 58. — *Modèle de Massart* — *Virola surinamensis* (Rol.) Warb., Miristicacées. Ex-réserve forestière du Matoury, Cayenne, Guyane française.

AQUIFOLIACÉES :

Ilex aquifolium L. Houx. Europe.

BOMBACACÉES :

Ceiba pentandra Gaertn. Fromager. Pantropical. J. B. ORSTOM, Cayenne.

EBÉNACÉES :

Diospyros canaliculata De Wild. Afrique occidentale.

Diospyros conocarpa Gürke et K. Schum. Ebène. Congo. F. Hallé, n° 1532 (P).

Diospyros dichroa Sandwith, Guyane, Brésil. Oldeman, n° 2165 (P, CAY).

Diospyros discolor Willd. Philippines, J. B. ORSTOM, Cayenne.

Diospyros heudelotii Hiern, Afrique occidentale.

Diospyros hoyleana F. White, Afrique tropicale.

Diospyros matherana A.C. Smith, Guyanes. Oldeman, n° 1973 (P, CAY).

Diospyros physocalicina Gürke, Afrique tropicale.

Diospyros sanza-minika A. Chev. Afrique occidentale.

Diospyros sp. Madagascar.

EUPHORBIACÉES :

Martretia quadricornis Beille, Afrique tropicale.

Sapium aucuparium Jacq. La Martinique. Réserve forestière Dumauzé.

GUTTIFÈRES :

Platonia insignis Mart. Pacouri. Amérique tropicale. J. B. ORSTOM, Cayenne. (Fig. 56.)

LAURACÉES :

Ocotea guianensis Aubl. Guyanes. Béna, n° 1039.

Ocotea splendens (Meissn.) Mez, Guyanes. Oldeman, n° 2162 (P, CAY). (Fig. 57.)

LÉCYTHIDACÉES :

Couratari cf. *stellata* A. C. Smith, Guyanes. Oldeman, n° 2124 (P, CAY).

Napoleona leonensis Hutch. et Dalz. Afrique tropicale.

Napoleona vogelii Hook. et Planch. Afrique occidentale.

MYRISTICACÉES :

Coelocaryon oxycarpum Stapf, Afrique tropicale.

Iryanthera hostmannii (Benth.) Warb. Guyane. Oldeman, n° B-431.

Myristica fragrans Houtt. Muscadier. Iles Moluques.

Pycnanthus angolensis (Welw.) Warb. Afrique tropicale. (Fig. 55.)

Pycnanthus dinklagei Warb. Afrique occidentale. (Fig. 59.)

Staudtia gabonensis Warb. Afrique centrale.

Virola melinonii (R. Ben.) A. C. Smith, Yayamadou-Montagne. Guyanes. J. B. ORSTOM, Cayenne.

Virola surinamensis (Rol.) Warb. Yayamadou. Guyanes. (Fig. 58.)

RHIZOPHORACÉES :

Anisophyllea disticha Baill. Malaisie. Kwan-Koriba, 1958.

Anisophyllea sp. Congo. F. Hallé, n° 1499 (P).

RUBIACÉES :

Craterispermum caudatum Hutch. Afrique tropicale.

Randia ruiziana D.C. Guyanes. Oldeman, n° 2407 (P, CAY).

STERCULIACÉES :

Theobroma grandiflora (Willd. ex Spreng.) Schum. Amérique tropicale.

Theobroma microcarpa Mart. Amérique tropicale.

TILIACÉES :

Desplatsia chrysochlamys Mild. et Burret, Afrique occidentale.

Variations

La structure des branches plagiotropes est variable dans le modèle de Massart, comme dans le modèle précédent.

— Des branches sympodiales, formées d'une succession indéfinie de courts éléments, existent chez quelques espèces comme *Diospyros hoyleana* et *Napoleona leonensis*. Dans cette dernière espèce, la croissance sympodiale est imposée par la faible longévité du méristème plagiotrope : à la fin de chaque période de croissance, l'apex du rameau se dessèche et tombe.

— La majorité des espèces présentent des branches monopodiales, ramifiées de façon continue (*Ceiba*) ou rythmique (*Pycnanthus*). Les inflorescences peuvent être portées par les ramifications ultimes, en position terminale (*Ceiba*, *Randia*) ou latérale (*Lacmellea*) ; elles peuvent aussi apparaître sur les parties âgées des axes plagiotropes primaires (*Pycnanthus*). Chez certaines espèces comme *Iryanthera hostmannii* ou ♀ *Diospyros matherana*, les branches sont stériles, et les inflorescences apparaissent sur le tronc.

FIG. 59. — Modèle de Massart —
Pycnanthus dinklagei Warb., My-
risticacées. Adiopodoumé, Côte
d'Ivoire.



D'autres variations architecturales mineures existent d'une espèce à l'autre :

— *Pycnanthus dinklagei* n'est pas un arbre. Les segments orthotropes qui séparent les étages sont grêles et souples, et cette plante prend la forme d'une grande liane ligneuse (fig. 59).

— Un dimorphisme foliaire, lié au dimorphisme des axes végétatifs existe, de façon parfois spectaculaire, chez diverses espèces : *Desplatsia chrysochlamys*, *Theobroma grandiflora*, *Pycnanthus dinklagei*, etc. Les feuilles du tronc sont habituellement symétriques, tandis que celles des branches ont un limbe plus ou moins dissymétrique à sa base.

— Chez beaucoup d'espèces, la phyllotaxie plagiotope n'est pas distique, mais spiralée ; les limbes se développent préférentiellement dans le plan horizontal (*Ocotea*, *Anisophyllea* : fig. 54.5), ou s'y disposent secondairement par torsion des entre-nœuds (*Craterispermum*) ou des pétioles (*Taxus*). Cette dorsiventralité est peut-être liée à la faiblesse de l'éclaircissement dans le sous-bois, où des dispositifs efficaces pour la captation de l'énergie lumineuse constituent des atouts dans la compétition interspécifique.

— La croissance rythmique du tronc peut donner naissance à des unités morphogénétiques courtes (10-30 cm) ; dans ce cas, les étages de branches ne sont pas, à première vue, clairement distincts les uns des autres (*Martretia*, *Craterispermum*, *Pentadesma*, *Platonia*, *Myristica*). Une analyse plus poussée permet cependant de les retrouver dans tous les cas.

MODÈLE DE ROUX

Définition. — Le tronc est un monopode orthotrope, sur lequel les branches sont insérées de façon continue ou diffuse ; la phyllotaxie du tronc est spiralée.

Les branches sont plagiotropes, généralement florifères, à phyllotaxie distique ou tendant vers la phyllotaxie distique ; ces branches ont des structures diverses, sympodiales ou, le plus souvent, monopodiales.

Les fleurs sont portées par les branches plagiotropes, ou par le tronc (cauliflorie). (Schéma : fig. 60.3.)

Ce modèle est manifestement relié au précédent : il en diffère en ce que les méristèmes édificateurs des axes aériens n'ont plus un fonctionnement rythmique, mais un fonctionnement continu, au moins en ce qui concerne l'émission des axes latéraux. Il existe des intermédiaires : chez *Perebea guianensis* Aubl. et *Symphonia globulifera* L. f., les formes de jeunesse présentent une croissance rythmique, et des branches groupées en étages plus ou moins nets ; lorsque la plante atteint 1,5 à 2 mètres de hauteur, sa croissance devient continue. Chez *Perebea guianensis*, le changement de rythme va de pair avec un changement de la forme foliaire.

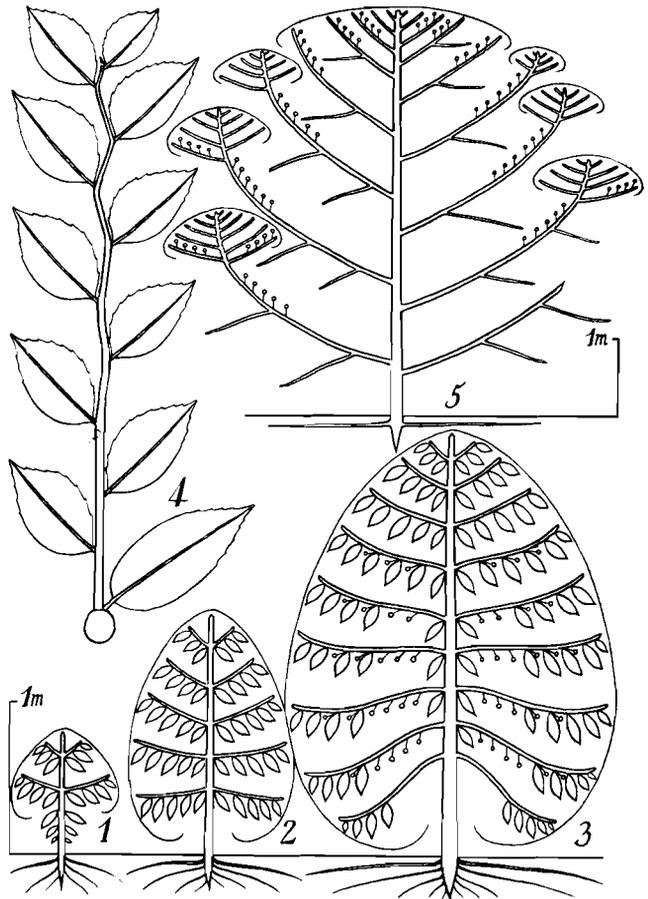
Nous dédions ce modèle à Jacques Roux dont les recherches expérimentales sur des Euphorbiacées herbacées du genre Pantropical *Phyllanthus* (1968) ont fait progresser considérablement notre connaissance de la plagiotropie. Cette différenciation est d'une grande importance dans les régions tropicales, où elle intervient dans l'organisation végétative d'innombrables espèces. L'exemple du Caféier d'Arabie nous servira à concrétiser la définition du modèle de Roux.

*
**

Le Caféier d'Arabie, *Coffea arabica* L. (Rubiacées), est un petit arbre fruitier, disséminé à l'état sauvage dans le sous-bois de la forêt montagnarde du sud-ouest éthiopien, et cultivé dans de nombreux pays tropicaux d'altitude.

Les travaux de Marchand (1864), Cook (1911), Massart (1923), Arndt (1929), Varossieau (1940), Carvalho et ses collaborateurs (1950, 1952), Moens

FIG. 60. — Les arbres à rameaux différenciés. Modèle de Roux. — 1 à 3. Quelques étapes de la croissance du Caféier d'Arabie, *Coffea arabica* L., une Rubiacée originaire d'Afrique orientale; l'arbre adulte atteint 8-10 mètres de hauteur. — 4. La branche plagiotrope d'une Ulmacée d'Afrique occidentale, *Celtis integrifolia* Lam.; les feuilles du tronc sont symétriques, celles des branches sont dissymétriques. — 5, L'architecture du genre *Trema*, Ulmacées; ce schéma vaut pour *Trema orientalis* (L.) Blume d'Afrique tropicale, comme pour *Trema micrantha* Blume, d'Amérique tropicale; noter la réversion spontanée vers l'orthotropie à l'extrémité des branches.



(1963), ont fait connaître l'architecture végétative du genre *Coffea* ; nous en avons résumé les caractéristiques sur les figures 60.1 à 60.3.

Le tronc du Caféier d'Arabie est un axe orthotrope à méristème apical pérennant, portant des feuilles en paires décussées, et prolongé vers le bas par un pivot. Croissant de façon continue tant que les conditions externes restent favorables, le tronc peut atteindre 8 mètres de hauteur, avec une circonférence basale de plus d'un mètre. D'autres espèces atteignent des dimensions plus importantes : dans l'Ouest africain, *Coffea liberica* atteint 20 mètres de hauteur (Hepper et Keay, 1963).

Dans la pratique horticole, les Caféiers sont soumis à la taille ; la décapitation du tronc, fréquemment pratiquée, lève le repos des méristèmes latéraux de la souche, et permet ainsi la croissance d'axes orthotropes supplémentaires, qui pourront être décapités à leur tour. Les Caféiers « à plusieurs tiges » ont une production accrue, tout en conservant des dimensions modestes qui facilitent la récolte.

La ramification, chez le Caféier d'Arabie, n'est pas périodique : après une phase de croissance monocaule qui dure 8 à 10 mois, des branches plagiotropes se développent aux aisselles de chacune des feuilles du tronc.

Ces branches ont un port horizontal caractéristique ; leurs feuilles sont groupées par paires et décussées comme celles du tronc, mais chacune des paires successives se rabat dans le plan horizontal à un stade précoce.

Le Caféier d'Arabie commence à fleurir 12 mois environ après le semis. Les inflorescences sont sur les branches plagiotropes, en position axillaire.

Carvalho, Krug et Mendes (1950) ont montré que la différenciation plagiotrope des branches de *C. arabica* est transmissible par bouturage, et généralement irréversible : la bouture donne naissance à un Caféier prostré.

Répartition taxonomique

Le modèle de Roux est très largement répandu dans les régions tropicales. Il est d'une particulière fréquence dans le sous-bois de la forêt dense humide sempervirente, où il se trouve réalisé par la plupart des familles d'arbres.

Chlamydospermes :

GNÉTACÉES :

Gnetum gnemon L. Asie tropicale. (Fig. 61.)

Angiospermes :

ANNONACÉES :

Cananga odorata Hook. f. et Thoms. Malaisie.

Duguetia cf. *obovata* R. E. Fr. Guyane. Oldeman, n° 2762 (P, CAY).

Guatteria ouregou (Aubl.) Dun. Guyane. Oldeman, n° 2512 (P, CAY).

Pachypodanthium staudtii Engl. et Diels, Afrique tropicale.



FIG. 61. — *Modèle de Roux* — *Gnetum gnemon* L., Gnétacée originaire d'Asie tropicale; jeune plant de 2 m, n'ayant pas encore fleuri; l'arbre adulte atteint une hauteur de 20 m. Jardin Botanique du Centre ORSTOM d'Abidjan, Côte d'Ivoire.

Xylopia aethiopica (Dunal) A. Rich. Afrique tropicale.

Xylopia sp. Guyane.

APOCYNACÉES :

Alyxia ruscifolia R. Br. Australie. Serres du Muséum, Paris.

BOMBACACÉES :

Durio zibethinus Murray, Durian. Malaisie. J. B. Entebbe (Ouganda)

BUXACÉES :

Notobuxus acuminata (Gilg.) Hutch. Afrique tropicale. Roux, 1964-1965 ; Aké Assi, 1963.

CÉLASTRACÉES :

Goupia glabra Aubl. Guyane. Oldeman, n° B-624 (P, CAY).

DIPTÉROCARPACÉES :

Hopea odorata Roxb. Asie tropicale. J. B. ORSTOM, Abidjan.

EUPHORBIACÉES :

Drypetes aylmeri Hutch. et Dalz. Afrique occidentale.

Drypetes chevalieri Beille, Afrique occidentale.

Microdesmis puberula Hook. f. Afrique tropicale. Roux, 1968.

Phyllanthus discoideus (Baill.) Muell. Arg. Afrique tropicale.



FIG. 62. — *Modèle de Roux.*
Vismia angusta Miq., Guttifères.
 Ex-réserve forestière
 du Matoury, Cayenne,
 Guyane française.

FLACOURTIACÉES (incl. SAMYDACÉES) :

Casearia bracteifera Sagot, Guyane. Oldeman, n° 2881 (P, CAY).

Casearia sp. Congo. F. Hallé, n° 1449 (P, CAY).

Homalium molle Stapf, Afrique occidentale.

Hydnocarpus anthelminticus Pierre, Indochine. Mendes, 1950.

Ryania speciosa Vahl, Guyane. Oldeman, n° 2386 (P, CAY).

GENTIANACÉES :

Tachia guianensis Aubl. Guyane. Oldeman, n° 2182 (P, CAY).

GUTTIFÈRES :

Symphonia globulifera L. f. Amérique et Afrique tropicales. Oldeman, n° T-241 (P, CAY).

Vismia angusta Miq. Guyane. (Fig. 62.)

HIPPOCRATÉACÉES :

Cuervea macrophylla (Vahl) Wilczek, Afrique tropicale.

LÉCYTHIDACÉES :

Bertholletia excelsa Humb. et Bonpl. Noyer du Brésil. Brésil, Surinam. J. B. Kisantu (Congo-K.).

LINACÉES :

Aneulophus africanus Penth. Congo.

MONIMIACÉES :

Siparuna guianensis Aubl. Guyane. J. B. ORSTOM, Cayenne.

MORACÉES :

Antiaris welwitschii Engl. Afrique tropicale.

Chlorophora sp. Iroko. Afrique tropicale.

Perebea guianensis Aubl. Guyane. Oldeman, n° 2378 (P, CAY).

OCHNACÉES :

Ouratea affinis Engl. Afrique tropicale.

OCTOKNÉMATAACÉES :

Octoknema borealis Hutch. et Dalz. Afrique tropicale.

OLACACÉES :

Coula edulis Baill. Afrique tropicale.

Heisteria trillesiana Pierre, Congo. F. Hallé, n° 1466 (P).

Strombosia glaucescens Engl. Afrique tropicale.

POLYGONACÉES :

Coccoloba latifolia Lam. Guyane. Oldeman, n° 1108 (P, CAY).

RHAMNACÉES :

Lasiodiscus mildbraedii Engl. Afrique tropicale.

Maesopsis eminii Engl. Afrique tropicale.

RHIZOPHORACÉES :

Cassipourea barteri (Hock. f.) N. E. Br. Afrique tropicale.

Cassipourea nialatou Aubr. et Pellegr. Afrique occidentale.

RUBIACÉES :

Coffea arabica L. Caféier. Ethiopie.

Coffea liberica Bull. ex Hiern, Afrique occidentale.

Colletocema dewevrei (De Wild.) Petit, Congo. F. Hallé, n° 1458 (P).

Monosalpynx guillaumetii N. Hallé, Côte d'Ivoire. N. Hallé, 1968.

Pauridiantha hirtella (Benth.) Bremek. Afrique tropicale.

Tricalysia gossweileri S. Moore, Gabon. N. et F. Hallé, 1965.

SAPOTACÉES :

Chrysophyllum subnudum Bak. Afrique tropicale.

ULMACÉES :

Celtis integrifolia Lam. Afrique occidentale. F. Hallé, n° 1250 (P).

Trema micrantha Blume, Amérique tropicale. Oldeman, n° 1644 (P, CAY).

Trema orientalis (L.) Blume, Afrique tropicale.

Variations

L'éventail taxonomique du modèle de Roux est d'une telle richesse qu'il n'est pas surprenant de constater quelques variations architecturales d'une espèce à l'autre. La structure des branches, l'intensité de leur différenciation plagiotrope au niveau morphologique, et le polymorphisme foliaire lié au polymorphisme des axes, sont les principaux éléments de variation ; nous les examinerons successivement.

— Des branches sympodiales, constituées d'une succession d'éléments à floraison apicale, existent chez certaines espèces (*Vismia angusta*) ; dans la majorité des cas, les branches sont des monopodes, dont les ramifications ultimes portent les inflorescences, en position terminale (*Symphonia*, *Bertholletia*, *Coccoloba*) ou latérale (*Coffea*, *Casearia*, *Phyllanthus*, *Trema*).

— La différenciation morphologique des axes latéraux par rapport au tronc présente divers degrés d'intensité au sein du modèle de Roux.

Dans un premier groupe d'espèces, les méristèmes édificateurs des axes plagiotropes ont une structure radiale, comme le méristème apical du tronc. Branches et tronc présentent alors une même phyllotaxie spiralee, plus ou moins modifiée secondairement sur les branches par des phénomènes d'anisophyllie, ou par des torsions des pétioles et des entre-nœuds (*Notobuxus acuminata*, *Coffea arabica*, *Octoknema borealis*, *Cassipourea barteri*, *Symphonia globulifera*, etc.). Massart (1923) a décrit en détail ces différents modes d'acquisition de la dorsiventralité.

Dans un deuxième groupe d'espèces, plus important que le précédent, les méristèmes plagiotropes ont acquis une structure bilatérale qui les différencie profondément du méristème apical du tronc, resté radial. La phyllotaxie distique des branches contraste alors avec la phyllotaxie spiralee du tronc (*Coula edulis*, *Heisteria trilesiana*, *Pachypodanthium staudtii*, *Bertholletia excelsa*, *Microdesmis puberula*, *Goupia glabra*, etc.).

La figure 60.5 présente un cas particulier intéressant, celui des Ulmacées pantropicales du genre *Trema* Lour. Chez *Trema orientalis* et *Trema micrantha*, les branches jeunes présentent une croissance horizontale et une phyllotaxie distique ; lorsqu'elles dépassent une certaine longueur, leur extrémité se redresse, acquiert une phyllotaxie spiralee, et émet des rameaux plagiotropes typiques ; il y a réversion spontanée vers l'orthotropie.

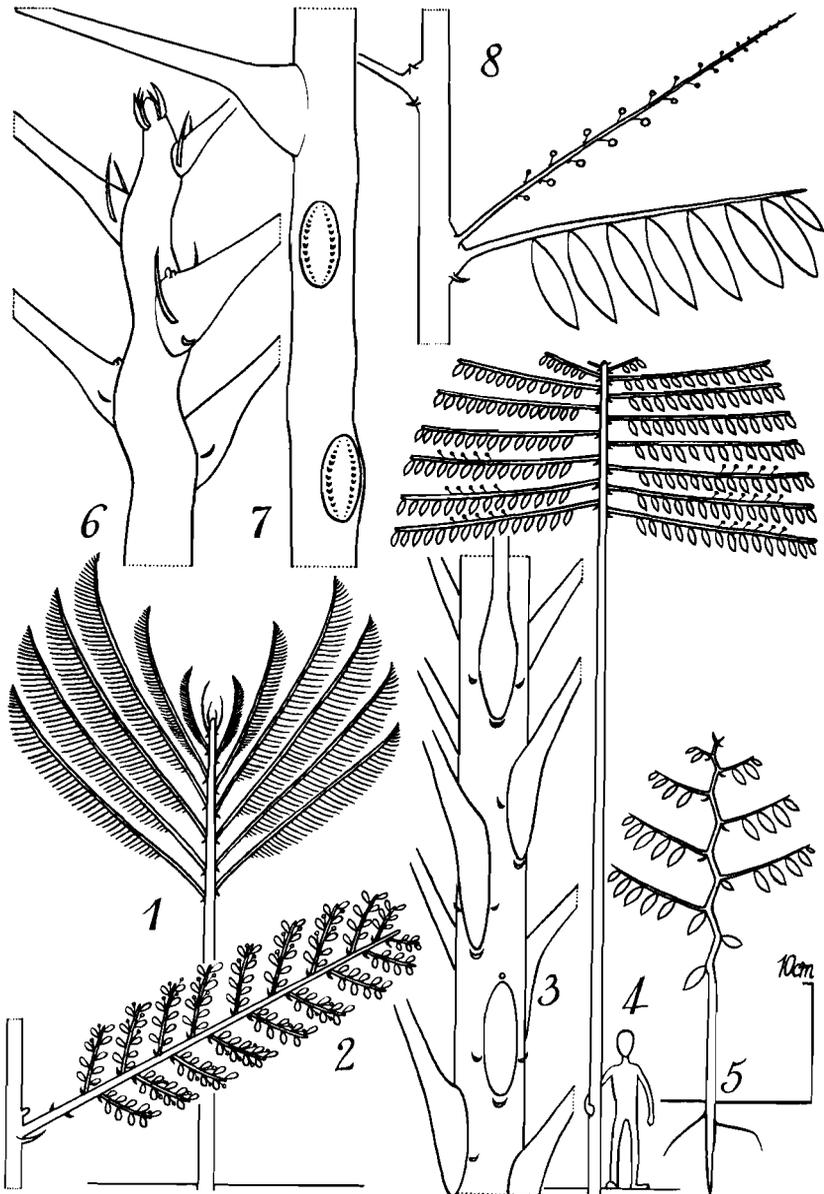
Enfin, la différenciation morphologique de l'axe plagiotrope atteint sa plus

FIG. 63. — Les arbres à rameaux différenciés — Modèle de Cook. — 1 à 3, Une Euphorbiacée antillaise, *Phyllanthus mimosoides* Sw. — 1, La plante, d'une hauteur de 2-3 m, a la physionomie d'une Fougère arborescente. — 2, Le rameau phyllomorphique (imité de ROUX, 1968). — 3, La base du rameau phyllomorphique est entourée de la feuille axillante, des stipules de cette feuille, et d'un bourgeon sérial inhibé ; Sofaïa, la Guadeloupe. — 4, Une Flacourtiacée des Guyanes, *Ryania speciosa* Vahl var. *bicolor* D.C. — 5, Chez la jeune plante, l'apparition des rameaux phyllomorphiques coïncide avec la perte, par le tronc, des fonctions de photosynthèse. — 6, Sommet du tronc ; noter la précoce caducité des feuilles ; OLDEMAN, n° 2149, crique Matarony, Guyane. — 7, Le tronc d'une Monimiacée centrafricaine, *Glossocalyx longicuspis* Benth., montrant les cicatrices d'abscission des rameaux phyllomorphiques ; N. HALLÉ, n° 2182, Abanga, Gabon. — 8, Chez une Pandacée africaine, *Panda oleosa* Pierre, l'inflorescence est distincte du rameau phyllomorphique.

grande intensité lorsque cet axe acquiert des caractères de feuilles. C'est la définition même du modèle de Cook, qui sera décrit plus loin (p. 110).

— Une variabilité comparable, d'ailleurs liée à la précédente, existe dans les formes foliaires :

Certaines espèces ont des feuilles de formes identiques sur les deux types d'axes. C'est le cas, par exemple, du Caféier d'Arabie.



Chez de très nombreuses espèces, les feuilles du tronc sont symétriques, tandis que celles des branches ont un limbe plus ou moins dissymétrique à sa base. Tel est le cas, par exemple, de *Celtis integrifolia* (fig. 60.4).

Chez un certain nombre d'espèces, les feuilles du tronc sont plus petites que celles des branches ; ces dernières tendent à assurer une part de plus en plus importante de la photosynthèse globale (*Notobuxus acuminata*, *Goupia glabra*, *Microdesmis puberula*, *Phyllanthus discoïdeus*, etc.). Cette tendance s'accroît encore plus dans le modèle de Cook, où il devient fréquent que les feuilles du tronc, bloquées dans leur ontogenèse à un stade précoce, n'aient plus aucune part à la photosynthèse.

MODÈLE DE COOK

Définition. — Le tronc est un monopode orthotrope, à phyllotaxie spiralée, sur lequel les branches sont insérées de façon continue.

Les axes latéraux présentent, tant dans leur physiologie que dans leur morphologie, de nombreux caractères de feuilles (dorsiventralité, croissance limitée, caducité, etc.).

Les fleurs sont en position variable, portées par les axes latéraux ou par le tronc. (Schéma : fig. 63.1 et 63.4.)

Ce modèle diffère du précédent par la différenciation plagiotrope beaucoup plus poussée de ses axes latéraux ; ces derniers acquièrent des caractères foliaires parfois très accusés ; nous avons proposé (F. Hallé, 1967) de les nommer : rameaux phyllomorphiques.

Nous dédions ce modèle à O. F. Cook, auteur d'une étude botanique et agronomique de la Moracée américaine *Castilloa elastica* Cerv. Cet arbre est remarquable par ses rameaux latéraux mimant de grandes feuilles composées pennées, rapidement caducs par le fonctionnement d'une zone d'abscission basale (Cook, 1903, 1911).

Plus récemment, l'architecture et la dynamique de croissance de deux autres arbres à rameaux phyllomorphiques ont fait l'objet d'une analyse : la Rubiacée africaine *Schumanniohyton magnificum* (K. Schum.) Harms (F. Hallé, 1967), et l'Euphorbiacée américaine *Phyllanthus mimosoides* Sw. (Roux, 1968).

