

N° D'ORDRE
6.
A. O. 5460.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ D'ABIDJAN

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Guedé LOROUGNON

Licencié ès Sciences Naturelles.

Première thèse. — MORPHOGENÈSE ET MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE DE
QUELQUES CYPÉRACÉES.

Deuxième thèse. — LES CYPÉRACÉES FORESTIÈRES DE CÔTE D'IVOIRE.

Soutenues le 31 janvier 1970 devant la Commission d'examen.

MM. E. ADJANOHOON	<i>Président.</i>
<i>Professeur à la Faculté des Sciences d'Abidjan.</i>	
P. KAMMACHER	} <i>Examineurs.</i>
<i>Professeur à la Faculté des Sciences d'Abidjan.</i>	
G. MANGENOT	
<i>Professeur à la Faculté des Sciences d'Orsay.</i>	
R. NOZERAN	
<i>Professeur à la Faculté des Sciences d'Orsay.</i>	
G. CAMUS	
<i>Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.</i>	

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1971

*A Monsieur le Professeur EMBERGER,
Correspondant de l'Institut.*

A ma femme et à mes enfants.

REMERCIEMENTS

La présente Thèse sur l'importante famille des Cypéracées n'aurait pu être réalisée sans la sollicitude, l'extraordinaire compétence dans l'art d'instruire et de former ainsi que le soutien moral et un encouragement sans cesse soutenu de nombreuses personnalités pour lesquelles j'aimerais exprimer, ici, une très profonde reconnaissance.

Je voudrais, en premier lieu, remercier M. le Professeur MANGENOT, de la Faculté des Sciences d'Orsay, mon Maître, pour les enseignements et l'heureuse initiation que j'ai reçus de lui, en matière de Botanique tropicale. C'est lui qui m'a confié ce travail et m'a guidé en grande partie, pour sa réalisation. Je mesure tout le prix de l'honneur qu'il m'a fait en me donnant un sujet digne du plus grand intérêt biologique. Je suis heureux de lui exprimer mes vifs remerciements pour l'aide constante qu'il n'a cessé de m'apporter dans mes recherches, pour la sollicitude toute particulière qu'il m'a témoignée au cours des vicissitudes de ce travail.

M. le Professeur NOZERAN, de la Faculté des Sciences d'Orsay, a, lui aussi, aux côtés du Professeur MANGENOT, participé à la réalisation de cette Thèse. Morphologiste de renommée mondiale, il m'a non seulement initié aux méthodes, mais aussi guidé pas à pas dans mes recherches de morphogenèse. Je mesure donc pleinement la part qu'il a prise dans la conduite de mon travail et le prie de trouver, ici, l'expression d'une respectueuse gratitude et d'une profonde amitié.

Que M. le Professeur CAMUS, Directeur Général de l'ORSTOM, veuille bien trouver, ici, l'expression de ma profonde gratitude pour l'aide précieuse qui m'a été constamment prodiguée, au cours de ce travail réalisé au laboratoire de botanique du Centre-ORSTOM d'Adiopodoumé. Arrivé dans ce centre, en ma qualité de stagiaire de l'ORSTOM, en 1960, j'ai commencé une carrière scientifique des plus passionnantes, dans des laboratoires bien organisés et dans une ambiance scientifique stimulante qui m'a conduit à être nommé Chargé de Recherches titulaire, puis Maître de Recherches et Directeur du Laboratoire de botanique; affirmer, ici, tout ce que je dois à l'ORSTOM est pour moi un très agréable devoir.

M. le Professeur ADJANOHOUN, Recteur de l'Université du Dahomey, est un aîné dont les conseils et les encouragements ne m'ont jamais fait défaut; son expérience et sa compétence ont toujours été, pour moi, d'un grand secours; je suis heureux de lui exprimer, ici, toute mon amitié et ma reconnaissance.

REMERCIEMENTS

Quant au Président de l'Assemblée Nationale de Côte d'Ivoire, M. Philippe YACÉ, je voudrais simplement lui dire que je n'aurais jamais pu trouver le temps consacré à la réalisation de cette thèse si je n'avais rencontré, auprès de lui, une si grande compréhension. Je suis donc particulièrement heureux de lui rendre hommage et de lui notifier ma gratitude qui ne peut être qu'infinie.

M. le Professeur SCHNELL, de la Faculté des Sciences de Paris, a guidé mes premiers pas d'étudiant en Botanique tropicale. Par la suite, il m'a toujours réservé un bon accueil et donné de précieux conseils. Je lui demande de bien vouloir agréer l'expression de ma respectueuse reconnaissance.

De même, j'avais eu à préparer mon Certificat d'études supérieures de Botanique sous la direction de M. le Professeur KUHNER, de la Faculté des Sciences de Lyon, dont les enseignements m'ont fortement marqué et donné le goût à cette belle Science. Qu'il me soit permis de lui adresser ma vive reconnaissance.