Répartition taxonomique

ANNONACÉES :

Drepananthus sp. Malaisie. Corner, 1949.

DICHAPÉTALACÉES :

Tapura guianensis Aubl. Guyanes. Oldeman, n° 2972 (P, CAY).

EUPHORBIACÉES :

Cicca acida Merrill, Malaisie. Corner, 1952.

FIG. 64. — *Modèle de Cook* — *Phyllanthus mimosoïdes* Sw., Euphorbiacées ; la base des rameaux phyllomorphiques. Sofaïa, La Guadeloupe.



Emblica officinalis Gaertn. Asie tropicale.

Glochidion laevigatum Hook. f. Malaisie. Corner, 1952.

Phyllanthus mimosoïdes Sw. La Guadeloupe. Roux, 1968. (Fig. 64.)

Phyllanthus muellerianus (O. Ktze) Exell, Afrique occidentale. Roux, 1968.

FLACOURTIACÉES :

Homalium sp. Côte d'Ivoire.

Ryania speciosa Vahl var. *bicolor* D.C. Guyanes. Oldeman, n° 2149 (P, CAY).

MONIMIACÉES :

Glossocalyx longicuspis Benth. Gabon. N. Hallé. n° 3810 (P) ; N. et F. Hallé. 1965.

MORACÉES :

Castilloa elastica Cerv. Amérique centrale. Cook, 1933, 1911.

PANDACÉES :

Panda oleosa Pierre, Afrique tropicale.

PASSIFLORACÉES :

Androsiphonia adenostegia Stapf, Côte d'Ivoire.

Barteria fistulosa Masters, Afrique centrale.

Paropsia sp. Congo.

Smeathmannia pubescens Soland. Afrique occidentale.

RUBIACÉES :

Canthium glabriflorum Hiern, Afrique tropicale. (Fig. 65.)

Pauridiantha callicarpoïdes (Hiern) Bremek. Gabon. N. et F. Hallé, 1965.

Pouchetia aff. *africana* A. Rich. Afrique tropicale. N. et F. Hallé, 1965.

Schumanniphyton magnificum ⁽¹⁾ (K. Schum.) Harms, Afrique centrale. F. Hallé, 1967.

(1) Cette dernière espèce pourrait aussi être rapprochée du modèle de Petit, mais le sympode plagiotope caractéristique de ce modèle s'y trouve réduit à un article unique, mimant une feuille trifoliée.



FIG. 65. — *Modèle de Cook* — *Canthium glabriflorum* Hiern, Rubiacées.
Azaguié, Côte d'Ivoire.

L'étude morphologique comparée de ces différentes espèces permet de préciser la définition du modèle de Cook.

— Chez les espèces, citées ci-dessus, des genres *Cicca*, *Glochidion*, *Phyllanthus* (Roux, 1968), *Ryania*, *Barteria* et *Panda*, l'axe orthotrope ne porte de feuilles assimilatrices qu'au stade plantule, antérieurement à toute ramification. L'apparition des rameaux coïncide, à peu près, avec la disparition des feuilles assimilatrices du tronc. Les rameaux sont axillés par des écailles, parfois des épines ; le tronc a alors perdu toute fonction assimilatrice au profit des rameaux phylломorphiques (fig. 63.4 et 63.5).

— Les rameaux phylломorphiques semblent avoir, avec la densité phyllo-taxique, les mêmes liens qu'avaient les grandes feuilles complexes du modèle de Corner (voir p. 14) puisqu'en dépit des dimensions foliaires réduites, le tronc garde des entre-nœuds courts. Ceci donne aux arbres du modèle de Cook une physionomie très proche de celle des arbres monocaules (N. et F. Hallé, 1965).

— Le rameau phylломorphique présente une nette dorsiventralité, une croissance limitée par l'épuisement de son méristème apical, une tendance au

faible développement des formations secondaires, qui sont parfois totalement absentes. Les possibilités morphogénétiques sont modestes : chez *Panda oleosa*, *Castilloa elastica*, *Schumanniohyton magnificum*, sectionner l'apex du rameau en croissance active n'entraîne aucun développement axillaire, et le rameau reste tronqué. Roux (1968) signale que les feuilles du rameau phyllomorphique, chez *Phyllanthus muellerianus*, ont des aisselles « généralement vides ».

Le bouturage et le marcottage du rameau phyllomorphique sont apparemment impossibles chez *Castilloa elastica* (Cook, 1903, 1911) et *Schumanniohyton magnificum* (F. Hallé, 1967). Par contre, cette expérience a été effectuée avec succès par J. Roux (1968) chez quelques espèces herbacées du genre *Phyllanthus* ; les résultats diffèrent d'une espèce à l'autre : chez *P. niruroïdes* Muell. Arg., la mise en bouture du rameau prolonge son activité apicale, la différenciation plagiotrope se trouvant indéfiniment conservée ; chez *P. urinaria* L., la durée du fonctionnement du méristème plagiotrope semble génétiquement fixée et elle n'est pas prolongée par le bouturage. « Sur ce point — conclut l'auteur — les ramules de *P. urinaria* L. se comportent comme des feuilles. »

— Chez *Phyllanthus mimosoides*, *Ryania speciosa* var. *bicolor*, *Glossocalyx longicuspis*, *Castilloa elastica*, *Schumanniohyton magnificum*, les rameaux phyllomorphiques sont caducs, par le fonctionnement d'une zone d'abscission basale, semblable à celle d'une feuille. Toutefois, contrairement à la cicatrice foliaire, la cicatrice raméale est fréquemment étirée suivant le sens de l'allongement du tronc (fig. 63.3 et 63.7).

— Enfin, dans deux cas au moins, *Panda oleosa* et *Phyllanthus muellerianus*, tout se passe comme si la fonction sexuelle tendait à être éliminée de la structure phyllomorphique, particulièrement spécialisée dans ces deux espèces. L'inflorescence est distincte du rameau, et semble axillée par lui (fig. 63.8).

Distinguer le rameau phyllomorphique d'une vraie feuille est rendu plus délicat encore par le fait que la forêt dense tropicale humide, d'où sont originaires tous les arbres du modèle de Cook, présente aussi des exemples de feuilles véritables ayant conservé des caractères de rameaux.

— *Aporrhiza talboti* Bak. (Sapindacées) présente des folioles insérées en spirale sur le rachis foliaire, « comme les feuilles sur un axe » (Emberger, 1960).

— Chez diverses espèces du genre *Aglaia* Lour. (Méliacées), les feuilles présentent une croissance indéfinie, assurée par un bourgeon apical qui produit de nouvelles folioles pendant plusieurs années, tandis que les folioles de la base meurent et tombent. Ces feuilles d'*Aglaia* atteignent 6 mètres de longueur (Sinia, 1938 ; Corner, 1954).

— Chez *Chisocheton spicatus* Hiern (Méliacées), le bourgeon apical de la feuille présente un fonctionnement synchrone avec le fonctionnement apical du tronc (Corner, 1964).

— Chez *Guarea rhopalocarpa* Radlk. (Méliacées), le rachis possède un cambium fonctionnel, qui édifie des anneaux de croissance annuels (Skutch, 1946).

— *Carapa procera* D.C. (Méliacées) a des feuilles dépourvues de zone d'abscission basale ; le rachis se couvre de liège à sa base, et persiste sur le tronc après la chute des folioles.

Chez *Phyllobotryum soyauxianum* Baill. (Flacourtiacées), les inflorescences apparaissent sur la face supérieure de la feuille, disséminées le long de la nervure médiane (Menninger, 1967). Chez *Tapura guianensis* Aubl. (Dichapétalacées), arbre du modèle de Cook, les inflorescences sont situées au sommet du pétiole : nous trouvons donc un caractère de rameau chez une feuille portée par un rameau phylломorphique.

En définitive, le meilleur critère de distinction entre la feuille et le rameau semble être la présence d'une feuille axillante, toujours décelable dans le cas du rameau phylломorphique, même si elle est très petite ou caduque.

*

**

Les quinze modèles d'arbres à rameaux différenciés peuvent être groupés en un tableau synoptique (p. 115).

C. — AXES VÉGÉTATIFS À STRUCTURE MIXTE

Définition. — Les arbres du groupe précédent présentaient une différenciation, morphologique ou fonctionnelle, entre leurs axes aériens : les uns étaient des troncs ou des éléments de tronc, les autres étaient des branches ou des éléments de branches.

Dans ce troisième et dernier groupe d'arbres ramifiés, la croissance en hauteur se fait par juxtaposition indéfinie d'axes tous équivalents, mais dont la structure est mixte. Très schématiquement, chacun des axes élémentaires présente une partie basale verticale, à rôle de tronc, et une partie distale horizontale, à rôle de branche, séparées par une courbure de rayon variable, à rôle de sommet.

La notion de croissance en hauteur est subordonnée à la notion de « sommet », site privilégié où se trouve condensé l'essentiel de l'effort morphogénétique d'orientation ascendante. Chez les arbres à rameaux différenciés, le sommet est le méristème édificateur du tronc ; dans le groupe architectural défini ici, les méristèmes édificateurs d'axes sont tous destinés, plus ou moins précocement, à édifier des branches horizontales ; ils ne peuvent donc pas constituer de façon durable le sommet.

ARBRES à RAMEAUX VÉGÉTATIFS DIFFÉRENCIÉS

Branches plagiotropes	{ Plagiotropie par apposition Phyllotaxie générale- ment spiralée	{ Inflorescences terminales	{ Tronc à croissance <i>rythmique</i>	{ Tronc sympode	{ KWAN-KORIBA et PRÉVOST
		{ Inflorescences latérales	{ Tronc à croissance <i>rythmique</i>	{ Tronc monopode	{ AUBRÉVILLE
		{ Branches monopodes ou sympodes Phyllotaxie généralement distique	{ Tronc à croissance <i>rythmique</i>	{ Tronc sympode	{ NOZERAN
Branches orthotropes	{ Branches monopodes à inflorescences terminales	{ Tronc à croissance <i>rythmique</i>	{ Tronc sympode	{ NOZERAN	
					{ Tronc à croissance <i>continue</i>
	{ Branches monopodes à inflorescences latérales	{ Tronc à croissance <i>rythmique</i>	{ Tronc sympode	{ NOZERAN	
					{ Tronc à croissance <i>continue</i>

Dans ce groupe, le véritable sommet de l'arbre est la courbure de l'axe élémentaire le plus élevé ; en effet, au niveau de cette courbure va être émis le nouvel axe qui assurera, pour un temps, la croissance en hauteur. Les arbres de ce groupe ne possèdent donc pas un sommet pérennant, mais une succession indéfinie de sommets temporaires.

La structure mixte des axes élémentaires peut être acquise par diverses voies, dont chacune caractérise un modèle architectural différent.

— L'orientation horizontale de la partie distale peut être due à la pesanteur, les tissus de soutien ne suffisant plus à assurer la rigidité de l'axe lorsque ce dernier dépasse une certaine longueur. Dans ce cas, la morphologie de la partie distale n'est pas profondément différente de celle de la partie basale (modèle de Champagnat).

— Chez d'autres espèces, le méristème apical de l'axe, après avoir édifié la partie basale verticale, se différencie lui-même dans le sens plagiotrope et édifie, dès lors, une partie distale horizontale. Les différences morphologiques sont profondes entre la base de l'axe et son sommet (modèle de Mangenot).

— Dans un dernier groupe d'espèces, la différenciation plagiotrope atteint le méristème apical de l'axe dès son origine, ou à un stade très précoce. L'axe est alors plagiotrope sur toute sa longueur, ou presque toute sa longueur : un court segment basal orthotrope persiste, chez certaines espèces, et à certains stades de l'ontogenèse. Les parties jeunes, feuillées, sont toujours horizontales ; le redressement de la partie basale est un phénomène secondaire, subordonné à la défoliation (modèle de Troll).

Ces trois modèles sont liés par une tendance commune à l'élimination de la phase orthotrope.

La disparition de l'orthotropie se préparait déjà dans le groupe précédent, où nous avons vu le tronc perdre successivement ses fonctions reproductrices (à partir du modèle de Fagerlind), puis ses fonctions assimilatrices (à partir du modèle de Roux). La disparition de la rigidité anatomique et de la phyllotaxie spiralée est dans la même ligne évolutive ; dorénavant, se trouvera sélectionnée toute modification génétique tendant à abréger une phase devenue biologiquement inutile, jusqu'à sa complète disparition.

La perte de l'orthotropie n'entraîne pas la disparition du tronc ; les arbres de ce dernier groupe architectural présentent bien entendu un tronc, comme tous les arbres.

Ce tronc est cependant, par nature, très différent de ce qu'il était chez les arbres monocaules ou chez les arbres à rameaux différenciés ; il a une origine complexe, indistinguable de celle des branches, confondue souvent avec une simple modification secondaire de ces branches elles-mêmes, ce qui ne l'empêche pas d'atteindre parfois des dimensions majestueuses (*Parinari*, *Piptadeniastrum*, *Fagus*).

MODÈLE DE CHAMPAGNAT

Définition. — La croissance en hauteur se fait par juxtaposition indéfinie d'axes végétatifs à structure mixte.

L'orientation horizontale de la partie distale de chacun de ces axes est due à la pesanteur, les tissus de soutien ne suffisant plus à assurer la rigidité de l'ensemble.

— Il en résulte que la partie basale et la partie distale de l'axe sont morphologiquement identiques l'une à l'autre ; si des différences apparaissent, elles seront secondaires et de peu d'ampleur ; la phyllotaxie est généralement spiralée sur l'ensemble des axes.

— Il en résulte également que la partie distale de l'axe est séparée de la partie basale par une courbe à très grand rayon, ce qui est favorable à l'émission de nombreux axes de relais à partir de cette zone ; à l'extrême, l'axe est uniformément courbé sur toute sa longueur, ce qui estompe la notion de sommet et favorise la réalisation de types biologiques évolués, arbustes et buissons. (Schéma : fig. 66.6 et 66.8.)

Ce modèle ne présente que des axes orthotropes et, parmi les modèles précédents, il est proche de ceux qui, comme lui, ne comportent que des axes orthotropes : par exemple le modèle de Corner, le modèle de Leeuwenberg et le modèle de Rauh. Il en dérive par diminution de l'épaisseur des tissus primaires, par réduction de l'activité cambiale et, d'une façon générale, par diminution de l'efficacité des tissus de soutien.

Ce modèle correspond à l'architecture de divers végétaux ligneux européens, tels que *Sambucus*, *Rosa*, *Rubus* ; aussi le dédions-nous à Paul Champagnat, spécialiste incontesté de la morphogenèse des végétaux ligneux d'Europe (1947, 1949, 1954, 1965a).

*
* *

Une Flacourtiacée rare des Guyanes, *Carpotroche longifolium* (Poepp. et Endl.) Benth., nous servira d'exemple, pour concrétiser la définition du modèle de Champagnat. Cet arbuste atteint une hauteur de 4 mètres, et forme des peuplements denses en sous-bois. Les figures 66.3 à 66.6 schématisent quelques étapes de sa croissance.

L'axe épicotyle est orthotrope, à croissance continue et à phyllotaxie spiralée ; seules ses parties supérieures sont feuillées. La plantule reste monocaule jusqu'à une hauteur de 1 à 1,5 m (fig. 66.3). Puis l'axe épicotyle commence à se ployer suivant une courbe à très grand rayon.

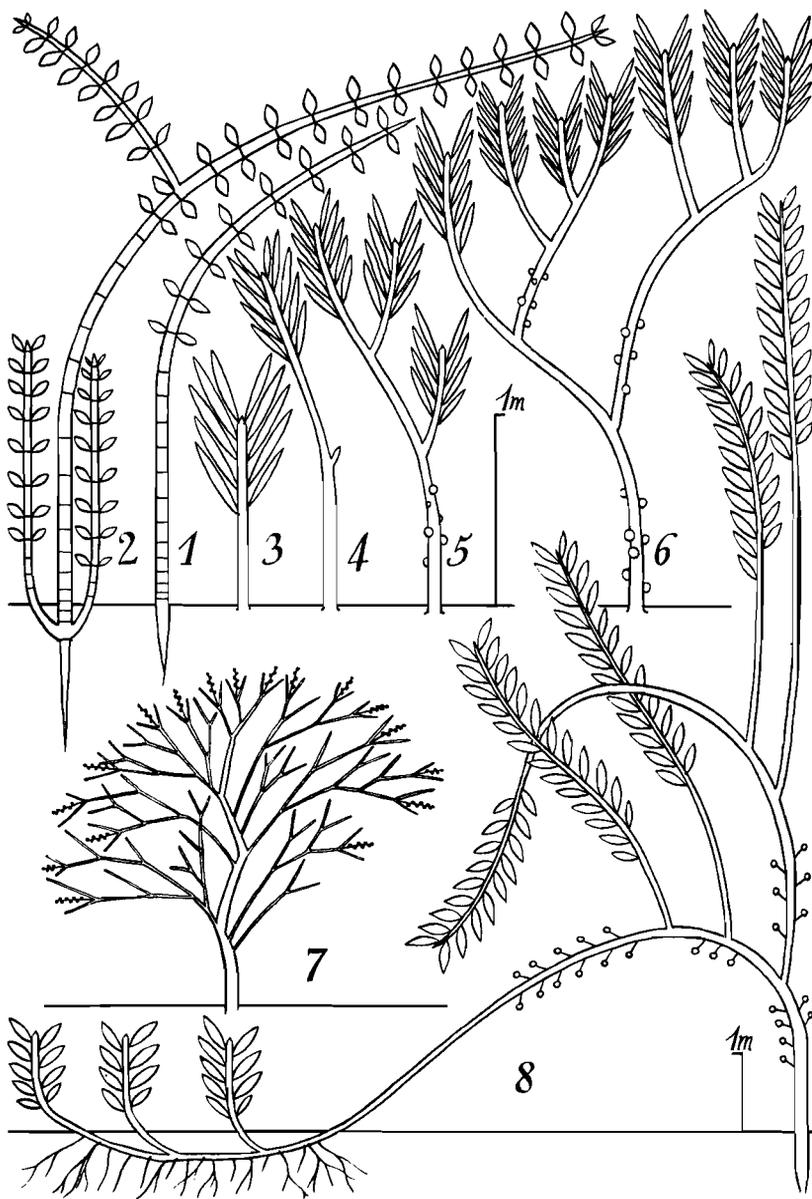


FIG. 66. — Axes végétatifs à structure mixte. Modèle de Champagnat. — 1 et 2, Mode de croissance d'une Acanthacée arbustive d'Afrique occidentale, *Thunbergia erecta* (Benth.) T. Anders. (imité de Prévost, 1965). — 3 à 6, Quelques étapes de la croissance d'une Flacourtiacée guyanaise, *Carpotroche longifolium* (Poepp. et Endl.) Benth. Référence : OLDEMAN n° T-99, Guyane française. — 7, Architecture d'une Boraginacée américaine, *Cordia macrostachya* (Jacq.) Roem. et Sch.; cette espèce constitue un intermédiaire entre le modèle de Leeuwenberg et le modèle de Champagnat. — 8, Architecture d'une Sterculiacée africaine, *Scaphopetalum amoenum* A. Chev.; l'axe primaire s'affaisse et s'enracine; par marcottage naturel, cet arbuste forme des clones denses, en sous-bois; Grabo, Côte d'Ivoire.

Au niveau de la courbe apparaissent plusieurs axes latéraux, morphologiquement équivalents à l'axe épicotyle (fig. 66.4 et 66.5). Lorsqu'ils auront dépassé une certaine longueur, ces axes latéraux vont s'affaisser à leur tour, et se ramifier à partir de leur zone de courbure (fig. 66.6).

Les axes successifs ont un diamètre primaire peu important, relativement à leur longueur, et une activité cambiale faible, ce qui explique leur affaissement régulier ; cependant, l'orientation verticale de toutes les extrémités en croissance (fig. 66.6) témoigne du maintien de l'orthotropie : il n'existe aucune différence morphologique entre le sommet de l'axe et sa base.

La floraison intervient après la première ramification ; les inflorescences se situent sur les parties défeuillées des axes, de préférence vers leurs bases (fig. 66.5 et 66.6).

Un pied adulte de *Carpotroche longifolium* est donc constitué d'un ensemble d'axes orthotropes à fonctionnement apical indéfini, et à floraison latérale, comparables à l'axe unique du modèle de Corner, ou aux branches du modèle de Rauh. Il est intéressant de rappeler que ces deux modèles sont réalisés chez les Flacourtiacées.

Répartition taxonomique

ACANTHACÉES :

Thunbergia erecta (Benth.) T. Anders. Afrique occidentale. Prévost, 1965.

APOCYNACÉES :

Lochnera rosea (L.) Reichenb. f. Pervenche de Madagascar. Pantropical.

BIGNONIACÉES :

Crescentia cujete L. Calebassier. Amérique tropicale.

BORAGINACÉES :

Cordia macrostachya (Jacq.) Roem. et Sch. Pantropical.

CAPRIFOLIACÉES :

Sambucus nigra L. Sureau. Europe, Asie. Champagnat, 1954.

EUPHORBIACÉES :

Alchornea cordifolia (Schum. et Thonn.) Muell. Arg. Afrique tropicale. Prévost, 1965.

FLACOURTIACÉES :

Carpotroche longifolium (Poepp. et Endl.) Benth. Guyanes. Oldeman, n° T-99 (P, CAY).

GESNÉRIACÉES :

Alloplectus coccineus (Aubl.) Mart. ex G. Don. Guyanes, Brésil. Oldeman, n° 2814 (P, CAY).

LABIÉES :

Orthosiphon grandiflorus Bold. Asie du Sud-Est. J. B. ORSTOM, Cayenne.

LÉGUMINEUSES-CÉSALPINIÉES :

Caesalpinia pulcherrima (L.) Swartz, Orgueil de Chine. Pantropical.

Cassia chrysocarpa Desv. Guyanes, Brésil. Oldeman, n° B-1249 (P, CAY).

LÉGUMINEUSES-PAPILIONACÉES :

Andira inermis (Sw.) H. B. K. Saint-Martin rouge. Amérique tropicale et Afrique occidentale. J. B. ORSTOM, Cayenne.

Andira surinamensis Splitg. Saint-Martin. Guyanes. J. B. ORSTOM, Cayenne.

LYTHRACÉES :

Lagerstroemia indica L. Chine.

MÉLIACÉES :

Guarea guara (Jacq.) P. Wilson, Amérique tropicale. J. B. ORSTOM, Cayenne.

Turraea heterophylla Sm. Afrique occidentale.

MÉNISPERMACÉES :

Abuta cf. *concolor* Poepp. et Endl. Amérique tropicale. Oldeman, n° 2766 (P, CAY).

MYRTACÉES :

Psidium guajava L. Goyavier. Amérique tropicale. Prévost, 1965.

NYCTAGINACÉES :

Bougainvillea spectabilis Willd. Bougainvillier. Brésil.

Bougainvillea glabra Choisy, Bougainvillier. Brésil.

ROSACÉES :

Rosa canina L. Eglantine. Europe. Champagnat, 1954.

Rubus idaeus L. Framboisier. Europe.

Rubus saxatilis L. Ronce. Europe.

RUBIACÉES :

Nauclea latifolia Sm. Afrique tropicale.

STERCULIACÉES :

Scaphopetalum amoenum A. Chev. Afrique tropicale.

Variations

Elles portent sur le type biologique, et sur des différences morphologiques éventuelles entre la base et le sommet de l'axe végétatif à structure mixte.

Le type biologique dépend du degré de rigidité des axes, et du niveau où s'effectue leur courbure. Les espèces qui s'affaissent près du sol sont des buissons ou des arbustes (*Thunbergia erecta*, *Carpotroche longifolium*, *Abuta concolor*, *Psidium guajava*) ; on constate, au moins chez certaines d'entre elles, une tendance à l'émission de rejets vigoureux à partir de la souche. Les espèces qui se courbent à une plus grande hauteur sont des arbres, petits ou moyens (*Crescentia*, *Guarea*, *Lagerstroemia*, *Andira*). Enfin, il existe des espèces sarmenteuses, chez lesquelles la courbure peut être déterminée par la présence de points d'appui ; on trouve fréquemment chez ces espèces, selon les conditions écologiques, tous les intermédiaires entre arbuste et liane (*Alchornea floribunda*, *Bougainvillea spectabilis*). Chez la Gesnériacée *Alloplectus coccineus*, on trouve des individus sous-arbustifs, buissonnants, lianescents, rampants et même épiphytes (Leeuwenberg, 1958).

Dans la majorité des espèces relevant du modèle de Champagnat, on ne constate aucune différence morphologique entre la base et le sommet de l'axe

végétatif à structure mixte (*Carpotroche longifolium*, *Alchornea floribunda*, *Crescentia cujete*) ; mais quelques espèces montrent des tendances vers une différenciation plagiotrope de la partie distale de l'axe, qui se marque par un développement inégal des feuilles, ou par des torsions d'entre-nœuds rabattant les limbes dans le plan horizontal (*Thunbergia*, *Lagerstroemia*, *Psidium*). Les ramifications ultérieures sont morphologiquement conformes au secteur d'axe où elles prennent naissance : elles sont orthotropes si elles sont émises par la base de l'axe mixte, elles sont plagiotropes sur toute leur longueur si elles sont émises par sa partie distale.

MODÈLE DE MANGENOT

Définition. — La croissance en hauteur se fait par juxtaposition indéfinie d'axes végétatifs à structure mixte.

Le méristème apical de chacun de ces axes, après avoir édifié une partie basale verticale, se différencie dans le sens plagiotrope et édifie, dès lors, une partie distale horizontale.

Il en résulte que des différences morphologiques profondes existent entre la partie basale et la partie distale de l'axe ; la phyllotaxie est généralement spiralée sur le segment basal, et distique sur le segment distal.



FIG. 67. — *Modèle de Mangenot* —
Dicranolepis persei Cummins, Thymé-
léacées. Adiopodoumé, Côte d'Ivoire.

La différenciation plagiotrope étant un phénomène plus brusque qu'un affaissement, la partie distale de l'axe se trouve séparée de la partie basale par une courbe dont le rayon est plus court que dans le modèle précédent. A l'extrême, cette courbe devenant abrupte, le sommet devient ponctuel et ne peut émettre qu'un seul relais. (Schéma : fig. 68.3.)

Ce modèle est proche du précédent ; il n'en diffère que par la plagiotropie intense du segment distal de chacun des axes élémentaires.

Le modèle de Mangenot est également très proche des modèles à tronc orthotrope et à branches plagiotropes (modèles de Massart et de Roux notamment). Il en dérive par différenciation du méristème primaire ; la plagiotropie est alors exprimée par ce méristème lui-même, et non plus seulement par les méristèmes latéraux qui dérivent de son fonctionnement.

Nous dédions à Georges Mangenot ce modèle architectural dont il est l'inventeur (1965), et nous empruntons l'essentiel de ce qui suit à la description, donnée par cet auteur, de la Thyméléacée africaine, *Dicranolepis persei* Cummins.

*
**

Dicranolepis persei Cummins est un arbrisseau atteignant deux mètres de hauteur, disséminé dans les forêts d'Afrique occidentale où il constitue, par ses multiples fleurs d'un blanc pur, très odorantes, un des plus charmants ornements des sous-bois. Les figures 68.1 à 68.3 schématisent quelques étapes de la croissance de cette plante à partir de la graine (fig. 67).

A la germination (fig. 68.1), un axe orthotrope à croissance rapide est élaboré à partir des réserves séminales. Il porte des feuilles réduites, sans fonction assimilatrice, insérées en spirale. Lorsque sont épuisées les réserves d'origine maternelle, et que la plante doit vivre en autotrophie, l'axe primaire prend brusquement une orientation horizontale. Son méristème apical acquiert une structure bilatérale et élabore des feuilles distiques, largement développées, utilisant de façon optimale la lumière du sous-bois (fig. 68.2).

Chez l'adulte, « la tige principale érigée, épaisse au collet de 2,5 à 3 cm, est un sympode dont chaque article (environ 8 articles pour une plante de 1 m) croît d'abord verticalement, puis s'infléchit par une courbe à grand rayon, en une branche horizontale, légèrement décombante, longue de 1 m à 1,20 m environ ; un bourgeon axillaire, situé au sommet de la partie droite de l'article, assure le relais de l'allongement, formant un nouvel article, d'abord érigé et continuant ainsi la tige principale, puis horizontal, retombant » (Mangenot, 1965).

Chacun des segments horizontaux présente une structure sympode, contrairement à l'opinion de Aymonin (1966) ; en effet, chaque période de croissance se termine par l'abscission du bourgeon apical de la branche. C'est là un phénomène bien connu chez les arbres des hautes latitudes, et comparable à l'abscission foliaire (voir Tison, 1905 ; Garrison et Wetmore, 1961 ; Millington,

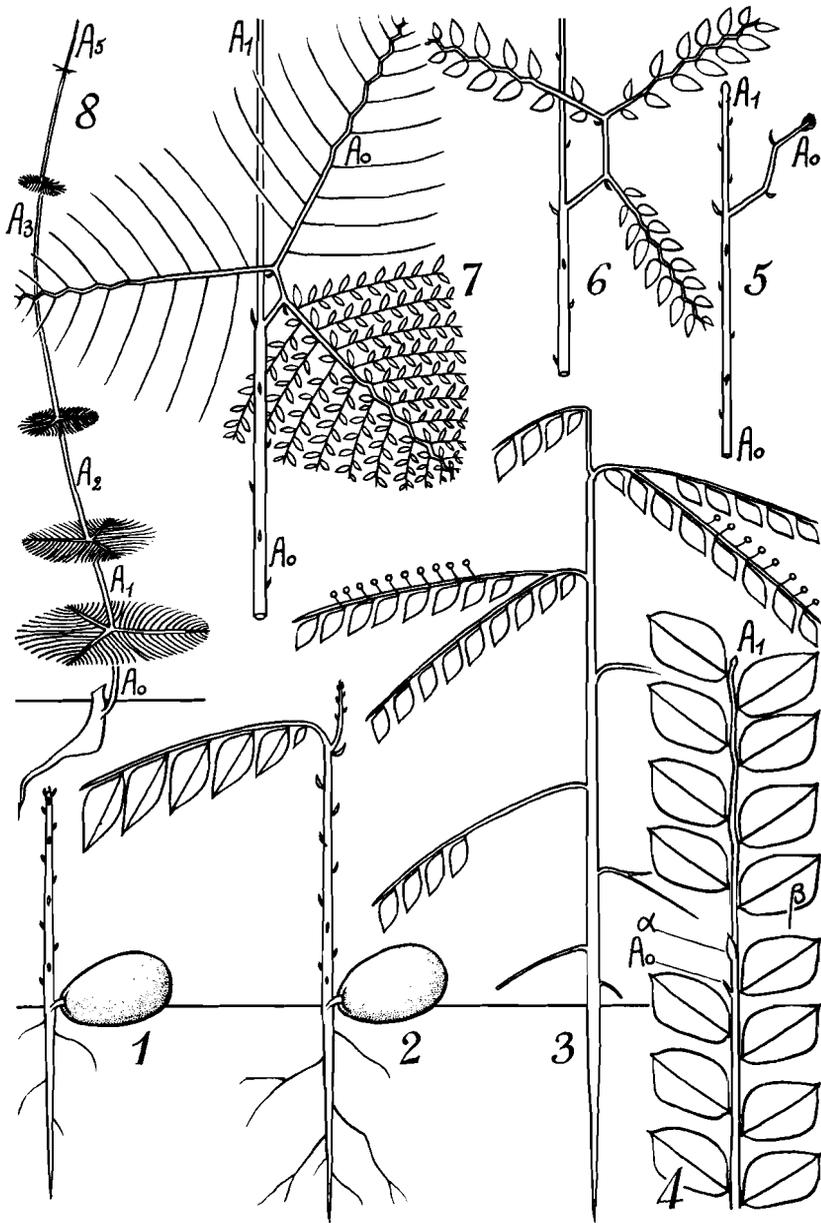


FIG. 68. — Axes végétatifs à structure mixte. Modèle de Mangenot. — 1 à 4, Architecture d'une Thyméléacée d'Afrique occidentale, *Dicranolepis persei* Cummins. — 1, Germination. — 2, Première différenciation plagiotrope. — 3, L'arbrisseau adulte atteint 2 m de hauteur. — 4, L'axe plagiotrope présente une structure sympodiale, due à la nécrose périodique de l'apex. — 5 à 8, Architecture d'une Icacinacée d'Afrique tropicale, *Raphiostylis beninensis* (Hook.) Planch. — 5, Apparition de la différenciation plagiotrope à l'extrémité apicale de l'axe A_0 . — 6, Début de la croissance de l'étage. — 7, Etage complètement développé. — 8, Aspect général de la plante. Référence : F. HALLÉ, n° 1209, Adiopodoumé, Côte d'Ivoire.

1963) ; à la période de croissance suivante, le bourgeon axillaire de la dernière feuille assure le relais (fig. 68.4).

Les bourgeons axillaires portés par le segment horizontal produisent, soit des axes latéraux, d'emblée plagiotropes, soit des fleurs.

Répartition taxonomique

ANNONACÉES :

Guatteria sp. Guyane. Oldeman n° B-1831 (P, CAY).

GUTTIFÈRES :

Vismia confertiflora Spruce ex H. G. Reich. Guyanes, Brésil. Oldeman, n° B-434 (P, CAY).

Vismia cf. *ferruginea* H. B. K. Guyanes. Oldeman, n° 2857 (P, CAY).

ICACINACÉES :

Rhaphiostylis beninensis (Hook.) Planch. Afrique tropicale. F. Hallé, n° 1209 (P).

Rhaphiostylis sp. Congo.

LOGANIACÉES :

Strychnos variabilis De Wild. Afrique centrale.

Strychnos sp. Guyane.

MÉLASTOMACÉES :

Maieta guianensis Aubl. Amérique tropicale. Oldeman, n° 2942 (P, CAY).

Memecylon guineense Keay, Afrique occidentale.

Mouriri crassifolia Sagot, Guyanes, Brésil. Oldeman, n° 2251 (P, CAY).

Mouriri guianensis Aubl. Guyanes, Brésil. J. B. ORSTOM, Abidjan.

MONIMIACÉES :

Siparuna cristata D. C. Guyanes, Brésil. Oldeman, n° 2381 (P, CAY).

OCTOKNÉMATAACÉES :

Okoubaka aubrevillei Pellegr. et Normand, Afrique occidentale.

POLYGALACÉES :

Atroxima liberica Stapf, Afrique occidentale.

RUBIACÉES :

Canthium orthacanthum (Mildbr.) Robyns, Congo. F. Hallé, n° 1611 (P).

THYMÉLÉACÉES :

Dicranolepis persei Cummins, Afrique occidentale. Mangenot, 1965.

Dicranolepis stenosiphon Gilg, Congo. F. Hallé, n° 1618 (P).

Dicranolepis cf. *vestita* Engl. Congo. F. Hallé, n° 1592 (P).

Variations

Comme dans le modèle précédent, le niveau de la courbure de l'axe à structure mixte détermine le type biologique. Les espèces qui se courbent près du sol sont des arbrisseaux ou des arbustes (*Dicranolepis*, *Siparuna*, *Maieta*) ; celles qui se courbent à un niveau plus élevé sont des arbres, petits ou moyens (*Vismia*, *Guatteria*, *Memecylon*). Les arbres de taille importante sont rares dans ce modèle (*Mouriri crassifolia*, *Okoubaka aubrevillei*).

Les figures 68.5 à 68.8 montrent comment le modèle de Mangenot a pu être adapté à la réalisation du type biologique lianescent.

Rhaphiostylis beninensis (Hook.) Planch. est une grande Icacinacée lianescente, répandue en forêt, de la Guinée à l'Angola. Sa croissance est identique à celle de *Dicranolepis*, mais les segments orthotropes successifs, souples et volubiles, dépassent 1 m de longueur.

La courbure qui sépare le segment orthotrope du segment plagiotrope, très brusque, est immédiatement suivie de l'émission de deux axes latéraux rigides qui se partagent le plan horizontal. L'ensemble constitue un dispositif d'accrochage efficace (fig. 68.7), qui permet à la plante d'atteindre la voûte forestière.

D'après Keay (1958) *Rhaphiostylis beninensis* adopte parfois le port arborescent.

Atroxima liberica Stapf (Polygalacées) est une autre liane ligneuse de la zone forestière d'Afrique occidentale ; elle est construite sur le même modèle que *Rhaphiostylis*.

Strychnos sp., Loganiacée lianescente de la Guyane, présente des segments plagiotropes moins spécialisés que *Rhaphiostylis* ; elle résout le problème d'accrochage par la différenciation d'axes-vrilles caractéristiques du genre.

La phase orthotrope du cycle biologique, prépondérante dans le modèle de Champagnat, encore relativement développée dans le modèle de Mangenot, surtout chez les lianes, va être progressivement éliminée dans le modèle suivant.

MODÈLE DE TROLL

Définition. — La différenciation plagiotrope atteint tous les axes aériens, soit à un stade très précoce de leur croissance, soit même dès leur origine.

Certains axes, surtout dans les stades jeunes de la plante, peuvent présenter encore un court segment basal orthotrope ; mais il s'agit là d'une orthotropie à caractère transitoire, qui ne se retrouve plus sur les rameaux d'ordre supérieur. Cette invasion de la totalité de l'appareil végétatif aérien par la plagiotropie est l'élément essentiel de la définition du modèle de Troll.

Tous les axes aériens présentent les caractères habituellement conférés par la différenciation plagiotrope : croissance horizontale, dorsiventralité, phyllotaxie distique ou tendant vers la disposition distique, propriété de former des fleurs lorsque l'arbre est adulte.

La croissance en hauteur, et la formation du tronc, se font par juxtaposition indéfinie d'axes végétatifs à structure mixte, dont la partie basale se redresse après défoliation. (Schéma : fig. 69.4.)

Le fait que certains axes, surtout dans les stades jeunes de la plante, puissent présenter encore un court segment basal orthotrope, indique les liens du modèle de Troll avec le modèle de Mangenot. Le processus d'élimination

de la phase orthotrope est ici poussé jusqu'à son terme : une orthotropie relictuelle et transitoire peut encore être observée dans certaines espèces ; ailleurs, la plagiotropie est complète dès la germination.

L'élimination de l'orthotropie peut s'effectuer au cours de l'ontogenèse individuelle ; un exemple spectaculaire est fourni par le Flamboyant, *Delonix regia* : ses premiers axes aériens sont pratiquement orthotropes, les suivants montrent une installation progressive de la différenciation, et l'arbre adulte émet des rameaux typiquement plagiotropes.

Les liens du modèle de Troll avec le modèle de Roux (p. 102) sont attestés par le fait que ces deux modèles se trouvent fréquemment réalisés au sein d'une même famille, voire d'un même genre (*Celtis*, *Chrysophyllum*, *Chlorophora*, *Heisteria*, *Phyllanthus*, *Siparuna*, *Vismia*).

La dissymétrie du limbe foliaire, fréquente dans le modèle de Troll (*Celtis*, *Tilia*, *Ulmus*, etc.) amène à comparer les axes constituant ce modèle aux branches du modèle de Roux. Des résultats expérimentaux, exposés plus loin, confirment cette manière de voir (Roux, 1968).

Nous dédions ce modèle à Wilhelm Troll, auteur d'une description précise de la croissance d'une Ulmacée plagiotrope européenne, *Ulmus effusa* (Troll, 1937). L'architecture plagiotrope est également représentée sous les Tropiques : *Parinari excelsa* Sabine en est un bon exemple.

*
**

Parinari excelsa Sabine (Rosacées) est un grand arbre des forêts montagnardes africaines, également signalé en Guyane française et au Surinam. Les figures 69.1 à 69.3 montrent quelques étapes de son développement à partir de la graine.

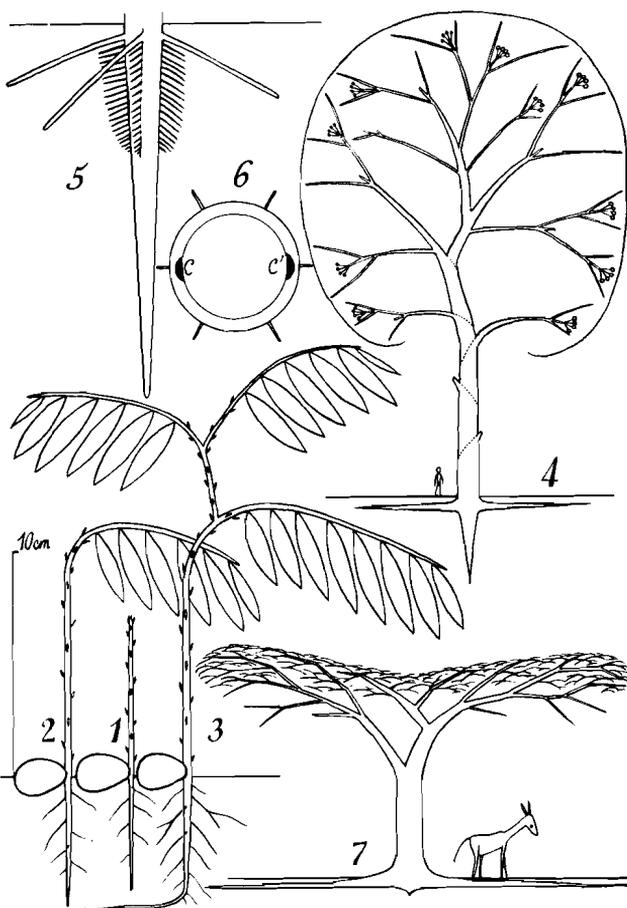
Le méristème apical épicotyle présente, en premier lieu, un fonctionnement orthotrope ; il édifie un axe vertical à croissance rapide, à feuilles petites insérées en spirale (fig. 69.1). L'épuisement des réserves séminales correspond à l'autodifférenciation de ce méristème qui édifie, dans un deuxième temps, un axe à croissance horizontale et à grandes feuilles distiques (fig. 69.2).

La zone de courbure qui sépare le segment orthotrope du segment plagiotrope constitue, ici encore, le véritable sommet de la plante : un relais va s'y édifier (fig. 69.3), dont le méristème apical subit une séquence de différenciations comparable à la précédente avec, toutefois, une nette réduction de la phase orthotrope, au profit de la phase plagiotrope. Le deuxième relais, issu du précédent, présente un court segment basal orthotrope ; mais les relais suivants, et leurs ramifications, sont plagiotropes dès l'origine.

Les traces d'orthotropie, conservées au cours de la morphogenèse de *Dicranolepis* (p. 122), sont précocement éliminées chez *Parinari excelsa* : c'est en cela que le modèle de Troll se distingue du modèle de Mangenot.

L'envahissement de l'architecture aérienne par la différenciation plagi-

FIG. 69. — Axes végétatifs à structure mixte. Modèle de Troll. — 1 à 4, Quelques étapes de la croissance chez une Rosacée arborescente africaine, *Parinari excelsa* Sabine. — 1, Germination. — 2, Première différenciation plagiotrope. — 3, Les relais successifs sont différenciés de plus en plus tôt. — 4, Schéma de l'arbre adulte. — 5, Le système racinaire de la plantule, chez une Césalpiniée africaine, *Azelia bella* Harms ; les racines latérales plagiotropes sont disposées suivant quatre génératrices. — 6, Chez une autre Césalpiniée africaine, *Gilbertiodendron splendidum* (A. Chev.) Léonard, les racines plagiotropes sont disposées suivant six génératrices. — 7, Le port caractéristique des Acacias d'Afrique orientale.



trope n'est nullement incompatible avec l'édification d'un tronc vertical ; il est compensé, en effet, par le redressement de la partie basale des relais successifs ; ce redressement va de pair avec la défoliation et la progression de l'activité cambiale. Ainsi s'édifie, à partir d'un système d'axes à croissance horizontale, un tronc puissant, « cylindrique, régulier, atteignant 1,50 m de diamètre et 25 mètres de hauteur jusqu'aux branches » (*Parinari holstii* Engl., selon Aubréville, 1959 ; = *P. excelsa* Sabine selon Keay, 1958).

Il est intéressant de noter que les arbres plagiotropes conservent, dans leurs systèmes racinaires, l'opposition entre un pivot orthotrope et des racines superficielles plagiotropes (fig. 69.5 et 69.6).

Répartition taxonomique

Le modèle de Troll constitue, aussi bien sous les Tropiques que dans les régions de hautes latitudes, un groupe architectural d'une exceptionnelle richesse.



=====
 FIG. 70. — *Modèle de Troll* — *Annona paludosa* Aubl., Annonacées; axes feuillés horizontaux, axes défeuillés redressés à la verticale, avec des cicatrices foliaires distiques. Ile de Cayenne, Guyane française.
 =====

Aussi la liste ci-dessous n'est-elle nullement exhaustive même au niveau des familles. On notera que ce modèle a permis la réalisation de quelques très grands arbres, et d'une majorité d'arbustes.

ANNONACÉES :

Anaxagorea acuminata (Dun.) Saint-Hilaire, Guyane. Oldeman, n° 2189 (P, CAY).

Annona arenaria Thonn. Afrique centrale.

Annona muricata L. Corossolier. Amérique tropicale.

Annona paludosa Aubl. Guyane. (Fig. 70.)

Cleistopholis patens (Benth.) Engl. Afrique occidentale.

Monodora myristica (Gaertn.) Dunal, Afrique tropicale.

ARISTOLOCHIACÉES :

Aristolochia tricaudata Lem. Mexique. J. B. Kisantu (Congo-K.).

COMBRÉTACÉES :

Strephonema pseudocola A. Chev. Afrique occidentale. (Fig. 71.)

EUFHORBIACÉES :

Breynia nivosa (W. G. Sm.) Small, Polynésie. Roux, 1968.

Breynia patens (Roxb.) Benth. Amérique tropicale.

Bridelia micrantha (Hochst.) Baill. Afrique tropicale.

Hymenocardia ulmoïdes Oliv. Afrique tropicale.

Pedilanthus tithymaloïdes (L.) Poit. Pantouffier. Amérique centrale.

Phyllanthus alpestris Beille, Afrique tropicale. F. Hallé, n° 1230 (P).

Sapium cornutum Pax, Afrique tropicale.

FAGACÉES :

Fagus sylvatica L. Hêtre. Europe. Rauh, 1939.

FLACOURTIACÉES :

Banara guianensis Aubl. Guyanes. Oldeman, n° 3044 (P. CAY).

Dovyalis zenkeri Gilg, Afrique tropicale.

GUTTIFÈRES :

Vismia guineensis (L.) Choisy, Afrique tropicale.

HUMIRIACÉES :

Sacoglottis gabonensis (Baill.) Urban, Afrique tropicale.

ICACINACÉES :

Alsodeiopsis staudtii Engl. Afrique tropicale.

IRVINGIACÉES :

Irvingia gabonensis (Aubry) Baill. Afrique tropicale.

LÉCYTHIDACÉES :

Eschweilera sp. Mahot blanc. Guyane. Oldeman et Sastre, n° 183 (P, CAY).

Lecythis cf. *pisonis* Camb. Guyane. J. B. ORSTOM, Cayenne.

LÉGUMINEUSES-CÉSALPINIÉES :

Bauhinia hookeri F. Muell. Australie.

Bauhinia purpurea L. Asie tropicale.

Bauhinia rufescens Lam. Afrique occidentale.

Bauhinia spp. Amérique tropicale.

Cassia javanica L. Java.

Cercis siliquastrum L. Arbre de Judée. Méditerranée.

Delonix regia (Boj.) Raf. Flamboyant. Madagascar.

Didelotia brevipaniculata Léon. Afrique tropicale.

FIG. 71. — *Modèle de Troll* — *Strephonema pseudocola* A. Chev., Combrétacées. Adiopodoumé, Côte d'Ivoire.



Gilbertiodendron splendidum (A. Chev.) Léonard, Afrique tropicale.
Hymenaea courbaril L. Copalier. Guyanes. J. B. ORSTOM, Cayenne.
Swartzia prouacensis (Aubl.) Amsh. Boco. Guyanes, Brésil. Oldeman, n° 2625 (P, CAY).
Vouacapoua americana Aubl. Wacapou. Guyane. J. B. ORSTOM, Cayenne.

LÉGUMINEUSES-MIMOSÉES :

Albizia adianthifolia (Schum.) Wight, Afrique tropicale.
Inga spp. Amérique tropicale. J. B. ORSTOM, Cayenne.
Piptadeniastrum africanum (Hook. f.) Brenan, Dabema. Afrique tropicale.
Pentaclethra macrophylla Benth. Afrique tropicale.

LÉGUMINEUSES-PAPILIONACÉES :

Baphia nitida Lodd. Afrique occidentale.
Milletia laurentii De Wild. Bois de fer. Afrique centrale.
Pterocarpus officinalis Jacq. Amérique tropicale.

LOGANIACÉES :

Strychnos spp. Afrique tropicale. Leeuwenberg, 1969.
Strychnos sp. Guyane. Oldeman, n° 2614 (P, CAY).

MORACÉES :

Bosquiea angolensis (Welw.) Ficalho, Afrique tropicale.
Chlorophora excelsa (Welw.) Benth. Iroko. Afrique tropicale.
Craterogyne kameruniana (Engl.) Lanjouw, Afrique tropicale. F. Hallé, n° 1165 (P).
Neosloetiopsis kamerunensis Engl. Afrique tropicale.
Treculia africana Decne. Afrique tropicale.
Trymatococcus oligandrus (R. Ben.) Lang, Guyane. Oldeman et Sastre, n° 105 (P, CAY).

OLACACÉES :

Aptandra zenkeri Engl. Afrique tropicale.
Heisteria cauliflora Smith, Amérique tropicale. Oldeman, n° 2388 (P, CAY).
Heisteria parvifolia Smith, Afrique tropicale.
Olax viridis Oliv. Afrique tropicale.

OXALIDACÉES :

Averrhoa carambola L. Carambolier. Malaisie. J. B. ORSTOM, Abidjan.

POLYGALACÉES :

Carpolobia lutea G. Don. Afrique tropicale.
Securidaca longepedunculata Fres. Afrique tropicale.

POLYGONACÉES :

Mühlenbeckia platyclados Meissn. Iles Salomon. J. B. ORSTOM, Abidjan.

ROSACÉES :

Acioa spp. Afrique tropicale.
Couepia cf. *versicolor* R. Ben. Guyane. Oldeman, n° 2145 (P, CAY).
Hirtella cauliflora Huber, Guyane, Brésil. Oldeman, n° 2773 (P, CAY).
Hirtella velutina Pilg. Guyane. Oldeman, n° 2134 (P, CAY).
Parinari excelsa Sabine, Afrique et Amérique tropicales.

SAPOTACÉES :

Chrysophyllum cainito L. Cañitier. Amérique tropicale. J. B. ORSTOM, Abidjan.

SCYTOPÉTALACÉES :

Rhaptopetalum beguei G. Manganot, Afrique tropicale.
Scytopetalum tieghemii (A. Chev.) Hutch. et Dalz. Afrique tropicale.

STERCULIACÉES :

Leptonychia pubescens Keay, Afrique tropicale.

TILIACÉES :

Apeiba burchellii Sprague, Guyane. (Fig. 72.)

Grewia spp. Afrique tropicale.

Tilia platyphyllos Scop. Tilleul. Europe. Rauh, 1939.

ULMACÉES :

Celtis australis L. Micocoulier. Europe. Massart, 1923.

Celtis zenkeri Engl. Afrique tropicale.

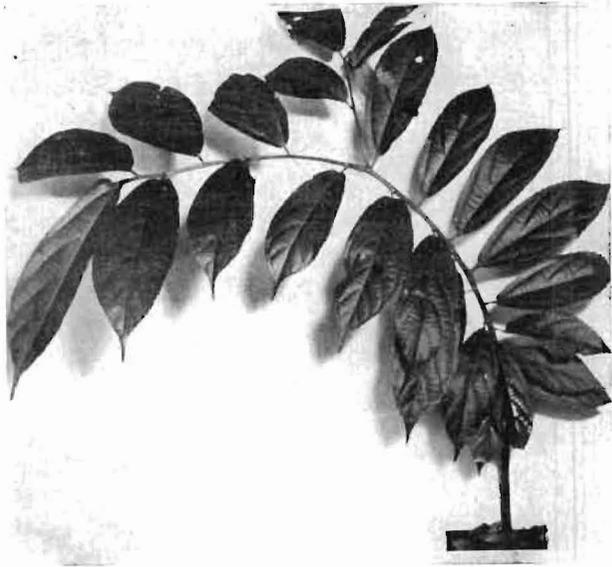
Holoptelea grandis (Hutch.) Mildbr. Afrique occidentale.

Ulmus americana L. Orme. Amérique du Nord.

Ulmus effusa Sibth. Orme. Europe. Troll, 1937.

Ulmus foliacea Gilib. Orme. Europe. Schoute, 1937.

FIG. 72. — *Modèle de Troll* — *Apeiba burchellii* Sprague, Tiliacée originaire de Guyane française; première ramification de la plantule. Jardin Botanique du centre ORSTOM d'Abidjan, Côte d'Ivoire.



Variations

Ici encore, la richesse de l'éventail taxonomique entraîne nécessairement des variations architecturales multiples, mais toutes contenues dans les limites de la définition du modèle de Troll. Parmi les principales variations, nous examinerons successivement la persistance d'une phase orthotrope pendant les stades de jeunesse, le mécanisme de la croissance en hauteur, la position des inflorescences, enfin l'intensité de la différenciation plagiotrope au niveau morphologique.

La persistance d'une orthotropie résiduelle pendant les stades de jeunesse est un premier élément de variation au sein du modèle de Troll.

Plusieurs arbres, intensément plagiotropes à l'état adulte, présentent encore,

à la base de l'épicotyle et des premiers relais, une partie orthotrope importante. Nous avons déjà cité le cas du Flamboyant qui montre, au cours de son ontogénèse, toutes les étapes de l'élimination de l'orthotropie.

Chez *Parinari excelsa*, *Averrhoa carambola*, *Vouacapoua americana*, *Strephonema pseudocola*, l'axe épicotyle présente encore un segment basal orthotrope de 15-30 cm de longueur, portant des feuilles à disposition spiralée, en nombre variable et supérieur à 10, cotylédons compris.

Ailleurs, l'orthotropie est beaucoup plus fugace : chez *Ulmus foliacea*, Schoute (1937) compte, à la base de l'épicotyle, 6 feuilles disposées en spirale, produites antérieurement à l'acquisition de la phyllotaxie distique. Nous avons retrouvé cette disposition chez une Ulmacée africaine, *Holoptelea grandis* (Hutch.) Mildbr.

Chez *Chrysophyllum cainito*, le nombre des feuilles qui échappent à la disposition distique est réduit à 4. Chez *Sapium cornutum* et *Pedilanthus tithymaloïdes*, ce nombre est réduit à deux : la position des cotylédons constitue la seule trace d'orthotropie. Enfin, chez *Eschweilera* sp., la phyllotaxie est distique dès l'origine.

Cette dernière disposition est exceptionnelle. Dans le cas général, même chez les espèces présentant une différenciation plagiotope intense, l'orthotropie réapparaît au cours des processus conduisant, de la sexualisation du méristème, à la formation de la graine.

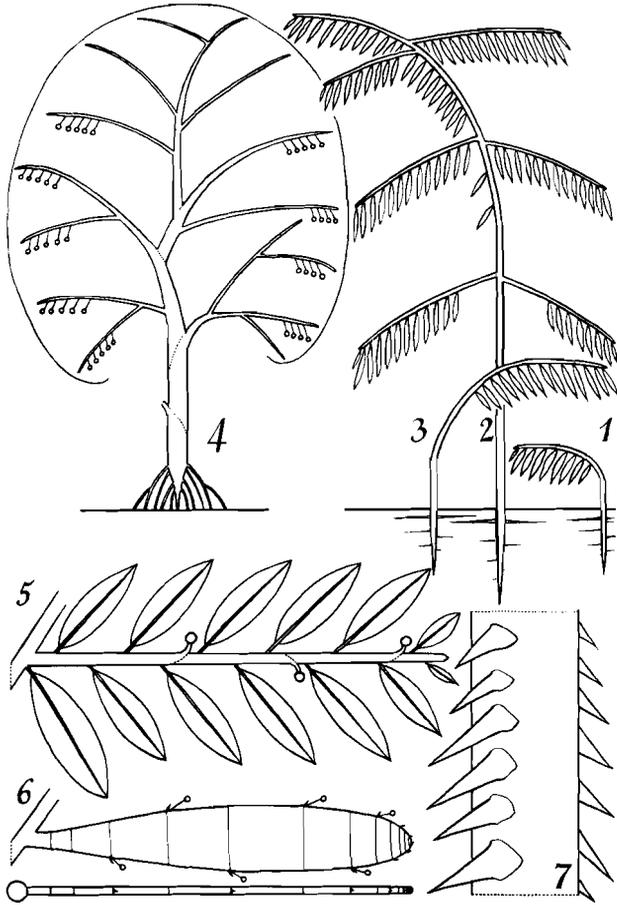
Le mécanisme de la croissance en hauteur est également sujet à variations.

Dans le cas général, cette croissance conduit à la réalisation d'un tronc sympode. *Ulmus effusa*, décrit par Troll (1937), en est un bon exemple ; chez l'Orme, la première année de croissance se termine par l'abscission du bourgeon terminal de la plantule. Au printemps suivant, un méristème latéral édifie un deuxième axe qui relaie le premier, avant de disparaître à son tour à la fin de la deuxième année de croissance, etc. Beaucoup d'arbres tropicaux plagiotropes édifient, comme l'Orme, un tronc sympode (*Anaxagorea acuminata*, *Apeiba burchellii*, *Averrhoa carambola*, *Heisteria parvifolia*, *Parinari excelsa*, *Strephonema pseudocola*, *Trymatococcus oligandrus*).

Chez certaines espèces, c'est un tronc monopode qui se réalise, par le fonctionnement du méristème épicotyle pérennant. Un seul axe à structure mixte, en se redressant par sa base à mesure que sa défoliation progresse, assure la croissance en hauteur de l'arbre (fig. 73.1 à 73.3 : *Cleistopholis patens* ; fig. 70 : *Annona paludosa* ; mais aussi *Gilbertiodendron splendidum*, *Treculia africana*).

Les arbres du modèle de Troll cessent en général leur croissance en hauteur lorsque leur cime atteint la voûte forestière ; le redressement secondaire de la partie basale des axes ne s'effectue plus ; les axes successifs restent horizontaux et la cime s'étale à la lumière. Il en va de même chez les espèces savanicoles (fig. 69.7), mais les facteurs écologiques qui contrôlent le niveau d'étalement de la cime sont probablement moins simples.

FIG. 73. — Axes végétatifs à structure mixte. Modèle de Troll. — 1 à 3, Quelques étapes de la croissance d'une Annonacée africaine, *Cleistopholis patens* (Benth.) Engl. (les n^{os} 2 et 3 sont inversés); noter le redressement progressif du tronc monopode, à mesure que la défoliation progresse. — 4, Architecture d'une Euphorbiacée africaine, *Bridelia micrantha* (Hochst.) Baill. — 5, Chez une Annonacée d'Afrique centrale, *Annona arenaria* Thonn., la floraison apicale impose à la branche un allongement sympodial; les préfeuilles α sont disposées comme chez les Monocotylédones. — 6, Chez une Polygonacée des îles Salomon, *Mühlenbeckia platyclados* Meissn., l'axe est aplati dans le plan de la phyllotaxie distique. — 7, Chez une Césalpiniée d'Indonésie, *Cassia javanica* L., le tronc âgé porte deux rangées verticales de fortes épines qui résultent du fonctionnement des méristèmes axillaires.



La position des inflorescences, également variable, détermine le mode de croissance des branches.

Dans un premier groupe d'espèces, les inflorescences sont terminales, ce qui impose aux branches une croissance sympodiale, au moins à la périphérie de la cime (fig. 69.4: *Parinari excelsa*; fig. 73.5: *Annona arenaria*; mais aussi *Apeiba burchellii*, *Bauhinia* spp., *Delonix regia*).

Les inflorescences peuvent aussi apparaître, en position latérale, sur les branches à croissance indéfinie (fig. 73.4: *Bridelia micrantha*, mais aussi *Baphia nitida*, *Chlorophora excelsa*, *Chrysophyllum cainito*); enfin, elles peuvent apparaître sur les grosses branches, ou le tronc (*Heisteria cauliflora*, *Hirtella cauliflora*, *Swartzia prouacensis*).

Enfin, la différenciation morphologique des axes présente un gradient d'intensité, qui se marque surtout par des variations phyllotaxiques. Cette catégorie de variations est essentielle pour la définition même du modèle de Troll : nous ne considérerons un axe comme plagiotrope que s'il participe lui-même activement à la réalisation de cette différenciation (torsions, déformations bilatérales). Nous en excluons les asymétries résultant de torsions pétiolaires, que l'on peut rencontrer sur n'importe quel axe gauchi.

Chez beaucoup d'axes plagiotropes, les méristèmes aériens ont une structure radiale ; les feuilles sont édifiées en ordre spiralé, et se disposent *secondairement* dans un plan horizontal, entraînant une torsion interne de l'axe qui les porte (*Albizzia adianthifolia*, *Delonix regia*, *Pentaclethra macrophylla*, *Strephonema pseudocola*, *Vismia guineensis*).

Dans le cas général, les méristèmes aériens, au moins chez l'arbre adulte, ont une structure bilatérale et élaborent des feuilles qui sont d'emblée distiques.

Ces deux dispositions phyllotaxiques peuvent coexister dans un même genre, ainsi que l'a montré Dormer (1953) pour le genre *Cassia*, ce qui autorise à les considérer comme phylogénétiquement proches. Nous pensons, avec Dormer (1945) que la phyllotaxie distique est plus perfectionnée que la phyllotaxie spiralée, et que le méristème bilatéral dérive, par simplification, du méristème radial.

L'exemple de la phyllotaxie des Césalpiniées est intéressant : chez les tribus à feuilles bipennées, elle est toujours spiralée, chez les tribus à feuilles unipennées elle est souvent distique, enfin chez les tribus telles que les Bauhiniées, dont la feuille est simplifiée à l'extrême, elle est toujours distique (Dormer, 1945).

Enfin, l'axe lui-même peut devenir bilatéral, dans certains cas de différenciation plagiotrope extrême, chez *Mühlenbeckia platyclados* (fig. 73.6), chez certaines espèces néotropicales du genre *Bauhinia* qui montrent une tige lianescente, rubannée dans un plan perpendiculaire à celui de la phyllotaxie, et chez certaines Cactacées herbacées des genres *Rhipsalis* et *Zygocactus*.

CHAPITRE II

ARCHITECTURE DES ARBRES FOSSILES

L'organisation végétative de certains arbres fossiles est, paradoxalement, bien mieux connue que celle de beaucoup d'arbres tropicaux actuels ; dans de nombreux cas, des reconstitutions ont pu être faites. Sans perdre de vue leur caractère parfois conjectural, il nous a paru intéressant de comparer ces reconstitutions avec les modèles architecturaux définis chez les arbres actuels. Les résultats sont les suivants :

— La reconstitution donnée par Hirmer (1933) de *Pleuromeia sternbergi* (Münster) Corda, du Trias inférieur d'Allemagne, permet de rapprocher cette plante du modèle de Holtum (fig. 74.1).

— Le modèle de Corner, qui groupe les espèces monocaules dont la sexualité n'arrête pas la croissance, semble avoir été extrêmement abondant, peut-être même dominant, dans les flores fossiles, de l'Anthracolithique au Crétacé inférieur. Nous en citerons seulement quelques exemples :

Bennettitales :

Cycadeoidea jennyana Ward, Crétacé inférieur du Dakota. Wieland, 1916.

Williamsonia sewardiana Sahni, Jurassique des Indes. Sahni, 1932.

Cycadales :

Palaeocycas integer (Nath.) Florin, Trias de Suède. Moret, 1949.

Marattiales :

Caulopteris sp. Du Carbonifère au Permien. Corsin, 1948.

Hagiophyton sp. Carbonifère. Corsin, 1948.

Megaphyton sp. Carbonifère. Corsin, 1948.

Psaronius sp. Carbonifère de l'Illinois. Morgan, 1959.

Osmundales :

Thamnopteris schlechtendalii (Eichwald) Brongniart, Permien de l'Oural. Emberger, 1968.

Ptéridospermales :

Eospermatopteris sp. Dévonien de l'Etat de New York. Goldring, 1924.

Lyginopteris oldhamia (Binney) Potonié, Carbonifère d'Angleterre. Emberger, 1968.

Medullosa noei Steidtmann, Carbonifère. Stewart et Delevoryas, 1956.

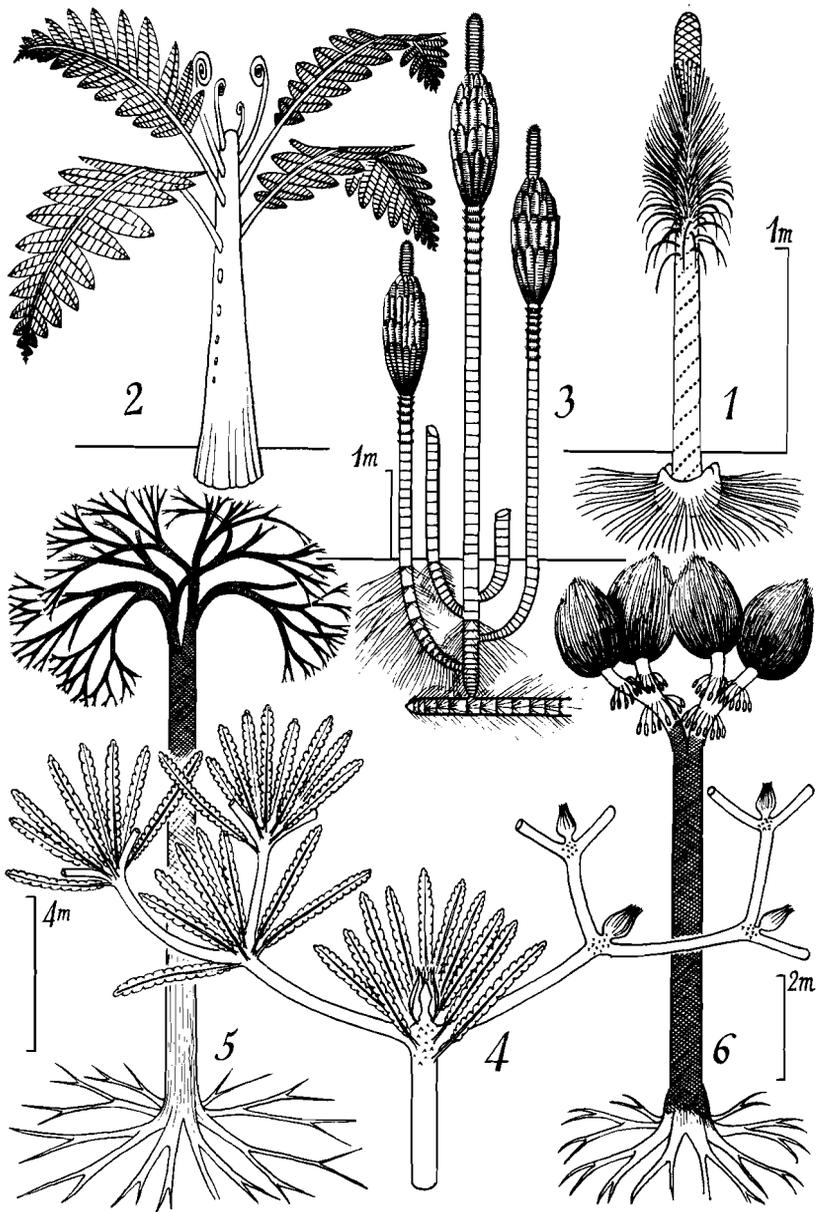


FIG. 74. — Architecture des arbres fossiles. — 1, *Pleuromeia sternbergi* (Münster) Corda, d'après HIRMER (1933); modèle de Holtum. — 2, *Megaphyton* sp., d'après CORSIN (1948); modèle de Corner. — 3, *Stylocalamites* sp., pris dans BOUREAU (1964); modèle de Tomlinson. — 4, *Wielandiella angustifolia* Nath., d'après NATHORST (1909); modèle de Leeuwenberg. — 5, *Lepidodendron* sp., d'après EGGERT (1961), modifié; modèle de Schoute. — 6, *Sigillaria elegans* Brongniart, d'après HIRMER (1927); modèle de Schoute.

Tous ces arbres possédaient de grandes feuilles, souvent très découpées, densément insérées sur des troncs épais. Certains, comme *Megaphyton* et *Hagiophyton*, avaient des feuilles distiques et étaient donc construits comme nos actuelles Ravenales (fig. 74.2).

Plusieurs de ces arbres (Marattiales) présentaient des manchons de racines autour du tronc, comme chez nos actuelles Fougères arborescentes ; d'autres avaient des racines-échasses (*Lyginopteris*, *Medullosa*).

La reconstitution que donne Boureau (1964) de *Stylocalamites* Weiss, du Westphalien de la Ruhr, permet de penser que cette Calamite était construite suivant le modèle de Tomlinson (fig. 74.3).

Le modèle de Leeuwenberg était réalisé, semble-t-il, par certaines Bennettiales, telles que *Williamsoniella coronata* Thomas, du Jurassique d'Angleterre, décrite par Thomas (1915), ou *Wielandiella angustifolia* Nath., du Trias de Suède, figurée par Nathorst (1909). Chez ces deux plantes, chaque article était terminé par une fleur solitaire, et donnait naissance à deux articles relais (fig. 74.4).

Le modèle de Schoute (structure articulée dans laquelle l'arrêt de croissance des articles n'est pas dû à la sexualité) n'existe dans la nature actuelle que chez quelques Palmiers du genre *Hyphaene*. Il est possible, par contre, que ce modèle ait été très répandu chez les Lépidophytales arborescentes du Carbonifère, si l'on en juge par les reconstitutions qui ont été publiées :

Lépidophytales

BOTHRODENDRACÉES :

Bothrodendron minutifolium Boulay, Carbonifère. Hirmer, 1927.

LÉPIDODENDRACÉES :

Lepidodendron sp. Carbonifère. Eggert, 1961.

Lepidodendron sp. Carbonifère. Hirmer, 1927.

Lepidophloïos pachydermatikos Andrews et Murdy, Carbonifère du Kansas. Andrews et Murdy, 1958 ; Andrews, 1967.

SIGILLARIACÉES :

Sigillaria elegans Brongniart, Carbonifère. Hirmer, 1927.

ULODENDRACÉES :

Ulodendron majus Lindl. et Hutt. Carbonifère. Hirmer, 1927.

On sait que les Lépidodendracées vivaient dans des marécages ou des lagunes, sous un climat constamment chaud et humide. Ces arbres atteignaient 30-35 mètres de hauteur, avec un diamètre de 2 mètres à la base du tronc.

La forme jeune, monocaule, pouvait dépasser 30 mètres de hauteur (Andrews, 1967). D'après ce que l'on sait des arbres tropicaux actuels, peut-être faut-il voir, dans le caractère remarquablement tardif de la ramification, la marque d'un environnement forestier très dense. Cette forme jeune portait de grandes feuilles, atteignant 1 mètre de longueur (Andrews, 1967), densément

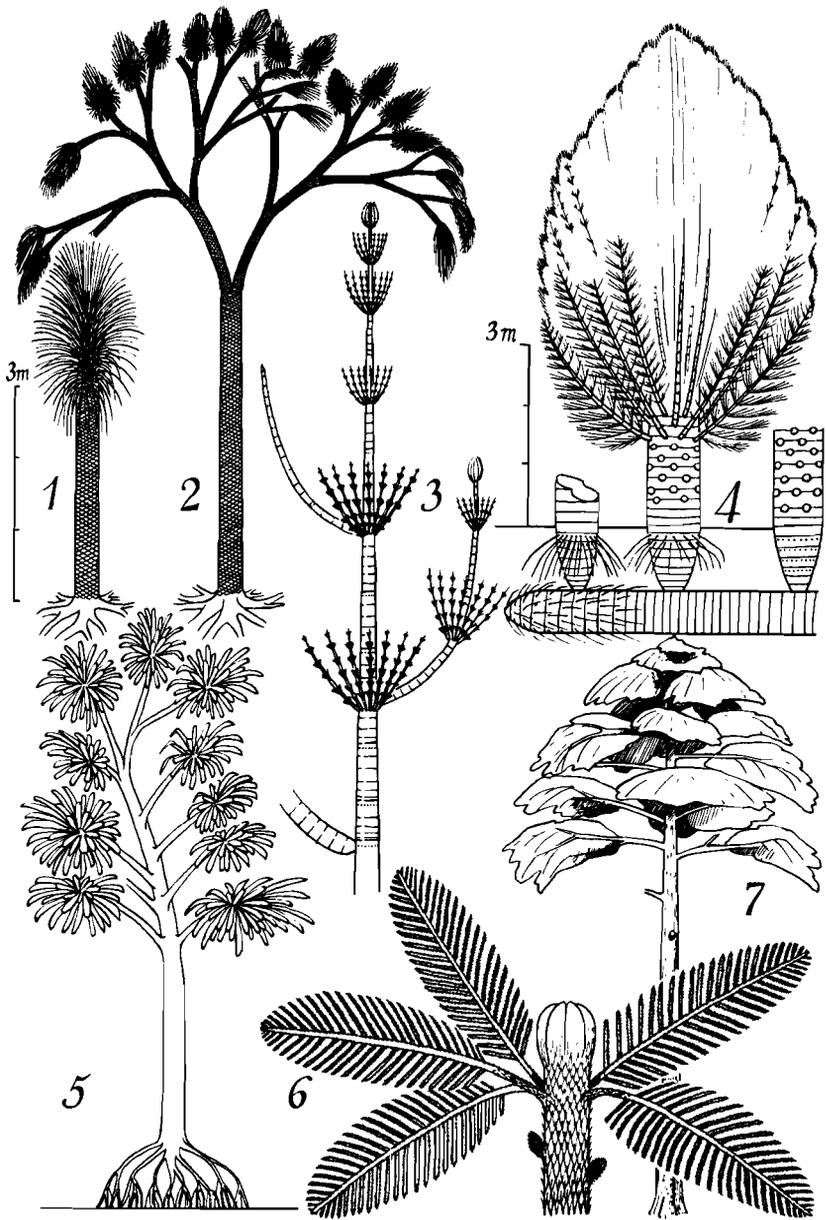


FIG. 75. — Architecture des arbres fossiles. — 1 et 2, Deux étapes de la croissance de *Lepidophloios pachydermatikos* Andrews et Murdy. — 1, Jeune individu, avant la première ramification, d'après ANDREWS et MURDY (1958). — 2, Individu ramifié, d'après ANDREWS (1967); modèle de Schoute. — 3, *Calamitina* Weiss, pris dans BOUREAU (1964); modèle de Rauh. — 4, *Crucicalamites* sp., pris dans BOUREAU (1964); modèle de Attims. — 5, Une Cordaïte, d'après CRIDLAND (1964); modèle de Attims. — 6, *Lebachia piniformis* (Schlocht.) Florin, d'après FLORIN (1944); modèle de Massart. — 7, *Archaeopteris macilentia* Lesquereux, d'après BECK (1962); modèle de Roux.

insérées suivant une phyllotaxie complexe (Dickson, 1873), où il semble que l'on puisse reconnaître un nombre très élevé d'hélices foliaires (fig. 74.5, 74.6, 75.1 et 75.2).

Ces arbres se ramifiaient par bipartition du méristème apical (Moret, 1949 ; Andrews et Murdy, 1958 ; Eggert, 1961 ; Andrews, 1967 ; Emberger, 1968). Cette dichotomie pouvait être symétrique ou plus ou moins profondément dissymétrique ⁽¹⁾.

Les progrès de la ramification étaient accompagnés d'une diminution du diamètre des axes successifs, d'une simplification de leur appareil vasculaire, d'une diminution des dimensions foliaires (Andrews et Murdy, 1958 ; Eggert, 1961), enfin, d'une simplification de la phyllotaxie (Dickson, 1873), qui semble correspondre à une diminution du nombre des hélices foliaires. Tout ceci est en accord avec ce que l'on sait des arbres tropicaux actuels (Corner, 1949, 1964).

Les descriptions et les reconstitutions données par Boureau (1964) permettent de rapporter au modèle de Rauh l'organisation végétative aérienne ⁽²⁾ des Calamites à branches verticillées (sous-genre *Calamitina* Weiss, du Carbonifère ; fig. 75.3).

Le modèle d'Attims était réalisé par les Calamites à ramification continue (sous-genres *Crucicalamites* Gothan et *Diplocalamites* Gothan, du Carbonifère ; voir Boureau, 1964). Ces Calamites atteignaient 30 mètres de hauteur et 1 mètre de diamètre à la base du tronc. Le climat tropical humide, l'habitat forestier et marécageux, la fréquence des racines aériennes (Boureau, 1964), devaient donner aux peuplements de Calamites une certaine ressemblance avec nos actuelles mangroves à Palétuviers (fig. 75.4).

C'est aussi au modèle d'Attims que l'on peut rapporter les reconstitutions de Cordaïtes données par Grand'Eury (1877) et Cridland (1964). Il s'agissait, là encore, de grands arbres à tronc monopode, atteignant 30-40 mètres de hauteur. Certains présentaient des racines échasses à la base du tronc (fig. 75.5). Les Cordaïtes occupaient une place de premier plan dans la flore forestière du Permo-Carbonifère.

Un Conifère contemporain des Cordaïtes, *Lebachia piniformis* (Schloth.) Florin, réalisait le modèle de Massart, si l'on en juge par la description et la reconstitution qu'en donne Florin (1944). Cette plante est connue avec une particulière précision. L'auteur a pu mettre en évidence un dimorphisme foliaire, lié au dimorphisme des axes, dont on sait qu'il est fréquent chez les arbres actuels relevant du modèle de Massart (fig. 75.6).

(1) Pour GREGUSS (1961), cependant, les *Lepidodendron* étaient monopodiaux et non pas dichotomes. Il s'agirait, dans ce cas, d'un modèle architectural autre que celui de Schoute.

(2) Les parties souterraines étaient composées de rhizomes, qui n'ont d'équivalent dans aucun de nos modèles.

Enfin, une Gymnosperme archaïque à feuilles de fougères, du Dévonien Supérieur d'Amérique du Nord, *Archaeopteris macilenta* Lesquereux, a été reconstituée par Beck (1962) sous la forme d'un bel arbre de plus de 30 mètres de haut, à tronc monopode, à branches horizontales régulièrement disposées, qui semble satisfaire à la définition du modèle de Roux (fig. 75.7).

Cette tentative paléobotanique apporte au moins un résultat qui semble solide, c'est que plusieurs des modèles architecturaux réalisés actuellement, sous les Tropiques, par les Angiospermes arborescentes, ont une origine très ancienne, bien antérieure à l'Angiospermie.



CHAPITRE III

ARCHITECTURE ET TAXONOMIE

L'indépendance des caractères architecturaux vis-à-vis des divisions taxonomiques a déjà été soulignée au début de ce travail. Ce concept, cependant, demande à être nuancé.

Au niveau spécifique, et dans les conditions naturelles, l'architecture végétative est une caractéristique stable, qui pourrait fort bien figurer dans les diagnoses. Des exemples de polymorphisme intraspécifique, d'origine pathologique ou expérimentale, seront examinés plus loin, mais il s'agit de cas exceptionnels.

Au niveau générique, l'architecture est le plus souvent constante. Toutefois, les genres polymorphes ne manquent pas : *Alstonia* (Apocynacées), *Averrhoa* (Oxalidacées), *Celtis* (Ulmacées), *Chrysophyllum* (Sapotacées), *Heisteria* (Olacacées), *Hyphaene* (Palmiers), *Phyllanthus* (Euphorbiacées), *Theobroma* (Sterculiacées), *Raphia* (Palmiers), *Sapium* (Euphorbiacées) et *Vismia* (Guttifères). Ce sont là des genres à vaste répartition, dont l'aire se trouve partagée entre différents modèles architecturaux, deux ou trois selon les cas. L'exemple du genre *Sapium* P.Br. est typique : une espèce asiatique, *Sapium discolor* Muell. Arg. appartient au modèle de Kwan-Koriba ; une espèce américaine, *S. aucuparium* Jacq., au modèle de Massart ; et une espèce africaine, *S. cornutum* Pax, au modèle de Troll.

Au niveau familial, enfin, la constance architecturale devient exceptionnelle, et le polymorphisme est de règle, à des degrés divers. On pourra en juger par le tableau ci-dessous, qui indique la répartition de 21 modèles architecturaux parmi 36 familles d'arbres tropicaux. Ce tableau appelle quelques remarques :

Familles riches et familles pauvres. — Certaines familles sont représentées, dans l'état actuel de nos connaissances, par un nombre très réduit de modèles, voire par un modèle unique, tandis que d'autres réalisent plus de 10 architectures différentes. Des exemples de familles « pauvres » et de familles « riches » ont été donnés par l'un de nous.

Les Myristicacées, qu'elles soient africaines (*Coelocaryon oxycarpum*, *Pycnanthus angolensis*, *Staudtia gabonensis*), asiatiques (*Myristica fragrans*), ou américaines (*Iryanthera hostmannii*, *Virola surinamensis*), semblent relever

exclusivement du modèle de Massart (F. H., 1968). Il en est de même, semble-t-il, pour les Ebénacées.

Le peu d'importance numérique (260 espèces chez les Myristicacées, 300 environ chez les Ebénacées) ne suffit pas à rendre compte de la pauvreté architecturale. Une énorme famille comme celle des Légumineuses (14 000 espèces environ), semble inféodée, sauf quelques rares exceptions, à un modèle arborescent unique, celui de Troll. Il est peu probable que les progrès ultérieurs de notre connaissance architecturale des Légumineuses arborescentes viennent modifier très profondément cette conception.

A l'inverse, les Euphorbiacées constituent une famille riche (F. H., 1968), puisqu'elles réalisent, dans l'état actuel de nos connaissances, 13 modèles architecturaux différents. L'importance numérique de cette famille (10 000 espèces environ) ne suffit pas à rendre compte de sa richesse architecturale, car de petites familles peuvent aussi être riches : les Lécythidacées (600 espèces) réalisent 6 modèles, les Icacinacées (250 espèces), en réalisent 5.

Convergences architecturales. — Des espèces distinctes, taxonomiquement et géographiquement fort éloignées, peuvent être construites sur le même modèle. Il peut s'agir d'un modèle simple, et très fréquent, comme le modèle de Corner, que réalisent indépendamment une Anacardiacee africaine, *Trichoscypha ferruginea* Engl., une Sterculiacee américaine, *Theobroma mariae* K. Schum., et une Moracée asiatique, *Ficus theophrastoïdes* Seem. ; mais il peut s'agir aussi d'une structure rare et complexe : la Sterculiacee américaine *Theobroma cacao* L. et l'Euphorbiacee africaine *Anthostema aubryanum* Baill. sont construites l'une et l'autre selon le modèle de Nozeran.

On pourrait être tenté d'expliquer ces convergences architecturales par la similitude des biotopes. Cependant, 90 % des espèces mentionnées sur le tableau ayant pour habitat la forêt dense tropicale humide, on doit admettre que l'influence de ce biotope sur l'architecture, si elle existe, est surtout conservatrice.

CHAPITRE IV

PHYLOGENÈSE DES FONCTIONNEMENTS MÉRISTÉMATIQUES

L'analyse des modèles architecturaux met en évidence plusieurs types de fonctionnement méristématique. Par ailleurs, l'étude des liens qui unissent entre eux les différents modèles conduit à une conception évolutive de ces fonctionnements, qu'en dépit de son caractère encore spéculatif nous jugeons utile de consigner ici, dans la mesure où elle a pu trouver un commencement de vérification expérimentale.

Dans l'évolution du fonctionnement méristématique, nous avons pu distinguer trois étapes : le fonctionnement défini, le fonctionnement indéfini rythmique, le fonctionnement indéfini continu.

Le fonctionnement méristématique défini

Le méristème d'axe peut présenter un fonctionnement défini : après un certain temps de fonctionnement, une différenciation inéluctable lui fait perdre irréversiblement ses caractères méristématiques, et la croissance de l'axe s'arrête. Il s'agit, le plus souvent, d'une différenciation sexuelle, florale ou inflorescentielle (fig. 76.1 et 76.2). Il peut s'agir aussi d'une différenciation de l'axe en vrille (*Iodes*), d'une simple parenchymatisation (*Tabernaemontana*), ou d'une abscission (*Napoleona*, *Dicranolepis*).

Dans le cas des arbres monocarpiques (modèle de Holttum), l'apex se transforme en méristème inflorescentiel, et cette transformation est létale. Chez les arbres actuels, cette disposition est exceptionnelle et tout porte à croire qu'elle est archaïque.

Utilisant des arbres tropicaux comme exemples, Van Steenis (1963) a montré qu'il était possible, et fructueux, de définir l'inflorescence terminale par son influence sur la morphogenèse : elle met fin à la croissance de l'axe qui la porte, ce qui rend nécessaire un mécanisme de relais.

L'apparition d'axes de relais (modèles de Tomlinson, de Leeuwenberg, de Chamberlain) peut ainsi être interprétée comme une solution au problème de la

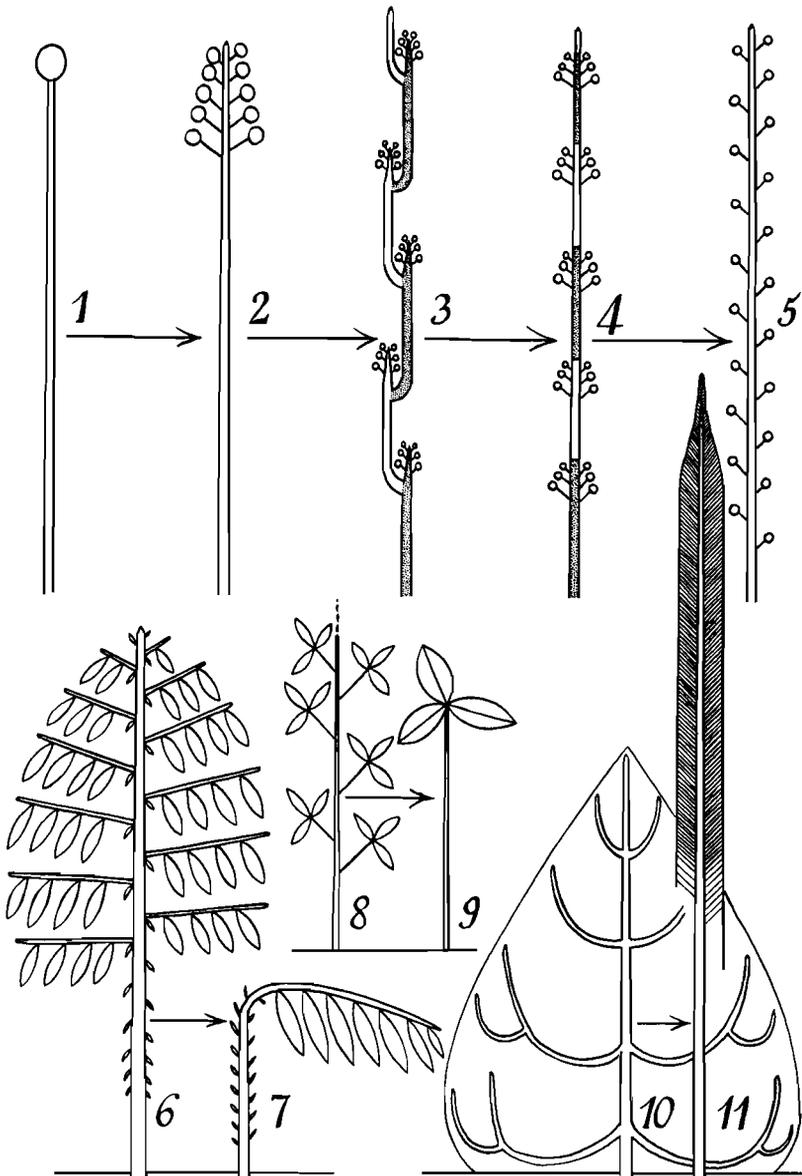


FIG. 76. — Phylogénèse des fonctionnements méristématiques. — 1, Fonctionnement défini : axe terminé par une fleur. — 2, Fonctionnement défini : axe terminé par une inflorescence. — 3, Fonctionnement défini : structure articulée. — 4, Fonctionnement indéfini rythmique : axe constitué d'une succession d'unités de morphogénèse. — 5, Fonctionnement indéfini continu : monopode à floraison latérale. — 6 et 7, A partir du modèle de Roux, par autodifférenciation plagiotrope du méristème épicotyle, on obtient le modèle de Troll. — 8 et 9, Autodifférenciation foliaire du méristème épicotyle : anomalie observée sur des plantules de Balsa et d'Hévéa. — 10 et 11, A partir du modèle de Rauh, on obtient le modèle de Corner par altération du rythme de fonctionnement méristématique ; anomalie observée chez l'Hévéa, et divers Pins tropicaux.

pérennité individuelle, chez des espèces dont les méristèmes ont conservé un fonctionnement de type archaïque.

Toujours en deçà du seuil évolutif que constitue l'acquisition du fonctionnement méristématique indéfini, c'est aussi par un mécanisme de relais rythmique que les modèles de Kwan-Koriba et de Prévost réalisent un tronc (fig. 76.3) ; toutefois, cet élément essentiel de l'architecture de l'arbre ne prendra son plein essor qu'après perfectionnement du méristème édificateur.

Le fonctionnement méristématique indéfini

L'acquisition de ce type de fonctionnement joue un très grand rôle dans l'évolution des formes d'arbres. A titre d'exemple, c'est cette acquisition qui donne naissance au modèle de Corner à partir du modèle de Holttum, au modèle de Scarrone à partir du modèle de Leeuwenberg.

Aucune différenciation de nature à bloquer irréversiblement l'activité apicale ne s'exprime désormais au niveau du méristème à fonctionnement indéfini. La croissance de l'axe édifié par un tel méristème ne cesse irréversiblement que si cet axe meurt.

Il est remarquable que les divers méristèmes qui édifient l'appareil aérien d'un arbre ramifié puissent ne pas présenter tous le même niveau d'évolution fonctionnelle. Dans les modèles de Fagerlind, de Scarrone, de Petit, le méristème édificateur du tronc fonctionne indéfiniment, tandis que les méristèmes des branches ont conservé le fonctionnement défini. Dans le modèle de Nozeran, au contraire, les méristèmes de branches acquièrent des types de fonctionnement évolués, mais le tronc retient la disposition archaïque.

Le fonctionnement méristématique indéfini peut être rythmique, ou continu, et ces deux modalités doivent être distinguées.

Le fonctionnement indéfini rythmique; la notion de croissance rythmique endogène. — Chez de très nombreux arbres tropicaux, le méristème édificateur de chacun des axes végétatifs subit une alternance rythmique de différenciation et de dédifférenciation, sans passer, bien entendu, par le stade irréversible de la sexualité (fig. 76.4).

Cette alternance se manifeste par une variation rythmique de la vitesse de croissance de l'axe considéré, marquée extérieurement par une variation corrélative des dimensions foliaires (voir fig. 47). La persistance de ce rythme dans des conditions de milieu constamment favorables à la croissance et, dans ces mêmes conditions, la désynchronisation des rythmes d'un arbre à l'autre, témoignent de l'origine interne du phénomène.

La croissance rythmique endogène a été mise en évidence et étudiée chez *Thea sinensis* L. (Bond, 1942), *Theobroma cacao* L. (Greenwood et Posnette, 1950), *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. (Dubois, 1962 ; Hallé et Martin, 1968),

Quercus spp. (Lavarenne-Allary, 1965), *Cephalotaxus* sp. (Nozeran et Bompar, 1965), *Mangifera indica* L. (Holdsworth, 1963 ; Scarrone, 1964, 1965, 1966) et *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. (Lowe, 1968). Elle caractérise le tronc dans les modèles de Fagerlind, d'Aubréville, de Scarrone, de Massart ; elle s'étend à la totalité des axes aériens dans le modèle de Rauh.

La croissance rythmique du méristème apical du tronc s'accompagne souvent de l'émission périodique d'axes latéraux subapicaux groupés en pseudo-verticilles. C'est par ce mécanisme que s'édifient les arbres à étages tels que *Terminalia* (modèle d'Aubréville), *Ceiba* et *Diospyros* (modèle de Massart).

Les figures 76.3 et 76.4 montrent la transformation d'un sympode en un axe à croissance rythmique endogène. Bien que la nature intime de cette transformation reste à établir, la présence de ces deux dispositions dans un même genre (*Theobroma*, par exemple) montre qu'il est légitime de les considérer, au moins dans certains cas, comme apparentées.

Le fonctionnement indéfini continu. — L'abolition du rythme endogène (fig. 76.5), dont nous émettons l'hypothèse qu'elle est l'aboutissement de la phylogenèse des fonctionnements méristématiques, joue elle aussi un grand rôle dans l'évolution des formes ; elle permet l'apparition du modèle de Petit à partir du modèle de Fagerlind, du modèle d'Attims à partir du modèle de Rauh, du modèle de Roux à partir du modèle de Massart.

La croissance de l'axe édifié par un méristème présentant ce type de fonctionnement peut être temporairement interrompue par des conditions externes défavorables ; elle ne cesse irréversiblement que si cet axe meurt.

La différenciation morphologique, qui ne s'exprime plus au niveau du méristème à fonctionnement continu, s'exprime, sous l'influence de ce méristème, dans les organes latéraux qui résultent de son fonctionnement.

Bancilhon (1965) démontre expérimentalement, chez diverses espèces herbacées du genre *Phyllanthus*, que « le méristème apical de l'axe orthotrope est responsable de l'induction de la différenciation d'ébauches de rameaux dans le sens plagiotope ». L'architecture de l'ensemble de la plante découle, en fait, du « rôle organisateur » de ce méristème.

De la même façon, Dyanat-Nejad (1968) démontre que chez le Cacaoyer « la plagiotropie des racines latérales précoces est induite par le méristème orthotrope de la racine principale ».

En résumé, dans le fonctionnement défini, le méristème s'autodifférencie, tandis que dans le fonctionnement indéfini, il induit la différenciation des organes latéraux.

L'autodifférenciation peut-elle être, dans certains cas, une disposition acquise secondairement ? L'apparition du modèle de Troll à partir du modèle de Roux en serait un exemple, que schématisent les figures 76.6 et 76.7. L'autodifférenciation peut aussi apparaître à titre d'anomalie : nous interprétons de

cette façon les cas de différenciation de l'apex en feuille, observés chez les plantules de divers arbres (*Ochroma lagopus*, F. Hallé, n° 985 ; *Hevea brasiliensis*, F. Hallé, n° 1247 ; fig. 76.8 et 76.9).

Transformations pathologiques ou expérimentales d'un modèle en un autre

La constance architecturale au niveau de l'espèce présente quelques exceptions, d'origine pathologique ou expérimentale, qu'il est intéressant d'examiner à la lumière de ce qui vient d'être dit des fonctionnements méristématiques.

Carrière (1859, cité par Debazac, 1966) décrit une anomalie de la croissance du Sapin (*Abies alba* Mill., var. *columnaris*), dans laquelle les branches ne sont plus groupées en pseudo-verticilles, mais insérées de façon diffuse tout au long du tronc. C'est probablement à une modification dans le rythme de croissance du tronc qu'est due cette apparition du modèle de Roux dans une espèce normalement construite selon le modèle de Massart.

Guinier (1935) signale une autre anomalie de la croissance du Sapin, dans laquelle le tronc n'émet plus aucune ramification latérale. L'arbre reste monocaule ; c'est donc le modèle de Corner qui se trouve réalisé.

Nous avons pu constater la même anomalie chez divers Pins tropicaux (*Pinus caribaea* Morelet, *P. khasya* Royle, *P. merkusii* Jungh. et de Vriese, *P. patula* Sch. et Dep.) cultivés, hors de leurs aires d'origine, dans des conditions écologiques non optimales. Kummerov (1962) fait des observations analogues chez *Pinus radiata* D. Don. L'abolition du rythme de croissance entraîne la suppression complète de toute ramification, à l'exception des brachyblastes (fig. 76.10, 76.11 et 77).

Chez l'Hévée, l'un de nous a observé, et provoqué expérimentalement, une anomalie identique connue sous le nom de « lamp-brush ». La ramification étant, dans cette espèce, strictement liée au rythme de croissance, l'acquisition d'un fonctionnement méristématique continu entraîne la réalisation d'un Hévée monocaule, d'ailleurs à croissance remarquablement rapide, mais stérile (Hallé et Martin, 1968). Chez l'Hévée, comme chez les Pins, qui normalement réalisent le modèle de Rauh, on peut donc voir apparaître, à titre d'anomalie, le modèle de Corner.

Chez une Rhamnacée, *Paliurus australis* Gaertn., qui normalement présente des branches latérales plagiotropes insérées sur un tronc vertical, Roux (1968) obtient, par étiolement, la transformation précoce du tronc en axe plagiotope : c'est la réalisation expérimentale du modèle de Troll. Cette autodifférenciation du méristème apical du tronc doit intervenir fréquemment dans les conditions naturelles, si l'on en juge par le grand nombre de familles, voire même de genres, qui réalisent à la fois des arbres aux axes dimorphes (modèles de Roux et de Massart) et des arbres plagiotropes (modèle de Troll).

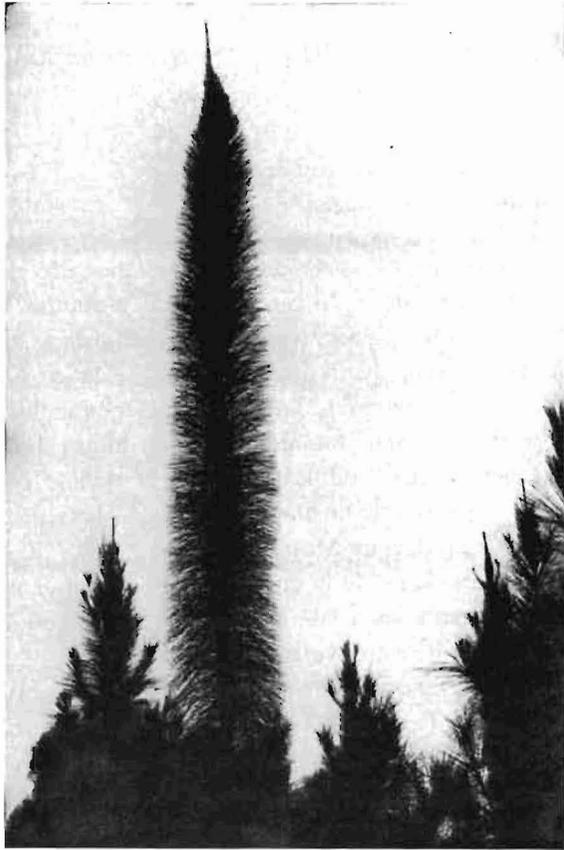


FIG. 77. — *Pinus caribaea* Morelet, originaire des hautes régions d'Amérique centrale ; chez certains individus, la croissance est continue, et la ramification se limite à l'émission de brachyblastes. Altitude 700 m, Plateaux Batékés, Congo Brazzaville.

A l'inverse, nous avons obtenu chez *Cordia* cf. *cylindristachya* R. S., cultivé sous abri, quelques individus construits selon le modèle de Massart, quoiqu'à étages peu nets. Dans ses stations naturelles à la Martinique, et dans les serres mal éclairées, cette espèce appartient au modèle de Troll.

CHAPITRE V

ARCHITECTURE ET BIOGÉOGRAPHIE

La forêt dense tropicale humide est incontestablement le type de végétation le plus riche en formes d'arbres ; toutes les formes que nous avons recensées au cours de ce travail y sont représentées, ce qui plaide en faveur de leur origine tropicale. Les mêmes formes se retrouvent dans les forêts tropicales continentales américaines, africaines et asiatiques, et dans des proportions qui semblent comparables.

A mesure que l'on s'éloigne de la bande forestière équatoriale, les rigueurs climatiques éliminent un nombre de plus en plus élevé de modèles d'arbres, de sorte que quelques-uns d'entre eux seulement atteignent les zones de hautes latitudes : il est légitime de les considérer comme les plus compétitifs.

En Europe, deux modèles prédominent très largement, celui de Rauh et celui de Troll ; la famille des Fagacées, avec le Chêne et le Hêtre, les contient à elle seule tous les deux. Il faut y ajouter le modèle de Champagnat, que l'on retrouve chez de nombreux buissons, ainsi que le modèle de Massart, réalisé par quelques Gymnospermes telles que l'If et le Sapin, et quelques Angiospermes d'affinité tropicale, telles que le Houx.

Les modèles de Rauh et de Troll, si dissemblables soient-ils, présentent au moins un caractère commun, qui est l'équivalence de leurs axes aériens, tous orthotropes dans un cas, tous plagiotropes dans l'autre.

Cette équivalence structurale et fonctionnelle, à laquelle s'ajoute l'intensité de la ramification, remarquable dans ces deux modèles, semble avoir été favorisée par la sélection, probablement parce qu'elle confère une grande souplesse au développement de la cime, et permet une régénération facile des parties brisées ; ce pourrait être une interprétation de la prédominance des modèles de Troll et de Rauh dans les flores forestières actuelles, sous les Tropiques comme en Europe.

Il faut noter, enfin, que si plusieurs modèles n'ont pu atteindre les hautes latitudes sous forme d'arbres, ils les ont atteintes sous forme d'herbes.



CHAPITRE VI

ARCHITECTURE ET TYPES BIOLOGIQUES LA NOTION DE MINIATURISATION

Nous avons montré, dans les pages précédentes, que certains modèles architecturaux étaient susceptibles de s'adapter à la réalisation de plusieurs types de plantes ligneuses : arbres de première grandeur, arbres moyens, lianes ligneuses, arbustes et buissons. Ce processus de réduction peut se poursuivre plus loin encore, et conduire à la réalisation d'arbrisseaux sous-ligneux, d'herbes vivaces, de lianules herbacées, d'herbes bisannuelles ou annuelles, d'éphémérophytes.

En accélérant les séquences de différenciation, et en diminuant la durée du cycle biologique, la miniaturisation augmente la compétitivité du modèle architectural, sans en altérer qualitativement la définition. L'espèce miniaturisée est alors capable de s'implanter, hors de la forêt tropicale, dans des milieux écologiquement plus rudes : les herbes tropicales sont fréquemment des plantes pionnières (épiphytes, orophytes, rudérales, plantes des bowals, des marais, des inselbergs, plantes des bords de routes, plantes des dunes et des plages). La miniaturisation favorise particulièrement l'implantation sous des climats présentant une mauvaise saison marquée, sèche ou froide ; l'édification d'un appareil végétatif de petites dimensions reste possible pendant la bonne saison.

L'exemple du modèle de Holttum est particulièrement significatif ; tant qu'elle reste liée au port arborescent, c'est-à-dire à un cycle biologique long, la monocarpie implique une faible rentabilité sexuelle, et elle tend à être éliminée de la compétition interspécifique ; d'où la rareté des arbres monocarpiques. Mais l'abandon du port arborescent, et la miniaturisation, semblent avoir donné un essor considérable au modèle de Holttum, très fréquemment réalisé chez les herbes, thérophytes ou bisannuelles, jusque dans les plus hautes latitudes.

Il en va de même pour le modèle de Tomlinson, dont la miniaturisation conduit à l'architecture de très nombreuses espèces herbacées, Marantacées, Zingibéracées, Graminées en particulier.

De nombreuses herbes rudérales, tropicales et tempérées, sont construites selon le modèle de Leeuwenberg (*Acanthospermum hispidum* D. C., *Spigelia anthelmia* L.), le modèle de Roux (*Phyllanthus urinaria* L.) ou le modèle de Troll (*Sida carpinifolia* L.).

Le modèle de Chamberlain, miniaturisé, est fréquent chez les plantes à bulbes, comme *Endymion non-scripta* ou *Lilium candidum*, ou à tubercules, comme *Amorphophallus* (Meusel, 1951 ; Holttum, 1955) ou *Arum maculatum* (Wardlaw, 1968). L'architecture articulée linéaire convient, en effet, au mode de vie des géophytes en climats contrastés, chaque saison favorable permettant la réalisation d'un nouvel article.

Une étude architecturale des herbes tropicales et tempérées devrait mettre en évidence bien d'autres exemples de miniaturisation de modèles actuellement connus sous leur forme arborescente ; la comparaison précise des formes d'arbres et des formes d'herbes correspondantes devrait permettre de comprendre les liens qui les unissent, et d'élucider le mécanisme même de la miniaturisation.

Brazzaville, Cayenne.

Juin 1969.



SUMMARY

Studies on tree form so far have been the exception in tropical Botany, as the main lines of this science accorded but little attention to structural characters, owing, maybe, to their all but complete independence of taxonomic ones.

The species cited in this book belong to the markedly unvarying environment of the Rain Forests of Congo, Ivory Coast, the Guianas, Gabon and the Lesser Antilles, where very ancient tree forms can and do coexist with more recent ones. We mainly restricted ourselves to the study of understorey species and young stages of big trees, as giant ones defy any endeavour of morphologic analysis, their architecture consisting chiefly of the extended accumulation of irreversible, environment-induced, characters which, in the long run, completely screen off the purely endogenous ones.

Indeed, we may distinguish three stages in tree life, the first one beginning at germination and ending when all definitive morphogenetic processes and rhythms are at work, the second ("microclimatic") one lasting as long as those morphogenetic forces can express themselves freely, i.e. in the near-optimal microclimate of the Rain Forest, and lastly the third («macroclimatic») stage, with macroclimatic factors drastically disturbing the endogenous architecture.

Tropical tree crops enabled us to study vast monospecific and homogenous tree populations. For wild species, we always preferred to grow them, using simple means of protection against ecological traumatism, e.g. concrete boxes filled with good earth in an insect-screened shack, in order to observe their unstinted development from the seed to the first functional flowers.

Tree architecture is the result of meristematic development. To describe this process, we first define *differentiation* as a qualitative change respectively on biochemic, cytologic, histologic and morphologic level; we often use the word to refer to the *visible appearance of a differentiated organ*. A *dedifferentiation* or rejuvenation is a return to an earlier stage of differentiation. Sexuality generally coincides with a complete dedifferentiation, the zygote being totipotent.

The progressive appearance of several stepped differentiations according to a genetically ordained program is called *differentiation sequence* and determines the biological cycle of a species. Considering organisms *embryonary* as long as new differentiations appear, one might deem this stage to cover the whole of plant-life. The *environment* quantitatively affects the differentiation sequence.

One step of a differentiation sequence conditions the following one. Blocking one step is blocking the rest of the sequence : sexual differentiation being the last step, morphogenetic abnormalities often involve sterility. Normally, a differentiation sequence is non-linear, branched. A *vegetative axis*, generally still capable of rejuvenation, is the expression of one of the lower differentiation-levels. Such an axis may assume many different forms, the differentiation of which may be reversible or not (long or short, vertical or horizontal, sterile or fertile, etc.). The degree of *axial polymorphism* in one tree determines its architecture.

An analysis of meristematic behaviour and branching systems in trees led us to distinguish 21 simple morphogenetical tree models. We prefer the notion of « model », allowing for minor architectural variations, to that of « type », often used with a different meaning (cf. taxonomy). Included in four categories of increasing structural complexity, and dedicated to botanists whose work contributed to their comprehension, these models are the following ones :

1. UNBRANCHED TREES (e.g. Pawpaw, Oil Palm) : model of Holttum (fig. 2.4 to 2.6), model of Corner (fig. 2.1 to 2.3).
2. BRANCHED TREES :
 - a) *Vegetative axes all equivalent, all orthotropic* (e.g. Cassava, Frangipani) : model of Tomlinson (fig. 10.1 and 10.2), model of Chamberlain (fig. 10.4 to 10.6), model of Leeuwenberg (fig. 15.3 and 15.4), model of Schoute (fig. 21).
 - b) *Vegetative axes differentiated* (e.g. Coffee, Cocoa, Cotton) : model of Kwan-Koriba (fig. 22), model of Prévost (fig. 23.1 to 23.4), model of Fagerlind (fig. 32.7), model of Petit (fig. 32.9), model of Aubréville (fig. 38.2), model of Scarrone (fig. 41.3 and 41.4), model of Rauh (fig. 41.7), model of Attims (fig. 50), model of Nozeran (fig. 52.4), model of Massart (fig. 66.3), model of Roux (fig. 60.3), model of Cook (fig. 63.1 and 63.3).
 - c) *Vegetative axes showing a mixed structure* (e.g. Soursop, Flame of the Forest, Guava) : model of Champagnat (fig. 66), model of Mangenot (fig. 68), model of Troll (fig. 69).

We estimate the number of species in the African Rain Forest conforming to the above models at less than 25 % out of the total, the others being either insufficiently known, or belonging to more complex models (e.g. those of the higher latitudes).

Most of the described models can be found back among the *fossil tree species* the architecture of which is known by reconstruction (fig. 74 et 75).

A survey of tree architecture within the *taxonomic* frame of reference shows that it is a constant character on the specific level and mostly so inside the genus, though here we find polymorphic exceptions, generally with a large geographic distribution. Within one family, most often several models can be found (Table, pp. 141-142).

However, whereas some families are « architecturally rich », others are « architecturally poor ». Architectural richness is *not* correlated with richness in species. On the other hand, many architectural convergences do exist between taxonomically remote groups, even in rare models such as that of Nozeran (see list on page 93).

The study of meristematic behaviour led us to formulate some hypotheses concerning the *phylogenetic aspects* of this function. In it, we distinguish three phylogenetic steps : definite behaviour, indefinite rhythmic behaviour and indefinite continuous behaviour. Figure 76 summarizes those hypothetical connections between them of which there is a beginning of experimental proof.

Apical meristems behaving definitely pass through the whole differentiation sequence, ending up with an irreversible differentiation (e.g. flowering) which finishes off all meristematic activity. One solution to assure individual survival, then, is the formation of relay axes, one series of which may differentiate into a sympodial trunk.

Another solution is indefinite behaviour of the meristem, occurring when differentiations beyond a certain step of the sequence are no further realized by the meristem itself but, under its influence, by lateral organs. This allows the growth of a monopodial trunk. Different meristems of a tree do not necessarily acquire indefinite behaviour at the same time : there are species with definitely functioning trunk meristems and indefinitely behaving branch meristems as well as the reverse.

An indefinite meristem still can express *rhythmic* change of differentiation and dedifferentiation. In our opinion, the abolition of rhythm, entailing *continuous* growth, is the final issue of this phylogenetic pathway. The organization of lateral meristematic behaviour by indefinitely behaving apical meristems has been made plausible by the experiments of Bancelhon (1965), Dyanat-Nejad (1968) and Roux (1968).

Autodifferentiation of the apical meristem seems to be, in some instances, a secondarily acquired pattern, as is shown by some teratological forms and by experimental transformation of certain models into others (model of Rauh in that of Corner, model of Roux in that of Troll).

Comparing the architectural richness of *biogeographic* areas, one remarks that there are less models as one turns away from the tropics. We may assume that only the most competitive ones are able to survive in less favourable regions. The universal predominance of the models of Troll and Rauh, maybe

BIBLIOGRAPHIE

- ABEELE (M. VAN DEN) et PUT (R. VAN DEN). 1956. — *Les principales cultures du Congo belge*. Ministère des Colonies, Bruxelles, 932 pages.
- AKE-ASSI (L.). 1963. — Contribution à l'étude floristique de la Côte d'Ivoire et des territoires limitrophes. Encyclopédie biologique, Lechevallier, Paris, 321 pages. *Thèse Fac. Sci. Paris*.
- ALLEN (P. H.). 1956. — *The Rain Forests of Golfo Dulce*. University of Florida Press, Gainesville, Fla., U.S.A.
- ANDREWS (H. N. J.). 1967 (3^e éd.). — *Studies in Paleobotany*. (1^{re} éd. 1961.) John Wiley & Sons, Inc., New York.
- ANDREWS (H. N. J.) et MURDY (W. H.). 1958. — Lepidophlois and ontogeny in arborescent Lycopods. *Am. J. Bot.*, **45** : 552-560.
- ARNDT (C. H.). 1929. — Configuration and some effects of light and gravity on *Coffea arabica* L. *Am. J. Bot.*, **16** : 173-178.
- ATTIMS (Y.) et CREMERS (G.). 1967. — Les radicules capillaires des Palétuviers dans une mangrove de Côte d'Ivoire. *Adansonia*, série 2 ; **7**, 4 : 547-551.
- ATTIMS (Y.) 1969. — Morphogenèse de quelques espèces du genre *Gossypium* L. Rapport de stage, *ORSTOM*, 29 pages dact.
- AUBREVILLE (A.). 1959. — *La flore forestière de la Côte d'Ivoire*. (2^e édition révisée.) C.T.F.T., Nogent-sur-Marne.
- AUBREVILLE (A.). 1964. — Les Sapotacées. Taxonomie et phytogéographie. *Adansonia*, mémoire n° 1, 157 pages.
- AYMONIN (G.). 1966. — *Thyméléacées*. Dans Flore du Gabon, **11**. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- BANCILHON (L.). 1965. — Sur la mise en évidence d'un rôle « organisateur » du méristème de l'axe orthotrope de *Phyllanthus*. *C. R. Acad. Sci.*, **260** : 5237-5239.
- BECK (C. B.). 1962. — Reconstructions of *Archaeopteris* and further considerations of its phylogenetic position. *Am. J. Bot.*, **49**, 4 : 373-382.
- BOND (T. E. T.). 1942. — Studies in the vegetative growth and anatomy of the Tea plant (*Camellia thea* Link.) with special reference to the Phloem. I. The flush shoot. *Annals of Botany*, N.S., **6**, 24 : 607-629.
- BOUILLENNE (R.). 1924. — Les racines échasses de *Iriartea exorrhiza* Mart. (Palmiers) et de *Pandanus* div. sp. (Pandanaçées). *Mém. Cl. Sci. Acad. R. Belg.*, 2^e sér. ; **8** : 45 pages.
- BOUREAU (E.). 1964. — *Traité de Paléobotanique.*, **3**. Sphenophyta. Noeggerathiophyta. Masson et C^{ie} édit., Paris, 544 pages.
- BOWER (F. O.). 1963 (reprint). — *The Ferns (Filicales)*. Today and tomorrow's Book Agency, New Delhi.
- BRINK (R. A.). 1962. — Phase change in higher plants and somatic cell heredity. *Quart. Rev. Biol.*, **37** : 1-22.
- BROOKS (E.) et GUARD (A.). 1952. — Vegetative anatomy of *Theobroma cacao* L. *Botanical Gazette*, **113**, 4 : 444-454.

- BUVAT (R.). 1955a. — Sur la structure et le fonctionnement du point végétatif de *Selaginella caulescens* Spring. var. *amoena*. *C. R. Acad. Sci.*, **241** : 1833-1836.
- BUVAT (R.). 1955b. — Fonctionnement de l'apex des tiges dichotomes et bistéliques de *Selaginella kraussiana* Brown. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **241** : 1979-1982.
- CACHAN (P.). 1963. — Signification écologique des variations microclimatiques verticales dans la forêt sempervirente de basse Côte d'Ivoire. *Ann. Fac. Sci. Dakar*, **8** : 89-155.
- CACHAN (P.) et DUVAL (J.). 1963. — Variations microclimatiques verticales et saisonnières dans la forêt sempervirente de basse Côte d'Ivoire. *Ann. Fac. Sci. Dakar*, **8** : 5-87.
- CARVALHO (A.), KRUG (C. A.) et MENDES (J. E. T.). 1950. — O dimorfismo dos ramos em *Coffea arabica* L. *Bragantia*, **10** : 151-159.
- CARVALHO (A.) et ANTUNES FILHO (M.). 1952. — Novas observações sobre o dimorfismo dos ramos em *Coffea arabica*. *Bragantia*, **12** : 81-84.
- CHAMBERLAIN (C. J.). 1911. — The adult Cycad trunk. *Botanical Gazette*, **52**, 2 : 81-104.
- CHAMPAGNAT (P.). 1947. — Les principes généraux de la ramification des végétaux ligneux. *Revue Horticole*, **2143** : 335-341.
- CHAMPAGNAT (P.). 1949. — Ramification à régime rythmique et anisophyllie chez les végétaux ligneux supérieurs. *Lilloa*, **16** : 161-191.
- CHAMPAGNAT (P.). 1954. — Recherches sur les rameaux anticipés des végétaux ligneux. *Rev. Cytol. et Biol. vég.*, **15** : 1-51.
- CHAMPAGNAT (P.). 1965a. — Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons : dominance apicale et phénomènes analogues. *Encycl. Plant. Phys.*, **15**, 1 : 1106-1164.
- CHAMPAGNAT (P.). 1965b. — Rameaux courts et rameaux longs : problèmes physiologiques. *Encycl. Plant. Phys.*, **15**, 1 : 1165-1171.
- CHARRIER (A.). 1969. — Contribution à l'étude de la morphogenèse et de la multiplication végétative du Cacaoyer (*Theobroma cacao*). *Café, Cacao, Thé* (à paraître).
- COOK (O. F.). 1903. — The culture of the Central American Rubber tree. *Bull. U. S. Dept. Agric.*, **49** : 1-86.
- COOK (O. F.). 1911. — Dimorphic branches in tropical crop plants : Cotton, Coffee, Cacao, the central American Rubber tree, and the Banana. *Bull. U. S. Dept. Agric.*, **198** : 1-64.
- COOK (O. F.). 1916. — Branching and flowering habit of Cacao and Pataste. *Contrib. U. S. National Herbarium*, **17**, 8 : 609-625.
- CORNER (E. J. H.). 1949. — The Durian theory or the Origin of the Modern Tree. *Annals of Botany, N.S.*, **13**, 52 : 367-414.
- CORNER (E. J. H.). 1952. — *Wayside Trees of Malaya*. **2 Vol.**, The Government Printer, Singapore.
- CORNER (E. J. H.). 1954. — *The Evolution of Tropical Forest : Evolution as a Process*. Allen & Unwin, London.
- CORNER (E. J. H.). 1964. — *The Life of Plants*. Weidenfeld and Nicholson, London.
- CORNER (E. J. H.). 1966. — *The Natural History of Palms*. Weidenfeld and Nicholson, London, 393 pages.
- CORSIN (P.). 1948. — Reconstruction de Pécoptéridés. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, **67** : 12-19.
- COTTON (A. D.). 1935. — The taxonomy and origin of the Arborescent Senecios of Equatorial Africa. *Zesde Int. Bot. Congr., Amsterdam, Proc.*, **2** : 305-306.
- COTTON (A. D.). 1944. — The megaphytic habit in the tree senecios and other genera. *Proc. Linn. Soc. London, Session* **156** : 158-168.
- CRIDLAND (A. A.). 1964. — Amyelon in American coal-balls. *Palaeontology*, **7**, 2 : 186-209.
- DAMPTEY (H. B.) et LONGMAN (K.). 1965. — Main stem and branch growth in *Terminalia ivorensis* A. Chev. Conference Report, 5th Conference of the W.A.S.A. *J. W. Afr. Sci. Ass.*, **10**, 1 : 69.

- DARWIN (C.). 1839. — *Journal of researches into the geology and Natural history of the various countries visited by H. M. S. Beagle from 1832 to 1836*. London.
- DAVIS (T. A.). 1961. — Importance des racines aériennes du Cocotier (*Cocos nucifera*). *Oléagineux*, **16**, 11 : 653-661.
- DEBAZAC (E. F.). 1963. — Morphologie et sexualité chez les Pins. *Revue forestière française*, **4** : 293-303.
- DEBAZAC (E. F.). 1966. — La morphogenèse chez les Pinacées et ses rapports avec les caractères biologiques des espèces et la classification. *Colloque de Montpellier* (avril 1965). *Mém. Soc. Bot. Fr.* : 72-83.
- DE CANDOLLE (A. P.). 1818. — *Regni vegetabilis systema naturale*. Paris.
- DICKSON (A.). 1873. — On the phyllotaxis of *Lepidodendron*. *Trans. Proc. Edinburgh Bot. Soc.*, **11**: 145-147.
- DORMER (K. J.). 1945. — On the absence of a plumule in some leguminous seedlings. *New Phytol.*, **44**, 1 : 25-28.
- DORMER (K. J.). 1953. — A study of Phyllotaxy in the genus *Cassia*. *New Phytol.*, **52**, 3 : 313-315.
- DRUDE (O.). 1928. — *Pflanzengeographische Ökologie*. *Abderhalden's Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, **11**, 4. Berlin und Wien.
- DUBOIS (P.). 1962. — Contribution à l'étude de la croissance par poussées successives chez *Hevea brasiliensis* Müll. Arg. *Agricultura*, Louvain : 125-149.
- DUCKE (A.). 1930. — *Pentagonia gigantifolia* Ducke sp. nov. *Archiv. Jard. Bot. Rio de Janeiro*, **5** : 181.
- DYANAT-NEJAD (H.). 1968. — Etude expérimentale du polymorphisme des racines de la jeune plante de Cacaoyer. *Thèse 3^e Cycle, Fac. Sci. Orsay*.
- EGGERT (D. A.). 1961. — The ontogeny of carboniferous arborescent *Lycopida*. *Paleontographica*, Abt. **B** : 43-92.
- EMBERGER (L.). 1960. — Les Végétaux vasculaires. Dans : CHADEFAUD et EMBERGER, *Traité de Botanique systématique*, **2**, Masson et C^{ie} édit., Paris.
- EMBERGER (L.). 1968 (2^e édit.). — *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants*. Masson et C^{ie} édit., Paris, 758 pages.
- ERRERA (L.). 1906. — Conflits de préséance et excitations inhibitoires chez les végétaux. *Rec. Inst. Bot. Léo Errera Brux.*, **6**.
- FAGERLIND (F.). 1943. — Die Sproßfolge in der Gattung *Randia* und ihre Bedeutung für die Revision der Gattung. *Ark. Bot.*, **30 A**, 7 : 1-57.
- FARRON (C.). 1968. — Contribution à la taxonomie des Ourateae (Ochnacées) d'Afrique. *Candollea*, **23**, 2 : 177-228.
- FERRAND (M.). 1944. — *Phytotechnie de l'Hévéa* (*Hevea brasiliensis*). *Botanique-Amélioration-Culture et exploitation*. Maison Rustique, Gembloux, Paris.
- FLORIN (R.). 1944. — Die Koniferen des Oberkarbons und des Unteren Perms. *Palaeontographica*, **85 B** : 365-654.
- FRANK (A. B.). 1868. — Über die Einwirkung der Gravitation auf das Wachstum einiger Pflanzentheile. *Bot. Ztg.*, **26** : 873-882.
- FRIES (R. E.). 1959. — Annonaceae. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Engler & Prantl, **17 a 2** : 1-171.
- GARRISON (R.) et WETMORE (R. H.). 1961. — Studies in shoot tip abortion : *Syringa vulgaris*. *Am. J. Bot.*, **48** : 789-795.
- GOLDRING (W.). 1924. — The Upper Devonian forest of seed ferns in eastern New York. *N. Y. State Mus. Bull.*, **251** : 50-72.
- GRACE SMITH (F.). 1907. — Morphology of the trunk and development of the microsporangium of Cycads. *Bot. Gaz.*, **43** : 187-204.

- GRAF (A. B.). 1963. — *Exotica 3*. Pictorial Cyclopædia of Exotic Plants. Rutherford, U.S.A.
- GRAND'EURY (C.). 1877. — Flore Carbonifère du Département de la Loire et du Centre de la France. *Mém. Acad. Sci. Paris*, **24** : 624 pages.
- GREENWOOD (M.) et POSNETTE (A. F.). 1950. — The growth flushes of Cacao. *J. Hort. Sci.*, **25** : 164-174.
- GREGUSS (P.). 1961. — Ramification of *Sigillaria* and *Lepidodendron* and the telome theory. *Phytomorphology*, **11**, 3 : 243-248.
- GUILLIERMOND (A.) et MANGENOT (G.). 1960 (2^e édit.). — *Précis de Biologie végétale*. Masson et C^{ie} édit., Paris.
- GUINIER (P.). 1935. — Une curieuse mutation chez le Sapin (*Abies alba*) : les Sapins sans branches. *C. R. S. Soc. Biol. Nancy*, **119** : 863-864.
- GUINOCHET (M.). 1965. — *Notions fondamentales de Botanique générale*. Masson et C^{ie} édit., Paris.
- HALL (C. J. J. VAN). 1932. — *Cacao*. Mcmillan & Co. Ltd., London, 514 pages.
- HALLÉ (F.). 1962. — Biologie et position taxonomique du genre *Atractogyne* (L.) Pierre (Rubiaceae). *Adansonia*, N.S., **2**, 2 : 309-321.
- HALLÉ (F.). 1965. — Les stolons de la Fougère arborescente *Cyathea manniana* Hooker. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **261** : 2935-2938.
- HALLÉ (F.). 1966. — Etude de la ramification du tronc chez quelques Fougères arborescentes. *Adansonia*, N.S., **6**, 3 : 405-424.
- HALLÉ (F.). 1967. — Etude biologique et morphologique de la tribu des Gardéniées (Rubiacées). *Mém. ORSTOM*, **22** : 1-30, Paris.
- HALLÉ (F.) et MARTIN (R.). 1968. — Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. Euphorbiacées-Crotonoïdées). *Adansonia*, N.S., **8**, 4 : 475-503.
- HALLÉ (N.). 1963. — Espèces africaines nouvelles de *Bertiera* (Rubiacées). *Adansonia*, N.S., **3**, 2 : 294-306.
- HALLÉ (N.). 1964. — Précisions sur une Rubiacée méconnue appartenant au genre *Bertiera*. *Adansonia*, N.S., **4**, 3 : 457-459.
- HALLÉ (N.). 1965. — Présentation de quelques formes ligneuses simples de la forêt de Bélinga (Gabon). *Biologica Gabonica*, **1**, 3 : 247-255.
- HALLÉ (N.). 1968. — *Monosalpynx* N. Hallé, nouveau genre de Gardéniées d'Afrique voisin de *Didymosalpynx* Keay emend. N. Hallé (Rub.). *Adansonia*, N.S., **8**, 3 : 367-372.
- HALLÉ (N.) et AKE ASSI (L.). 1962. — Le genre *Chytranthus* (Sapindacées) en Côte d'Ivoire. *Adansonia*, N.S., **2**, 2 : 291-299.
- HENRY (P.). 1948. — Un *Elaeis* remarquable : le Palmier à huile vivipare. *Rev. Bot. Appl.*, **28** : 311-312, 422-427.
- HENRY (P.). 1959. — Croissance et développement chez *Elaeis guineensis* Jacq. de la germination à la première floraison. *Revue générale de Botanique*, **56** : 5-30.
- HENRY (P.) et SCHEIDECKER (D.). 1953. — Nouvelle contribution à l'étude des *Elaeis* vivipares. *Oléagineux*, **8**, 10 : 681-688.
- HEPPER (F. N.) et KEAY (R. W. J.). 1963 (2^e éd.). — *Rubiaceae*, in *Flora of West Tropical Africa*, **2**. London.
- HESLOP-HARRISON (J.). 1967. — Differentiation. *Ann. Rev. Pl. Phys.*, **18** : 325-348.
- HIMME (M. VAN). 1959. — Etude du système racinaire du Cacaoyer. *Bull. Agric. Congo belge*, **50** : 1541-1600.
- HIRMER (M.). 1927. — *Handbuch der Paläobotanik*. **1**. Thallophyta-Bryophyta-Pteridophyta. Oldenbourg, Munich, Berlin.
- HIRMER (M.). 1933. — Rekonstruktion von *Pleuromeia sternbergi* Corda, nebst Bemerkungen zur Morphologie der Lycopodiales. *Palaeontographica*, **78 B** : 47-56.

- HOLDSWORTH (M.). 1963. — Intermittent growth of the Mango tree. *J. West African Sc. Ass.*, **7**, 2 : 163-171.
- HOLTUM (R. E.). 1955. — Growth-habits in Monocotyledons. Variations on a theme. *Phytomorphology*, **5** : 399-413.
- HOLTUM (R. E.). 1961. — *Plant Life in Malaya*. Longmans, Green and Co. Ltd., London.
- HOLTUM (R. E.). 1963. — Cyatheaceae. In *Flora Malesiana*, sér. 2 ; **1**, 2 : 65-176.
- HUMBOLDT (A. VON). 1808. — *Ansichten der Natur mit wissenschaftlichen Erläuterungen*. Tübingen.
- HUMPHRIES (E. C.) et MCKEE (R. K.). 1944. — Dormancy of cacao buds (II). Carbohydrate changes during the development of a flush. *Eleventh Ann. Rept. Cacao Research, Trinidad* : 33-36.
- IRVINE (F. R.). 1961. — *Woody Plants of Ghana, with Special Reference to their Uses*. Oxford Univ. Press, Oxford, 861 pages.
- JANVILLE (P. DE). 1902. — *Atlas de poche des plantes utiles des pays chauds les plus importantes pour le commerce*. Paris, Librairie des Sciences naturelles.
- JENIK (J.). 1967. — Root adaptations in West African trees. *Journ. Linn. Soc. Bot., London*, **60** : 25-29.
- JUMELLE (H.). 1945. — Palmiers. Dans *Flore de Madagascar et des Comores, Tananarive*.
- KEAY (R. W. J.). 1958. — *Flora of West Tropical Africa*, **1**, (2nd ed.). London.
- KOZLOWSKI (T. T.). 1963. — Growth characteristics of forest trees. *J. Forestry*, **61**, 655-662.
- KOZLOWSKI (T. T.). 1964. — Shoot growth in woody plants. *Bot. Rev.*, **30** : 335-392.
- KRAUSE (K.). 1921. — Über einen hapaxanthen Baum. *Mitt. dtsh. Dendr. Ges.* : 204-206.
- KUMMEROV (J.). 1962. — Growth anomalies in *Pinus radiata* under tropical conditions. *Ber. dtsh. Bot. Ges.*, **75**, 2 : 37-40.
- 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 resting bud. *Garden's Bull. Singapore*, **17**, 1 : 11-81.
- LANG (A.). 1965. — Progressiveness and contagiousness in plant differentiation and development. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Springer Verlag, Berlin. *Encycl. Plant Phys.*, **15**, 1 : 409-422.
- LAVARENNE-ALLARY (S.). 1965. — Recherches sur la croissance des bourgeons de Chêne et de quelques autres espèces ligneuses. *Ann. Sci. Forest.*, **22**, 1 : 1-203. Nancy.
- LEENHOUTS (P. W.). 1962. — Loganiaceae. *Flora Malesiana*, sér. 1 ; **6**, 2.
- LEEUEWENBERG (A. J. M.). 1958. — The Gesneriaceae of Guiana. *Thèse Fac. Sci. Utrecht. Acta Bot. Neerl.*, **7** : 291-444.
- LEEUEWENBERG (A. J. M.). 1961. — The Loganiaceae of Africa. I. Anthocleista. *Acta Bot. Neerl.*, **10** : 1-53.
- LEEUEWENBERG (A. J. M.). 1969. — The Loganiaceae of Africa. VIII. Strychnos III. Revision of the African species with notes on the extra-african. *Med. Landb. Hog. Wageningen, Pays-Bas*, **69**, 1 : 1-316.
- LENT (R.). 1966. — The origin of the cauliflorous inflorescence of *Theobroma cacao*. *Turrialba*, **16** : 352-358.
- LÉONARD (J.). 1957. — Genera des Cynometreae et des Amherstieae africaines (*Leguminosae-Caesalpinioideae*). Essai de blastogénie appliquée à la systématique. *Mém. Acad. R. Belg., Cl. Sci.*, **30**, 2 : 1-314.
- LJASHENKO (N. I.). 1967. — La différenciation de l'apex d'un rameau sympodial de quelques espèces ligneuses (en russe). *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, **17**, 3 : 714-716.
- LOWE (R. G.). 1968. — Periodicity of a tropical rain forest tree *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. *Commonwealth Forestry Review*, **47**, 2 (n° 132) : 150-163.

- MCCLURE (F. A.). 1966. — *The Bamboos, a Fresh Perspective*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., U.S.A.
- MACCURRACH (J. C.). 1960. — *Palms of the World*. Harper Brothers, New York.
- MANGENOT (G.). 1955. — Etude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. *Etudes éburnéennes*, IFAN, **4** : 5-61.
- MANGENOT (G.). 1965. — *Dicranolepis persei* Cummins, 1898. Thyméléacée-Thyméléoïdée. *Icones Plantarum africanarum*, **7** : 153.
- MARCHAND (L.). 1864. — *Recherches organographiques et organogénétiques sur Coffea arabica L.* Paris, Baillière et fils, 48 pages.
- MARIE-VICTORIN (Frère). 1948. — *Nouvelles études taxonomiques sur la flore de Cuba* ; III. Le genre *Spathelia* (Rutacées), avec description de cinq espèces et d'une variété nouvelles. Contributions de l'Institut Botanique de l'Université de Montréal, **63** : 14-48.
- MASSART (J.). 1923. — Recherches expérimentales sur la spécialisation et l'orientation des tiges dorsiventrals. *Mém. Acad. R. Belg. Cl. Sci.*, **5** : 1-55.
- MATHER (K.). 1965. — Genes and cytoplasm in development. *Encycl. Plant Phys.*, **15**, 1 : 41-67.
- MENDES (J. E. T.). 1950. — Dimorfismo de ramos em *Hydnocarpus Bragantia*, **10** : 177-178.
- MENNINGER (E. A.). 1967. — *Fantastic Trees ; Marvels and Monstruosities of the Arboreal World*. New York, The Viking Press, 304 pages.
- MENSBRUGE (G. DE LA). 1966. — *Germination et Plantules*. C.T.F.T., Nogent-sur-Marne.
- MEUSEL (H.). 1951. — Die Bedeutung der Wuchsform für die Entwicklung des natürlichen Systems der Pflanzen. *Report. Spec. nov. Regn. Veg.*, **54** : 137-172.
- MEZ (C.). 1903. — Theophrastaceae, dans ENGLER, *Das Pflanzenreich*, **4**, 236a, Leipzig.
- MILDBREAD (J.). 1922. — *Wissenschaftliche Ergebnisse der zweiten deutschen Zentral-Afrika Expedition 1910-1911*. **2**, Botanik. Leipzig, 202 pages.
- MILLINGTON (W. F.). 1963. — Shoot tip abortion in *Ulmus americana*. *Am. J. Bot.*, **50** : 371-378.
- MOENS (P.). 1963. — Les bourgeons végétatifs et génératifs de *Coffea canephora* Pierre. Etude morphologique et morphogénétique. *La Cellule*, **63**, 2 : 165-244.
- MORET (L.). 1949. — *Manuel de paléontologie végétale*. Masson et C^{ie} édit., Paris.
- MORGAN (J.). 1959. — The morphology and anatomy of American species of the genus *Psaronius*. *Illinois Biological Mono.*, **27** : 1-108.
- NATHORST (A. G.). 1909. — Paläobotanische Mitteilungen. *Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl.*, **45**, 4 : 1-33.
- NOOTEBOOM (H. P.). 1962. — Simaroubaceae. *Flora Malesiana*, sér. 1 ; **6**, 2.
- NOZERAN (R.). 1956. — Sur la structure des épines et des bourgeons dormants d'*Anthocheista nobilis* G. Don. *Naturalia Monspeliensia, série Botanique*, **8** : 167-175.
- NOZERAN (R.) et BOMPAS (J. L.). 1965. — Croissance rythmique chez les *Cephalotaxus* ; l'influence du milieu extérieur sur ce phénomène. *C. R. Acad. Sci.*, **260** : 6184-6187.
- OLDEMAN (R. A. A.). 1968. — Une disjonction entre la sexualité et la différenciation végétative chez le *Mabea piriri* Aubl. (Euphorbiaceae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **267** : 1358-1360.
- OLDEMAN (R. A. A.). 1969. — Etude biologique des pinotières de la Guyane française. *Rapport ORSTOM*, Cayenne. 13 pages ronéo.
- PETIT (E.). 1964. — Rubiaceae Africanæ XIII. Le mode de ramification chez certaines Rubiacées et sa signification pour la systématique. *Bull. Jard. Bot. Etat Brux.*, **34**, 4 : 527-535.
- PLANTEFOL (L.). 1948. — La théorie des hélices foliaires multiples. Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. *Annales des Sci. Nat. Bot.*, 11^e série, **7** et **8** ; Masson et C^{ie} édit., Paris.

- POEPPIG (E.). 1883 (rééd. 1965). — Über zwei der hervorstechendsten Züge der Tropenvegetation : die Schlingpflanzen und parasitischen Gewächse. *Dans* Tropenvegetation und Tropenmenschen. *Ostwalds Klass. Ex. Wiss.*, **249**, Akad. Verlag Geest und Portig, Leipzig.
- PRÉVOST (M.-F.). 1965. — Etude de la morphogenèse de quelques buissons de Côte-d'Ivoire. *Rapport ORSTOM*, Abidjan, 22 pages ronéo.
- PRÉVOST (M.-F.). 1967. — Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. *Mém. Soc. Bot. Fr.*, **114** : 23-36. Colloque sur la Physiologie de l'Arbre, Paris, 1966.
- RACIBORSKI (M.). 1901. — Über die Verzweigung. *Ann. J. Bot. Buit.*, **17** : 1-17.
- RAUH (W.). 1939. — Über Gesetzmäßigkeit der Verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. *Mitt. dtsh. Dendr. Ges.*, **52** : 86-111.
- RAUH (W.). 1950. — *Morphologie der Nutzpflanzen*. Quelle und Meyer, Heidelberg.
- REES (A. R.). 1964. — The apical organization and phyllotaxis of the Oil Palm. *Annals of Botany*, N.S., **28**, 109 : 57-69.
- REISIGL (H.). 1964. — *Blumenparadiese der Welt*. Pinguin-Verlag, Innsbruck.
- REITER (H.). 1885. — *Die Consolidation der Physiognomik. Als Versuch einer Ökologie der Gewächse*. Graz.
- RICHARDS (P. W.). 1939. — Ecological studies on the rain-forest of Southern Nigeria. I. The structure and floristic composition of the primary forest. *J. Ecol.*, **27** : 1-61.
- RICHARDS (P. W.). 1954. — *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- RIDLEY (H. N.). 1907. — Branching in Palms. *Ann. of Bot.*, **21** : 415-422.
- RIETZ (G. E. DU). 1931. — Life-forms of terrestrial flowering plants. *Acta Phytogeographica Suecica*, **3**, Uppsala.
- ROUX (J.). 1964-1965. — Espèces à rameaux végétatifs dimorphes : I. L'appareil aérien de *Notobuxus acuminata* (Gilg) Hutch. (*Buxaceae Buxoideae*). *Nat. Monsp., S. Bot.*, **16** : 177-193.
- ROUX (J.). 1968. — Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes. Le concept de rameau plagiotrope. *Ann. Sc. Nat. Bot. Paris*, 12^e série, **9** : 109-256.
- RUSSEL (T. A.). 1963. — The *Raphia* Palms of West Africa. *Kew Bull.*, **19**, 2 : 173-196.
- SACHS (J.). 1879. — Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. *Arb. Bot. Inst. Würzburg*, **2**, 2 : 227-284.
- SAHNI (B.). 1932. — A petrified *Williamsonia* (*W. sewardiana* sp. nov.) from the Rajmahal Hills, India. *Mem. Geol. Surv. India, Paleont. Indica*, N.S., **20**, 3 : 1-19.
- SCARRONE (F.). 1957-1958. — *Contribution à l'étude des dormances en milieu équatorial* (ouest Cameroun), inédit, 68 pages dactyl.
- SCARRONE (F.). 1964. — Pouvoir inhibiteur des feuilles de grande taille chez le Manguier (*Mangifera indica* L.). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **259** : 4342-4345.
- 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.
- SCARRONE (F.). 1966. — Pouvoir de croissance des bourgeons et influences foliaires sur les pousses de Manguier (*Mangifera indica* L.) en repos végétatif. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **262** : 2344-2346.
- SCHNELL (R.). 1950. — *La forêt dense. Introduction à l'étude botanique de la région forestière d'Afrique occidentale*. Manuel Ouest-africain (I.F.A.N.). Lechevalier, Paris.
- SCHOUTE (J. C.). 1937. — On the phyllotaxis of the *Ulmus* seedling. *Rec. Trav. Bot. Néerl.*, **34** : 615-622.

- SCHOUTE (J. C.). 1906. — Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen. I. Die Verästelung von *Pandanus*. *Ann. J. Bot. Buitenzorg.*, **20** : 53-87.
- SCHOUTE (J. C.). 1909. — Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen. II. Die Verästelung von *Hyphaene*. *Rec. Trav. Bot. Néerl.*, **6** : 211-232.
- SCHOUTE (J. C.). 1918. — Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen. III. Die Verästelung einiger baumartigen Liliaceen. I. Yuccaceae. II. Dracaeneae. III. Aloineae. IV. Zusammenfassung. *Rec. Trav. Bot. Néerl.*, **15** : 263-335.
- SINIA (H. R.). 1938. — Zur Phylogenie der Fiederblätter der Burseraceen und verwandten Familien. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg.*, **48** : 69-102.
- SINNOTT (E. W.). 1958. — The genetic basis of organic form. *Ann. New York Acad. Sci.*, **71** : 1223-1233.
- SINNOTT (E. W.). 1935. — Evidence of the existence of genes controlling shape. *Genetics*, **20** : 12-21.
- SKUTCH (A. F.). 1946. — A compound leaf with annual increments of growth. *Bull. Torrey Bot. Club*, **73** : 542-546.
- SOLMS-LAUBACH (H.). 1890. — Die Sproßfolge der Stangeria und der übrigen Cycadeen. *Bot. Zeit.*, **48** : 177-230.
- STEENIS (C. G. G. J. VAN). 1963. — Definition of the concept « inflorescence » with special reference to ligneous plants. *Flora Malesiana Bull.*, **18** : 1005-1007.
- STEWART (W. N.) et DELEVORYAS (T.). 1956. — The Medullosan Pteridosperms. *Bot. Rev.*, **22** : 45-80.
- SURRE (C.) et ZILLER (R.). 1963. — *Le Palmier à huile*. Collection : Techniques agricoles et productions tropicales. Maisonneuve et Larose, Paris, 243 pages.
- SWARBRICK (J. T.). 1964. — The growth and root distribution of some temporary shade plants for Cocoa. *Tropical Agriculture, Trinidad*, **41**, 4 : 311-323.
- TAYLOR (C. J.). 1960. — *Synecology and silviculture in Ghana*. Nelson and Sons, Edimbourg et Londres, 418 pages.
- THIMANN (K. V.). (édit.). 1957. — *The Physiology of Forest Trees*. Ronald Press, New York.
- THOMAS (H. H.). 1915. — On *Williamsoniella*, a new type of Bennettitalean flower. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **207 B** : 113-148.
- TISON (A.). 1905. — Remarques sur la chute des bourgeons terminaux chez certains arbres. *Bull. Soc. Linn. Normandie. Caen*, 5^e série, **9** : 1-19.
- TOMLINSON (P. B.). 1962. — Phylogeny of the Scitamineae. Morphological and anatomical considerations. *Evolution, U.S.A.*, **16**, 2 : 192-213.
- TOMLINSON (P. B.) et ZIMMERMANN (M. H.). 1966. — Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*, II. Rhizome. *Journal of the Arnold Arboretum*, **47**, 3 : 248-261.
- TROLL (W.). 1937-1943. — *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Bd. 1, Teil 1, Berlin 1937 ; Bd. 1, Teil 2, Berlin 1939 ; Bd. 1, Teil 3, Berlin 1943.
- TROLL (W.). 1964. — *Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*. Gustav Fischer, Jena, 1 : 1-615.
- URQUHART (D. H.). 1955. *Cocoa*. Longmans, Green & Co., London, New York, Toronto, 230 pages.
- VAROSSIEAU (W. W.). 1940. — On the development of the stem and the formation of leaves in *Coffea* species. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, **50** : 115-198.
- VOORHOEVE (A. G.). 1965. — Liberian high forest trees. *Thèse Fac. Agric. Wageningen. Pays-Bas*, 416 pages.
- WARDLAW (C. W.). 1968. — *Morphogenesis in plants. A contemporary study*. Methuen and Co. Ltd., London, 451 pages.
- WARMING (E.). 1884. — Om skudbygning, Overvintring og Foryngelse. *Naturhistorisk Forenings Festskrift*, Copenhagen.

- WARMING (E.). 1909. — *Oecology of plants. An introduction to the study of plant-communities*. Oxford.
- WIELAND (G. R.). 1916. — *American Fossil Cycads*, 2. Carnegie Institution Washington Pub., 34 : 1-277.
- WRIGHT (J. O.). 1951. — Unusual features of the root system of the oil palm in West Africa. *Nature*, 168, 4278 : 748.
- ZIMMERMANN (M. H.) et TOMLINSON (P. B.) 1967. — Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*, IV. Vascular development in apex of vegetative aerial axis and rhizome. *Journal of the Arnold Arboretum*, 48, 2 : 122-142.
-
-

INDEX ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

Les noms de plantes sont en caractères romains, ceux de notions en italique ; les pages essentielles sont en caractères gras, celles d'une illustration en italique.

- Abalé, 47, 49, 51
 Abies alba, 98
 Abies alba var. columnaris, 147
 Abies pectinata, 98
 Abiétacées, 98
 Abuta cf. concolor, 120
 Acacia, 127
 Acajou, 5, 85
 Acanthacées, 54, 119
 Acanthospermum hispidum, 150
 Acer, 79
 Acéracées, 83
 Acer pseudoplatanus, 83
 Acioa spp., 130
 Aesculus hippocastanum, 75
 Aesculus pavia, 75
 Afzélia bella, 127
 Agathis lanceolata, 98
 Agathis moorei, 98
 Agavacées, 18
 Agave, 14, 18
 Aglaïa, 14, 113
 Agrostistachys sessilifolia, 23
 Agrostistachys borneensis, 23
 Aidia micrantha, 62
 Albizzia adianthifolia, 130, 134
 Alchornea cordifolia, 119, 120
 Alchornea floribunda, 121
 Allexis cauliflora, 25, 26
 Alloplectus coccineus, 119, 120
 Aloë dichotoma, 37
 Alsodeiopsis staudtii, 129
 Alsophila australis, 21
 Alstonia, 141
 Alstonia angustiloba, 54
 Alstonia boonei, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 90, 92, 94
 Alstonia constricta, 54
 Alstonia macrophylla, 47, 48, 49
 Alstonia scholaris, 54
 Alstonia sericea, 37
 Alstonia spathulata, 54
 Alyxia ruscifolia, 105
 Amandier, 65
 Amaralia, 62
 Amorphophallus, 151
 Anacardiacées, 22, 73, 142
anatomie, 8, 11 (note), 12, **13, 81**
 Anaxagorea acuminata, 128, 132
 Andira, 120
 Andira inermis, 120
 Andira surinamensis, 120
 Androsiphonia adenostegia, 111
 Aneulophus africanus, 106
 Aniba, 85, 87
 Aniba bracteata, 85
 Aniba rosaeodora, 85
 Anisophyllea, 95, 100, 102
 Anisophyllea disticha, 100
 Annona arenaria, 128, 133, 133
 Annona muricata, 128
 Annona paludosa, 128, 128, 132
 Annonacées, 62, 104, 110, 124, 128
anomalies, 146, 147
 Anopyxis klaineana, 89
 Anthocleista, 35, 36, 39
 Anthocleista djalonensis, 39
 Anthocleista liebrechtsiana, 39
 Anthocleista nobilis, 36 (note), 38, 39
 Anthocleista procera, 34-36, 34
 Anthocleista vogelii, 36, 39
 Anthostema aubryanum, 91, 93, 94, 142
 Anthostema senegalensis, 93
 Antiaris welwitschii, 107
 Apeiba burchellii, 131, 131, 132, 133
 Apocynacées, 27 (note), 37, 43 (note), 48, 51, 54, 75, 83, 93, 98, 105, 119
 Aporrhiza talbotii, 113

- Aptandra zenkeri, 130
 Aquifoliacées, 100
 Aracées, 32
 Araliacées, 14, 22, 38
 Araucaria araucana, 83
 Araucaria excelsa, 98
 Araucariacées, 83, 98
 Arbre à pain, 85
 Arbre de Judée, 129
 Arbre du voyageur, 22
 Archaeopteris macilentata, 138, 140
archaïque, 73, 143, 145
 Archytaea vahlii, 70
 Areca, 29
 Arenga, 19, 29
 Arenga saccharifera, 19
 Aristolochiacées, 128
 Aristolochia tricaudata, 128
article, 26-27, 29, 57, 70, **81**, 122, 137, 151
 — *de branche*, 46, 48, 49, **51**, 56, 67
 — *de tronc*, 46, 48, 49, **51**, 56, 92, 94
 — *indéfini*, 64
 — *réduction d'*, 56, 61, **64**
 — *stérile*, 39-40
 Artocarpus incisa, 85
 Arum maculatum, 151
 Aspidosperma, 98
 Aspidosperma megalocarpon, 98
 Atractogyne bracteata, 62, 63
 Atractogyne gabonii, 62
 Atroxima liberica, 124, 125
 Aucoumea klaineana, 83
autodifférenciation, 126, 146, 147
 Autranella, 71
 Autranella congolensis, 69
 Averrhoa, 141
 Averrhoa carambola, 130, 132
 Avocatier, 5
axes végétatifs, **8**, **26**, **44**, 102, **114**, 115
 — *à structure mixte*, 114, 116, 117, 120, 121, 124, 132
 — *bilatéraux*, 134
 — *équivalence de*, 8, 26-27, 78, 94, 149
 Azobé, 49
- B**
 Bactris, 29
 Badamier, 65, 69
 Baillonella, 71
 Baillonella toxisperma, 69
 Balata, 46
 Balsa, 46, 48, 49, 51, 144
 Bambous, 28, 29
 Bananier, 29
 Banara guianensis, 129
 Baphia nitida, 130, 133
 Barteria, 112
 Barteria fistulosa, 12, 111
basiflorie, 26
 Bauhinia, 129, 133, 134
 Bauhinia purpurea, 129
 Bauhinia rufescens, 129
 Bauhinia hookeri, 129
 Beilschmiedia mannii, 69
 Bellucia cacatin, 39
 Bennettiales, 135, 137
 Bersama abyssinica, 85
 Bertholletia, 108
 Bertholletia excelsa, 106, 108
 Bertiera orthopetala, 62, 64
 Bertiera racemosa, 62, 63
 Bertiera simplicicaulis, 24
 Bignoniacées, 32, 119
biogéographie, 71, 142, 149
biotope, 92, 142
 Bocconia, 24
 Boco, 130
 Bois canon, 85
 Bois de fer, 130
 Bois de rose, 85
 Bombacacées, 48, 59, 68, 83, 100, 105
 Boraginacées, 20, 38, 54, 119
 Bosquiea angolensis, 130
 Bothrodendracées, 137
 Bothrodendron minutifolium, 137
 Bougainvillea glabra, 120
 Bougainvillea spectabilis, 120
 Bougainvillier, 120
bourgeons sériaux, 56
houturage, 9, 17, 54, 90, 92, 94, 104, 113
branche, **44-45**, 46, 48, 61-62, 63-64, **79**, 83, 89, 101, 108, **114**, 133
 Brassia palmata, 22
 Breynia nivosa, 128
 Breynia patens, 128
 Bridelia micrantha, 128, 133, 133
 Broméliacées, 18
 Brucea antidysenterica, 25
 Burséracées, 83
 Butyrospermum parkii, 69
 Buxacées, 105
 Byrsonima spicata, 69
 Byrsonima cf. verbascifolia, 59

- Cacaoyer, 5, 9, 43 (note), 46, 90-93, 146
 Cactacées, 14 (note), 22, 38, 134
 Caesalpinia pulcherrima, 119
 Caféier d'Arabie, 5, 9, 46, 103-104, 107, 109
 Caïnitier, 130
 Calamites, 139
 Calamitina, 138, 139
 Calebassier, 119
 Caloncoba welwitschii, 85
cambium (cambial), 16, 81, 114, 117, 119, 127
 Campylospermum duparquetianum, 24
 Campylospermum sacleuxii, 24
 Campylospermum subcordatum, 24
 Campylospermum zenkeri, 24
 Cananga odorata, 104
 Canarium schweinfurthii, 83
 Canthium glabriflorum, 111, 112
 Canthium orthacanthum, 124
 Cappariacées, 22
 Caprifoliacées, 119
 Carambolier, 130
 Carapa, 3
 Carapa guianensis, 75
 Carapa procera, 114
 Carica papaya, 12, 18, 23, 26
 Carica cf. sp. nov., 22, 23
 Caricacées, 14, 22
 Carpolobia lutea, 130
 Carpotroche amazonicum, 85
 Carpotroche longifolium, 117, 118, 119, 120, 121
 Caryota, 29
 Casearia, 106, 108
 Casearia bracteifera, 106
 Cassia, 134
 Cassia chrysocarpa, 119
 Cassia javanica, 129, 133
 Cassia occidentalis, 85
 Cassia siamea, 75
 Cassipourea barteri, 107, 108
 Cassipourea nialatou, 107
 Castilleja elastica, 12, 110, 111, 113
 Casuarinacées, 89
 Casuarina equisetifolia, 89
cauliflorie, 87, 89, 94, 102, 119, 133
 Caulopteris, 135
 Cecropia, 87, 89
 Cecropia peltata, 85
 Cecropia sciodaphylla, 85
 Cecropia surinamensis, 85
 Ceiba, 101, 146
 Ceiba pentandra, 100
 Celastracées, 105
 Celtis, 126, 141
 Celtis australis, 131
 Celtis integrifolia, 103, 107, 110
 Celtis zenkeri, 131
 Cephaëlis tomentosa, 39
 Cephalocereus senilis 14 (note), 22
 Céphalotaxacées, 98
 Cephalotaxus, 146
 Cephalotaxus drupacea, 98
 Ceratozamia, 32
 Cerbera manghas, 48
 Cercis siliquastrum, 129
 Césalpiniiées, 134
 Chamaerops, 15
 Chêne, 149
 Chêne rouvre, 84
 Chimarrhis cymosa, 62
 Chisocheton spicatus, 113
 Chlamydocola chlamydantha, 18, 24, 25, 26
 Chlorophora, 107, 126
 Chlorophora excelsa, 130, 133
 Christiana africana, 85
 Chrysalidocarpus, 29
 Chrysophyllum, 126, 141
 Chrysophyllum caïnitio, 130, 132, 133
 Chrysophyllum subnudum, 107
 Chrysophyllum taïense, 69
 Chytranthus longiracemosus, 18, 24, 26
 Chytranthus mangelotii, 24
 Chytranthus pilgerianus, 24
 Chytranthus welwitschii, 24
 Cicca, 112
 Cicca acida, 110
 Clavija lancifolia, 25, 25, 26
 Clavija longifolia, 25
 Cleistopholis patens, 128, 132, 133
 Clerodendron paniculatum, 32
climats, 137, 139, 149, 150, 151
 Coccoloba, 108
 Coccoloba latifolia, 107
 Cochlospermacées, 48
 Cochlospermum vitifolium, 48, 49
 Coccothrinax, 15
 Cocos nucifera, 17, 22
 Cocotier, 5, 12, 22
 Coelocaryon oxycarpum, 100, 141
 Coffea, 104, 108
 Coffea arabica, 103, 103-104, 107, 108

- Coffea liberica*, 104, 107
Cola buntingii, 25
Cola caricaefolia, 25
Cola mahoudensis, 25
Cola nitida, 85
 Colatier, 5, 85
Colletocema dewevrei, 107
 Combrétacées, 68, 128
Combretodendron africanum, 47, 47, 49
 Composées, 23
 Connaracées, 23, 43
Connarus, 27 (note)
Connarus fasciculatus, 43, 45
Conohôria flavescens, 60
Conohôria riana, 60
convergences, 32, 142
 Copalier, 130
 Cordaïtes, 138, 139
Cordia, 55
Cordia abyssinica, 54, 55, 56
Cordia collococca, 54
Cordia curassavica, 38
Cordia cylindristachya, 148
Cordia laevifrons, 54
Cordia macrostachya, 119
Cordia nervosa, 54
Cordia nodosa, 55, 57, 94
Cordia tetrandra, 55
Cordyline indivisa, 32
 Corossolier, 9, 128
corrélations, 54, 67, 96
Corypha, 18
Corypha talliera, 18
Corypha umbraculifera, 18
 Cotonnier, 9, 62
Couepia versicolor, 130
Coula edulis, 107, 108
Couma guianensis, 83
Couratari stellata, 100
courbure d'axe, 67, **114**, 116, 117, 119, 122, 124, 126
Couroupita guianensis, 84, 85, 87
 Crabwood, 75
Craterispermum, 102
Craterispermum caudatum, 100
Craterogyne kameruniana, 130
Crescentia, 120
Crescentia cujete, 119, 121
croissance
 — *continue*, 26, 46, 61, 71, 78, 104, 117
 — *définie* (voir *méristème*)
 — *en hauteur*, 39, 44, 51, 53, 73, 92, 114, 116, 125, 131-**132**
 — *indéfinie*, 27, 64, 71, 73, 77, 78, 113, 133
 — *limitée*, 51, 73, 110
 — *rythmique*, 26, 46, 57, 59, 64, 66, 67-68, 71, 73, 77, **81**, 86, 89, 96, 102, **145**
Crucicalamites, 138, 139
Cuervea macrophylla, 106
Cussonia, 73
Cussonia bancoensis, 38
Cussonia barberi, 38
Cyathea, 15
Cyathea camerooniana, 12, 21, 26
Cyathea manniana, 29, 30, 76
 Cyathacées, 15, 16, 21
 Cycadacées, 21, 32
 Cycadales, 14, 15, 16, 17, 31, 135
Cycadeoidea jenneyana, 135
Cycas, 11
Cycas circinalis, 21, 32
Cycas revoluta, 12, 21, 26, 32
cycle biologique, 7, 8, 44, 125, 150

Dabema, 130
Dacryodes klaineana, 83
Daphnopsis caribea, 49
dédifférenciations (voir *différenciations*)
désynchronisation (voir *synchrone*)
Delonix regia, 126, 129, 133, 134
Delpydora gracilis, 25
Delpydora macrophylla, 25
Desplatsia chrysochlamys, 100, 102
 Dichapétalacées, 110
Dichostemma glaucescens, 93, 94
dichotomie, 41, 42, 139
Dicksonia, 21
 Dicksoniacées, 21
Dicranolepis, 124, 125, 143
Dicranolepis persei, 121, 122, 123, 124
Dicranolepis stenosphon, 124
Dicranolepis vestita, 124
Didelotia brevipaniculata, 129
Didymopanax morototoni, 38
différenciations, **6**, 7, 17, 44, 78, 114, 143-148
 — *aléatoires*, 46, 48
 — *alternance de*, 66, **81**, **145**
 — *florales*, 7, 8, 77
 — *irréversibles*, 9, 43, 79, 90, 104, 113, 145
 — *réversibles*, 9, 46, 54, 68, 79, 89
 — *séquence de*, 7, 8, 18, 26, 29, 35, 126, 150

- Dillenia indica, 84
 Dilléniacées, 84
 Dioon edule, 32
 Dioon spinulosum, 31, 32
 Diospyros, 100, 146
 Diospyros canaliculata, 100
 Diospyros conocarpa, 100
 Diospyros dichroa, 100
 Diospyros discolor, 100
 Diospyros heudelotii, 100
 Diospyros hoyleana, 100, 101
 Diospyros matherana, 100, 101
 Diospyros physocalicina, 100
 Diospyros sanza-minika, 100
 Diplocalamites, 139
 Diptérocarpacées, 105
 Dipteryx, 89
 Dipteryx odorata, 88, 89
dôme parenchymateux, 51, 91
dorsiventralité, 94, 102, 108, 110, 112, 125
 Dovyalis zenkeri, 129
 Dracaena, 33, 39
 Dracaena arborea, 37
 Dracaena draco, 37
 Dracaena umbraculifera, 32
 Dragonnier, 37
 Drepananthus, 110
 Drypetes aylmeri, 105
 Drypetes chevalieri, 105
 Duguetia obovata, 104
 Durian, 105
 Durio zibethinus, 105
 Duroia aquatica, 59, 61
- Ebénacées**, 100, 142
 Ebène, 46
écailles, 26, 67, 81, 112
 Echium, 20, 20
 Echium bourgaeum, 20
 Eglantine, 120
 Elaeis, 12-18
 Elaeis guineensis, 12, 17, 26
 Elaeocarpacees, 69
 Elaeocarpus littoralis, 69
 Elaeocarpus pedunculatus, 69
 Elaeocarpus pseudopaniculatus, 69
 Elaeocarpus rugosus, 69
 Elaeophorbia grandifolia, 84
élagage, 12, 97
 Emblica officinalis, 111
embryon, 6, 7
- Emien, 51, 54
 Encephalartos laurentianus, 21
 Endospermum malaccense, 69
 Endymion non-scripta, 151
 Englerophyton hallei, 69
 Ensete edule, 18
 Entandrophragma, 3
 Entandrophragma angolense, 85
 Entandrophragma utile, 85
entrenœud, 15, 92, 108, 112, 121
 Eospermatopteris, 135
 Eriotheca, 83
 Erythroxyllacées, 84
 Erythroxyllum manni, 84
 Eschweilera, 129, 132
 Espeletia, 14, 15
 Espeletia spicata, 23
étage, 51, 53, 54, 59, 62, 65, 67-68, 70, 89, 92, 96, 146
 Euadenia eminens, 22
 Eucalyptus globulus, 3, 88, 89
 Euclinia longiflora, 59
 Euphorbia abyssinica, 84, 86, 87
 Euphorbia candelabrum, 84
 Euphorbia dendroïdes, 34, 38
 Euphorbia leucocephala, 38
 Euphorbia pulcherrima, 55
 Euphorbiacées, 23, 31, 32, 38, 48, 55, 62, 69, 84, 93, 100, 105, 110, 119, 128, 142
 Eurycoma longifolia, 25
 Euterpe oleracea, 28, 29
évolution, 2, 21, 61, 90, 143
- Fagacées**, 84, 129, 149
 Fagara pentandra, 75
 Fagara rhoifolia, 73, 74, 75, 77
 Fagraea, 71
 Fagraea crenulata, 69
 Fagus, 116
 Fagus sylvatica, 129
familles, 126, 128, 141, 147
feuille(s), foliaire(s), 14, 79, 113-114, 137
 — *angulaire*, 41, 42
 — *chute de*, 15, 35, 110, 122, 132
 — *dimensions*, 14, 15, 35, 36, 61, 87, 96, 112, 122, 139, 145
 — *forme*, 14, 81, 87, 97, 102, 109-110, 112, 122, 126, 139
 — *hélices*, 15, 32, 41, 42, 66, 96, 139
 Ficus theophrastoïdes, 24, 24, 142
 Ficus vogelii, 85

- Filao, 89
 Firmannia fulgens, 70
 Flacourtiacées, 23, 69, 85, 106, 111, 119, 129
 Flamboyant, 9, 126, 129, 132
fleur, 11, 18, 60, 122, 137
forêt tropicale humide, 2, 10, 71, 79, 91, 92, 95, 104, 113, 149
fossiles, 14, 15, 21, 89, 135-140
 Fougères arborescentes, 11, 14, 17, 29, 137
 Fourcroya, 18
 Fourcroya gigantea, 18
 Framboisier, 120
 Framiré, 5, 69
 Frangipanier, 9, 38
 Fraxinus, 79
 Fraxinus excelsior, 85
 Frêne, 85
 Fromager, 100
 Funtumia elastica, 54, 56, 57
 Fusaea longifolia, 62
- Gaïac** de Cayenne, 89
 Garcinia gnetoïdes, 89
 Gardenia imperialis, 75
 Geissospermum sericeum, 93, 94
génétique, génôme, 6, 7, 44, 113, 116
 Gentianacées, 106
 Geonoma, 29
 Gesnériacées, 119
 Gilbertiodendron splendidum, 127, 130, 132
 Glaziophyton, 29
 Glochidion, 112
 Glochidion laevigatum, 111
 Gloriosa superba, 34
 Glossocalyx longicuspis, 109, 111, 113
 Gnétacées, 104
 Gnetum gnemon, 104, 105
Gossypium arboreum, 62
Gossypium barbadense, 62
Gossypium hirsutum, 62, 63
 Goupia glabra, 105, 108, 110
gourmands, 92
 Goyavier, 5, 9, 120
 Graminées, 150
greffe, 53
 Grewia, 131
 Grias, 23
 Grossera vignei, 48
 Guaduella, 29
 Guarea, 120
 Guarea guara, 120
 Guarea richardiana, 23
 Guarea rhopalocarpa, 114
 Guatteria, 124
 Guatteria ouregou, 104
 Guttifères, 59, 85, 89, 100, 106, 124, 129
- H**agenia abyssinica, 85
 Hagiophyton, 135, 137
hapaxanthie, 18
 Heisteria, 126, 141
 Heisteria cauliflora, 130, 133
 Heisteria parviflora, 130, 132
 Heisteria trillesiana, 107, 108
 Henriettella patrisiana, 85, 87
kerbes, 149, **150-151**
 Hêtre, 129, 149
 Hévée, 5, 79, 83, 84, 87, 144, 147
 Hevea brasiliensis, 79-83, 82, 84, 86, 145, 147
 Hildegardia barteri, 85
 Himatanthus articulatus, 48, 49
 Himatanthus bracteatus, 48
 Hippocratéacées, 106
 Hirtella cauliflora, 130, 133
 Hirtella velutina, 130
 Holoptelea grandis, 131, 132
 Homalium, 111
 Homalium molle, 106
 Hopea odorata, 105
 Houx, 149
 Humiriacées, 129
 Hura crepitans, 48
 Hydnocarpus anthelminticus, 106
 Hymenaea courbaril, 130
 Hymenocardia ulmoïdes, 128
 Hyphaene, 137, 141
 Hyphaene thebaïca, 40, 41, 42, 40-44, 45
- Icacinacées, 43, 55, 62, 124, 129, 142
 If, 98, 149
 Ilex aquifolium, 100
 Ilomba, 95-97
 Inga, 130
 Ingonia digitata, 25
 Iodes, 27 (note), 143
 Iodes liberica, 43, 45
 Irianthera hostmannii, 100, 101, 141
 Iriarte exorrhiza, 16
 Iriarte gigantea, 16
 Iroko, 5, 107, 130

- Irvingiacées, 129
 Irvingia gabonensis, 129
- Jacaranda**, 33
 Jatropha, 33
 Jatropha curcas, 38
 Jatropha gossypifolia, 38
 Jatropha multifida, 12, 28, 31, 32
 Jollydora duparquetiana, 23
- Karité**, 69
 Ketapang, 65
 Khaya, 3
 Khaya ivorensis, 85, 86
 Kingia australis, 22
- Labiées**, 119
 Lacmellea, 101
 Lacmellea aculeata, 98
 Lagerstroemia, 120, 121
 Lagerstroemia indica, 120
 Lasianthera africana, 55, 56
 Lasiodiscus mildbreadii, 107
 Lauracées, 69, 85, 100
 Lebachia piniformis, 138, 139
 Lecythidacées, 23, 49, 85, 100, 106, 129, 142
 Lecythis pisonis, 129
 Légumineuses, 142
 Légumineuses-Césalpiniées, 39, 62, 75, 85, 89, 119, 129
 Légumineuses-Mimosées, 130
 Légumineuses-Papilionées, 120, 130
 Lépidodendracées, 137
 Lepidodendron 44, 136, 137, 139 (note)
 Lepidophloïos pachydermatikos, 137, 138
 Lepidophytales, 137
 Leptactina arnoldiana, 62
 Leptaulus bangouensis, 62
 Leptaulus daphnoïdes, 62, 63
 Leptonychia pubescens, 131
 Liliacées, 15, 22, 32, 37
 Lilium candidum, 151
 Limba, 69
 Linacées, 106
 Lobéliacées, 20
 Lobelia, 14, 20
 Lobelia deckenii, 20
 Lobelia giberroa, 29
 Lochnera rosea, 119
 Loganiacées, 32, 39, 69, 71, 124, 130
- Lophira alata, 49
 Lyginopteris oldhamia, 135, 137
 Lythracées, 119
- Mabea** piriri, 93, 94
 Mabea taquari, 93
 Macaranga populifolia, 69
 Maçarenduba, 69
 Macoubea guianensis, 75
 Maesopsis eminii, 107
 Magnoliacées, 85
 Mahot blanc, 129
 Maïeta, 124
 Maïeta guianensis, 124
 Makoré, 5, 46, 69
 Malpighiacées, 59, 69
 Malvacées, 62, 69
 Mammea americana, 85
 Mangifera indica, 73, 77, 146
 Manguier, 5, 73
 Manihot, 39
 Manihot esculenta, 38
 Manihot glaziovii, 39
 Manilkara, 71
 Manilkara bidentata, 69
 Manilkara huberi, 69
 Manilkara lacera, 69
 Manioc, 5, 9, 38
 Marantacées, 150
 Marattiales, 135, 137
marcottage, 68, 78, 89, 113
 Mareya brevipes, 49
 Marronnier, 75
 Martretia, 102
 Martretia quadricornis, 100
 Massularia acuminata, 62
 Mauritia flexuosa, 22
 Medullosa noei, 135, 137
 Megaphyton, 135, 136, 137
 Mélastomacées, 39, 59, 75, 85, 124
 Méliacées, 3, 14, 23, 75, 85, 113-114, 120
 Mélianthacées, 85
 Memecylon, 124
 Memecylon guineense, 124
 Ménispermacées, 120
méristème (et son fonctionnement), 5, 6
 (note), 9, 26, 67, **81**, 122, **143-148**
 — *apical*, 5, 8, 15, 17, 18, 29, 35, 39, 47-48, 68, 73, 91, 108, 114, 116
 — *défini*, 36, **143**
 — *défini rythmique* 77

- *disparition du*, 35, 49, 51, 73, 91, 101, 132
- *dissociation du*, 41
- *fonction organisatrice du*, 68, **146**
- *indéfini*, 21, 36, 57, 58, 61, 67, 73, 78, 79, 95, 119, **145**
- *indéfini continu*, 61, 71, 87, 102, **146**
- *indéfini rythmique*, 59, 64, **81**, 95, **145**
- *latéral* 11, 18, 29, 35, 43, 59, 66, 73, 78, 96, 97, 104, 132
- *structure du*, 9, 108, 122, 134
- Metroxylon, 19, 29
- Metroxylon salomonense, 19
- Micocoulier, 131
- Miconia, 59, 60
- Miconia plukenetii, 39
- Microdesmis puberula, 105, 108, 110
- Milletia laurentii, 130
- miniaturisation*, **150**
- Moabi, 69
- modèle architectural*, 2, 5, **9**, 10, 135
- *compétitif*, 21, 64, **149**, 150
- *critères de*, 9, 44, **46**
- *de ... (voir summary)*
- *théorique*, 46, 71, 78
- *transformation d'un*, 147
- Monimiacees, 107, 111, 124
- monocarpie*, **18**, 21, 27, 35, 143, 150
- monocaulé*, 11, 12, 27, 35, 64, 104, 116, 137, 147
- Monodora myristica, 128
- monopode*, 31, **44**, 46, 66, 72, 132
- Monosalpynx guillaumetii, 107
- Montrichardia arborescens, 31, 32
- Moracées, 24, 69, 85, 107, 111, 130, 142
- Morinda lucida, 62
- Moucou-Moucou, 32
- Mouriri crassifolia, 124
- Mouriri guianensis, 124
- Muehlenbeckia platyclados, 130, 133, 134
- multiplication végétative*, 8, 17, 29, 78, 89
- Musa, 27
- Musa paradisiaca, 29
- Musa sapientum, 29
- Musacées, 15, 18, 22, 29
- Musanga, 87, 89
- Musanga cecropioides, 79, 80, 85, 86
- Muscadier, 100
- Myristica, 102
- Myristica fragrans, 100, 141
- Myristicacées, 100, 141, 142
- Myrobolanier, 65
- Myrtacées, 89, 120
- Napoleona, 143
- Napoleona leonensis, 100, 101
- Napoleona vogelii, 100
- Nauclea latifolia, 120
- Neolemonniera ogouensis, 69
- Neosloetiopsis kamerunensis, 130
- Neurolepis, 29
- Niangon, 5
- Nispero achras, 69, 71
- Nolina recurvata, 22
- Notobuxus acuminata, 105, 108, 110
- Noyer du Brésil, 106
- Nyctaginacées, 120
- Ochnacées**, 24, 49, 107
- Ochroma lagopus, 48, 49, 147
- Ocotea, 102
- Ocotea guianensis, 100
- Ocotea rodiaei, 69
- Ocotea splendens, 99, 100
- Octoknema borealis, 107, 108
- Octoknématacées, 107, 124
- Octolobus heteromerus, 49
- Okoubaka aubrevillei, 124
- Okoumé, 5, 83
- Olacacées, 107, 130
- Olax viridis, 130
- Oléacées, 85
- Omphalocarpon elatum, 69
- Oranger, 5
- Orgueil de Chine, 119
- Orme, 131, 132
- Oroxylon indicum, 32, 33, 37
- Orthosiphon grandiflorus, 119
- orthotropie*, 2, **27**, 46, 66-67, 132
- *élimination de*, 116, 125, 126
- *réversion vers*, 108
- Osmundales, 135
- Ouratea affinis, 107
- Oxalidacées, 130
- Pachira aquatica**, 68
- Pachira insignis, 68
- pachycaule*, 11 (note), 13
- Pachylobus edulis, 83
- Pachypodanthium staudtii, 104, 108
- Pachypodium, 37

- Pacouri, 100
 Pajanelia, 33
 Palaeocycas integer, 135
 Palaquium gutta, 69
 Palétuvier, 89, 139
 Paliurus, 59
 Paliurus australis, 59, 147
 Palmier, 12, 15, 18, 22, 27 (note), 29, 137
 Palmier Doum, 40-43
 Palmier à huile, 5, 9, **12-18**, 22
 Palmier à sucre, 19
 Palmier royal, 22
 Panda, 112
 Panda oleosa, 109, 111, 113
 Pandacées, 111
 Pandanacées, 73, 76
 Pandanus candelabrum, 73, 76, 77, 78
 Pangium edule, 69
 Pantouffier, 128
 Papavéracées, 24
 Papayer, 5, 9, 12, 23, 31
 Parasolier, 79, 85, 87
 Paravallis microphylla, 38
 Parinari, 116
 Parinari excelsa, 126, 127, 130, 132, 133
 Parinari holstii, 127
 Paropsia, 111
 Passifloracées, 111
 Pauridiantha callicarpoides, 111
 Pauridiantha hirtella, 107
 Pedilanthus tithymaloïdes, 128, 132
 Peltophorum ferrugineum, 75
 Pentaclethra macrophylla, 130, 134
 Pentadesma, 102
 Pentadesma butyracea, 85
 Pentagonia gigantifolia, 24
 Persea guianensis, 102, 107
 Pereskia bleo, 38
 Pervenche de Madagascar, 119
phases de croissance, 3, 4
 — *végétative*, 11, 12
 Phenakospermum, 27
 Phenakospermum guianense, 29
 Phoenix, 29
 Phoenix reclinata, 17
 Phyllanthus, 46, 103, 108, 112, 113, 126, 141, 146
 Phyllanthus alpestris, 128
 Phyllanthus discoïdeus, 105, 110
 Phyllanthus mimosoïdes, 12, 109, 110, 111, 113
 Phyllanthus muellerianus, 111, 113
 Phyllanthus niruroïdes, 113
 Phyllanthus urinaria, 113, 150
 Phyllobotryum soyauxianum, 23, 23, 114
phyllomorphisme, 12, 110, 112-114
phyllotaxie, 8, 14, 15, 16, 32, 35, 42, 46, 58, 66, 70, 79, 81, 89, 94, 96, 102, 108, 117, 121, 125, 132, 134, 139
physionomie, 1, 2, 10, 12, 30, 33, 39, 65, 79, 112
 Phytelephas macrocarpa, 22
 Phytelephasiacées, 22
 Picrolemma pseudocoffea, 32
 Pin, 144, 151
 Pinacées, 83
 Pinus caribaea, 83, 147, 148
 Pinus khasya, 147
 Pinus merkusii, 83, 147
 Pinus patula, 147
 Pinus radiata, 147
 Pinus silvestris, 83
 Piper, 55, 56
 Pipéracées, 55
 Piptadeniastrum, 116
 Piptadeniastrum africanum, 130
 Placodiscus bancoensis, 25, 26
plagiotropie, **46**, 51, 70, **94**, 103, 121, 122, 125, 132, 134
 — *par apposition*, 46, 51, 57, 59, 61
plantule, 3, 5, 35, 66, 112, 117, 132, 147
 Platonie, 102
 Platonie insignis, 98, 100
 Plectocomia, 19
 Pleuromeia sternbergi, 135, 136
 Plumieria acutifolia, 38
 Plumieria rubra, 38
 Podocarpacees, 83
 Podocarpus salicifolius, 83
 Poinsettia, 55
 Polygalacées, 124, 130
 Polygonacées, 107, 130
polymorphisme, 8, 54, 141
 Polyscias fulva, 38
 Potalia amara, 32, 33
 Pouchetia africana, 111
 Pourouma minor, 69
 Pouteria, 69
préfeuille, 41, 42, 56, 70
 Protomegalaria stapfiana, 84
 Psaronius, 135
 Pseudima frutescens, 39

- pseudo-verticille*, 66, 73, 79, 92, 146
 Psidium, 121
 Psidium guajava, 120
 Psychotria, 32, 39
 Pteridospermales, 135
 Pterocarpus officinalis, 130
 Puelia, 29
 Puya raimondii, 18
 Pycnanthus, 101
 Pycnanthus angolensis, 95, 95-97, 96, 100, 141
 Pycnanthus dinklagei, 100, 101, 102
 Pycnocomma angustifolia, 23
- Quararibea**, 60
 Quararibea guianensis, 59, 60, 61
 Quararibea turbinata, 59
 Quassia africana, 39
 Quercus, 79, 146
 Quercus sessiliflora, 84, 86
- Racines** (voir *système racinaire*)
 — *échasses*, 36, 89, 92, 137, 139
 Radlkofera calodendron, 25
ramification, 8, 12, 14, 17, 36, 42, 79, 81, 87, 104, 119, 121, 137, 147, 149
 Randia, 58, 59, 101
 Randia fitzalani, 59
 Randia ruiziana, 100
 Raphia, 14, 15, 20, 29, 141
 Raphia gigantea, 28
 Raphia regalis, 14, 20
 Raphia ruffia, 14, 20
 Raphia taedigera, 20
 Ravenala madagascariensis, 12, 15, 22, 26
 Ravenale, 14, 137
 Rauvolfia obscura, 38
 Rauvolfia vomitoria, 38, 51
redressement (d'axe), 51, 67, 116, 125, 127, 132
rejets, 12, 29, 97, 120
relais, 33, 35, 47, 48, 49, 67, 92, 117, 122, 126, 127, 137, 143
 Rhamnacées, 59, 107, 147
 Rhapsiostylis, 124, 125
 Rhapsiostylis beninensis, 123, 124, 125
 Rhapis, 29
 Rhaptopetalum beguei, 130
 Rhipsalis, 134
 Rhizophoracées, 89, 100, 107
 Rhizophora racemosa, 76, 89, 90
- Richeria grandis, 69
 Ricinodendron heudelotii, 84
 Ricinus communis, 39
 Ronce, 120
 Rosa, 117
 Rosa canina, 120
 Rosacées, 85, 120, 130
 Rothmannia hispida, 62, 63
 Rothmannia longiflora, 58, 59, 61
 Roystonea oleracea, 22
 Rubiacées, 14, 24, 32, 39, 59, 62, 75, 100, 107, 111, 120, 124
 Rubiacées-Gardéniées, 61
 Rubus, 117
 Rubus idaeus, 120
 Rubus saxatilis, 120
 Rutacées, 20, 73, 75
 Ryania, 112
 Ryania speciosa, 106, 109, 111, 113
- Sabal palmetto, 17
 Sablier, 48
 Sacoglottis gabonensis, 129
 Safoutier, 83
 Sagoutier, 19, 21
 Saint-Martin, 120
 Saint-Martin rouge, 120
 Salie, 84
 Salmalia valetonii, 69
 Samba, 85
 Sambucus, 117
 Sambucus nigra, 119
 Sapin, 98, 147, 149
 Sapindacées, 24, 32, 39, 75
 Sapium, 141
 Sapium aucuparium, 100, 141
 Sapium cornutum, 128, 132, 141
 Sapium discolor, 46, 49, 141
 Sapotacées, 25, 64, 69, 71, 107, 130
 Sapotillier, 69
 Sassafras officinale, 69
 Scaphopetalum amoenum, 120
 Schefflera paraensis, 38
 Schizolobium excelsum, 35, 39
 Schumanniphyton hirsutum, 62
 Schumanniphyton magnificum, 62, 63, 110, 111, 113
 Schumanniphyton problematicum, 62, 63, 64, 64
 Scitaminées, 27, 29
 Scytopétalacées, 130

- Scytopetalum tieghemii*, 130
Securidaca longepedunculata, 130
Selaginella kraussiana, 43
Sida carpinifolia, 150
 Sigillariacées, 137
Sigillaria elegans, 136, 137
Simarouba amara, 75
 Simaroubacées, 25, 32, 39, 75
Siparuna, 124, 126
Siparuna cristata, 124
Siparuna guianensis, 107
Sipo, 5, 85
Sloanea massonii, 69
Sloanea sinemariensis, 69
Smeathmannia pubescens, 111
Socratea durissima, 16
Sohnreyia excelsa, 18, 20
 Solanacées, 39
Solanum asperum, 39
Solanum atropurpureum, 39
Solanum aviculare, 39
Solanum verbascifolium, 39
sommet, **114**, 116, 117, 122, 126
Soumaripa, 75
Spathelia, 20
Spathelia brittonii, 20
Spathelia simplex, 20
Spathodea, 33
Spigelia anthelmia, 150
Spondianthus preussii, 84
Spondias mombin, 75
Staudtia gabonensis, 100, 141
Sterculia foetida, 70
Sterculia tragacantha, 70
 Sterculiacées, 14, 25, 49, 70, 85, 100, 120, 131, 142
Strelitzia, 27
Strephonema pseudocola, 128, 129, 132, 134
Strombosia glaucescens, 107
Strychnos, 124, 125, 130
Strychnos variabilis, 124
Stylocalamites, 136, 137
Sureau, 119
Swartzia prouacensis, 130, 133
Sycomore, 83
Symphonia, 108
Symphonia globulifera, 102, 106, 108
sympode, 12, 27, 32, **44**, 46, 51, 54, 71, **77**, **81**, 101, 122, 132
 Synanthéales, 15
synchrone, 35, 60, 81, 83, 113, 145
Synsepalum dulcificum, 69
système racinaire, 3, 11, **15-16**, 27, 36-37, 54, **92**, 127
Tabernaemontana, 143
Tabernaemontana crassa, 34, 37, 38, 39, 47
Tabernanthe iboga, 38
Tachia guianensis, 106
Tachigalia bracteolata, 62
Tachigalia multijuga, 62
Tachigalia paniculata, 62
Talauma plumieri, 85
Talisia elephantipes, 32
tallage, 27
Tapura guianensis, 110, 114
 Taxacées, 98
taxonomie, 1, 9, 10, 131, **141-142**
Taxus, 102
Taxus baccata, 98
 Teck, 5
Terminalia, 46, 65, 146
Terminalia bellerica, 68
Terminalia calamansanay, 69
Terminalia cattapa, 65, 65, 66, 66-68, 69
Terminalia ivorensis, 68, 69
Terminalia mantaly, 69
Terminalia pamea, 69
Terminalia superba, 69
 Ternstroemiacées, 70
Tetragastris, 89
Tetragastris altissima, 84
Tetrorchidium didymostemon, 58, 61, 62, 63
Tetrorchidium oppositifolium, 62, 63
Thamnopteris schlechtendalii, 135
Thea sinensis, 145
Theobroma, 141, 146
Theobroma cacao, 90-93, 91, 94, 142, 145
Theobroma grandiflora, 100, 102
Theobroma mariae, 25, 26, 142
Theobroma microcarpa, 100
Theobroma speciosum, 93, 93, 94
 Théophrastacées, 25
Thevetia peruviana, 73, 75, 75
Thomandersia anachoreta, 54, 55, 56, 57
Thomandersia butayei, 54
Thomandersia congolana, 54
Thunbergia, 121
Thunbergia erecta, 119, 120
 Thyméléacées, 49, 124
Tiama, 5, 85
Tieghemella, 71

- Tieghemella heckelii, 69
 Tilia, 126
 Tilia platyphyllos, 131
 Tiliacées, 39, 85, 100, 131
 Tilleul, 131
 Tingimonie, 84
 Tococa guianensis, 75, 77
touffe, 29
 Toulícia guianensis, 39
 Tovomita plumierii, 59
 Trattinickia demerarae, 84
traumatisme écologique, 3, 4
 Treculia africana, 130, 132
 Trema, 103, 108
 Trema micrantha, 103, 107, 108
 Trema orientalis, 103, 107, 108
 Tribroma bicolor, 93, 94
 Tricalysia gossweileri, 107
 Trichilia monadelpha, 85
 Trichoscypha ferruginea, 22, 26, 142
 Triplochiton scleroxylon, 85, 146
 Triumphetta cordifolia, 39
tronc, 12, **44**, 46, 48, 58, 67-68, 79, 97, **114**,
 116, 125, 127, 145
 Trymatococcus oligandrus, 130, 132
 Turraea heterophylla, 120
type biologique, 10, 117, 120, 124, 125, **150**
- Uapaca, 89
 Uapaca guineensis, 84
 Ulmacées, 107, 131
 Ulmus, 126
 Ulmus americana, 131
 Ulmus effusa, 126, 131, 132
 Ulmus foliacea, 131, 132
 Uloëndracées, 137
 Ulodendron majus, 137
unité de morphogénèse, **81**, 86, 96, 102
- Verbénacées, 32
 Verschaffeltia splendida, 12, 16
verticilles (branches), 51, 57, 59, 64, 71, 139
vigueur, 47, 48, 53, 61, 73, 89, 120
 Violacées, 25, 60
 Vipérine, 20
 Vismia, 124, 126, 141
 Vismia angusta, 105, 105, 108
 Vismia confertiflora, 124
 Vismia ferruginea, 124
 Vismia guineensis, 129, 134
 Virola melinonii, 100
 Virola surinamensis, 95, 97, 99, 100, 141
vivipare, 17
 Voacanga africana, 35
 Voacanga thouarsii, 38
 Vouacapoua americana, 38, 130, 132
- Wacapou, 130
 Wallichia disticha, 15
 Wielandiella angustifolia, 136, 137
 Williamsonia sewardiana, 135
 Williamsoniella coronata, 137
- Xanthorrhoea arborea, 22
 Xylopa, 105
 Xylopa aethiopica, 105
- Yayamadou, 100
 Yucca brevifolia, 37
- Zamia floridana, 32
 Zeyherella mayombense, 69
 Zingibéracées, 150
 Zygocactus, 134
-

TABLE DES MATIÈRES

PRÉFACE	VII
AVANT-PROPOS	IX
INTRODUCTION	1
<i>Historique (1); Origine géographique et écologique des espèces étudiées (2); Méthodes d'étude (5); Quelques définitions préalables (5); La différenciation morphologique (6); Les séquences de différenciation (7); Le polymorphisme des axes végétatifs (8); La notion de modèle architectural (9).</i>	
CHAPITRE PREMIER. — <i>Essai sur les arbres actuels</i>	11
Les arbres non ramifiés (11); Définition (11); <i>Elaeis guineensis</i> Jacq. (12); Le tronc, l'anatomie (12); Les feuilles; la phyllotaxie (14); Le système racinaire (15); La ramification du tronc (17); <i>Modèle de Holtum</i> (17); Définition (18); Répartition taxonomique (18); <i>Modèle de Corner</i> (21); Définition (21); Répartition taxonomique (21); Variations (26).	
Les arbres ramifiés (26); AXES VÉGÉTATIFS TOUS ÉQUIVALENTS ET TOUS ORTHOTROPES; LES ARBRES À STRUCTURE ARTICULÉE (26); Définition - La notion d'article (26); <i>Modèle de Tomlinson</i> (27); Définition (27); Répartition taxonomique (29); Variations (29); <i>Modèle de Chamberlain</i> (30); Définition (30); <i>Jatropha multifida</i> L. (31); Répartition taxonomique (32); <i>Modèle de Leeuwenberg</i> (33); Définition (33); <i>Anthocleista procera</i> Lepr. (34); Répartition taxonomique (37); Variations (39); <i>Modèle de Schoute</i> (40); <i>Hyphaene thebaïca</i> Mart. (40); Définition (43).	
AXES VÉGÉTATIFS DIFFÉRENCIÉS (44); Définition et critères d'établissement des modèles (44); <i>Modèle de Kwan-Koriba</i> (46); Définition (46); <i>Combretodendron africanum</i> (Welw.) Exell (47); Répartition taxonomique (48); Variations (49); <i>Modèle de Prévost</i> (49); Définition (49); <i>Alstonia boonei</i> De Wild. (51); Répartition taxonomique (54); Variations (55); <i>Modèle de Fagerlind</i> (57); Définition (57); <i>Rothmannia longiflora</i> Salisb. (59); Répartition taxonomique (59); Variations (60); <i>Modèle de Petit</i> (61); Définition (61); <i>Tetrorchidium didymostemon</i> (Baill.) Pax (61); Répartition taxonomique (62); Variations (63); <i>Modèle d'Aubrèville</i> (64); Définition (64); <i>Terminalia catappa</i> L. (65); Répartition taxonomique (68); Variations (70); <i>Modèle théorique I</i> (71); <i>Modèle théorique II</i> (71); <i>Modèle de Scarrone</i> (72); Définition (72); <i>Mangifera indica</i> L. (73); Répartition taxonomique (73); Variations (77); <i>Modèle théorique III</i> (78); <i>Modèle de Rauh</i> (78); Définition (78); <i>Musanga cecropioides</i> R. Br. (79); <i>Hevea brasiliensis</i> Muell. Arg. (79); Répartition taxonomique (83); Variations (86); <i>Modèle d'Atims</i> (87); Définition (87); <i>Rhizophora racemosa</i> Meyer (89); Répartition taxonomique (89); <i>Modèle de Nozeran</i> (89); Définition (89); <i>Theobroma cacao</i> L. (90); Répartition taxonomique (93); Variations (94); <i>Modèle de Massart</i> (94); Définition (94); <i>Pycnanthus angolensis</i> (Welw.) Warb. (95); Répartition taxonomique (98); Variations (101);	

Modèle de Roux (102); Définition (102); *Coffea arabica* L. (103); Répartition taxonomique (104); Variations (107); *Modèle de Cook* (110); Définition (110); Répartition taxonomique (110); Le concept de rameau phyllomorphique (112).

AXES VÉGÉTATIFS À STRUCTURE MIXTE (114); Définition (114); Tableau d'arbres à rameaux végétatifs différenciés (115); *Modèle de Champagnat* (117); Définition (117); *Carpotroche longifolium* (Poepp. et Endl.) Benth. (117); Répartition taxonomique (119); Variations (120); *Modèle de Mangenot* (121); Définition (121); *Dicranolepis persei* Cummins (122); Répartition taxonomique (124); Variations (124); *Modèle de Troll* (125); Définition (125); *Parinari excelsa* Sabine (126); Répartition taxonomique (127); Variations (131).

CHAPITRE II. — *Architecture des arbres fossiles* 135

CHAPITRE III. — *Architecture et taxonomie* 141

CHAPITRE IV. — *Phylogénèse des fonctionnements méristématiques* 143

Le fonctionnement méristématique défini (143); Le fonctionnement méristématique indéfini (145); Transformations pathologiques ou expérimentales d'un modèle en un autre (147).

CHAPITRE V. — *Architecture et biogéographie* 149

CHAPITRE VI. — *Architecture et types biologiques. La notion de miniaturisation* 150

Summary 152

Bibliographie 156

Index alphabétique des matières 165

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS
120, boulevard Saint-Germain, Paris (VI^e)
Dépôt légal, 2^e trimestre 1970

MARCA REGISTRADA

IMPRIMÉ EN BELGIQUE
PAR GEORGES THONE À LIÈGE

M&IE