Que M. le Professeur KAMMACHER qui s'est vivement intéressé à la caryologie des Cypéracées que j'ai étudiées et qui en a compté les chromosomes, veuille trouver, ici, le témoignage de ma sincère gratitude.

Je remercie également mon compatriote et ami, AKÉ ASSI, qui m'a fait bénéficier de sa parfaite connaissance de la flore africaine. J'adresse, en outre, mes sincères remerciements à mes collègues et amis d'Abidjan et à tous ceux qui m'ont prêté leur concours moral ou matériel, dans la réalisation de ce travail, en particulier : F. HALLÉ, J.-L. GUILLAUMET, L. BANCILHON (d'Orsay), J. RAYNAL (du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris), G. ANOMA, M. le Professeur JOHNSON (Recteur de l'Université du Togo), M.-F. PRÉVOST, M.-F. TROUSLOT, C. HUTTEL, P. ZADI KOUBI (un assistant courageux et très compétent), G. CREMERS, J. TOILLIEZ, T.-H. GNE-SIO, Y.-J. ANON, R. PASSAMBA, Thiémoko DIALLO (mon premier guide).

MORPHOGENÈSE ET MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE DE QUELQUES CYPÉRACÉES

Par G. LOROUGNON

Laboratoire de Botanique, O.R.S.T.O.M., B.P. n° 20, Abidjan, Côte d'Ivoire;
Laboratoire de Morphologie végétale expérimentale, associé au C.N.R.S.,
Faculté des Sciences, 91-Orsay, Essonne.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	181
CHAPITRE PREMIER. — <i>Quelques aspects du déterminisme de la morphogenèse chez des Cypéracées</i>	185
I. — A PROPOS DE L'ORIENTATION DES MÉRISTÈMES LATÉRAUX VERS UN FONCTIONNEMENT PARTICULIER : LE CAS DE <i>Mapania Baldwinii</i> Nelmes	185
II. — MISE EN ÉVIDENCE, CHEZ <i>Cyperus alternifolius</i> L., D'UN RÔLE DES FEUILLES DANS LE DÉROULEMENT DE LA MORPHOGENÈSE	192
CHAPITRE II. — <i>Les phénomènes de multiplication végétative chez quelques Cypéracées</i>	199
I. — LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE A PARTIR DE LA ZONE BASALE DU VÉGÉTAL : LE CAS DE <i>Cyperus rotundus</i> L. ET DE <i>Cyperus esculentus</i> L.	201
II. — LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE A PARTIR DES PORTIONS INFLORESCENTIELLES ..	205
A. — <i>Un exemple d'espèce à multiplication végétative très active : Cyperus fertilis Boeck</i>	205
B. — <i>Deux espèces à multiplication végétative épisodique : Hypolytrum heteromorphum Nelmes et Cyperus nudicaulis Poir</i>	214
1° Le cas d' <i>Hypolytrum heteromorphum</i> Nelmes	214
2° Le cas de <i>Cyperus nudicaulis</i> Poir	217
C. — <i>Une espèce à potentialités de multiplication végétative non utilisées : Cyperus diffusus Vahl</i>	221

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES	225
<i>I. — Corrélations internes à la plante intervenant dans le processus morphogénétique</i>	225
<i>II. — Morphogenèse et multiplication végétative</i>	226
<i>III. — Les implications avec des problèmes d'écologie.....</i>	229

RÉSUMÉ

La grande diversité de structures des Cypéracées de Côte d'Ivoire (spontanées et introduites) a permis une analyse expérimentale de corrélations qui interviennent entre les diverses parties de ces végétaux et assurent la direction de leur morphogenèse.

Dans le cadre de cette étude, l'analyse des processus de multiplication végétative a été particulièrement envisagée, le matériel s'étant révélé particulièrement favorable sous ce rapport.

Des observations faites à l'occasion de ce mode de multiplication (spontané ou provoqué par bouturage) ont permis d'apporter des précisions sur le polymorphisme du devenir des divers bourgeons en fonction, d'une part, de leur position sur la plante, mais aussi, du moment plus ou moins précoce où ceux-ci sont prélevés sur le végétal. Les enseignements recueillis sont certainement valables dans la pratique de la multiplication végétative des plantes cultivées.

Des implications avec les problèmes d'écologie ont pu être abordés grâce, en particulier, à l'expérimentation portant sur l'action des facteurs du milieu sur les possibilités morphogénétiques de ces plantes.

SUMMARY

The great diversity of structures in the Cyperaceae of the Ivory Coast (spontaneous and introduced) has led to an experimental analysis of correlations which take place between the different parts of these plants and thus assure the direction of their morphogenesis.

On response to this study, an analysis of the processes of vegetative multiplication was particularly considered, the material being highly favourable in this case.

The observations made on this mode of multiplication (spontaneous or provoked by cuttings) permitted certain precisions on the polymorphic development of the various buds, taking into consideration, first of all, their position on the plant and

secondly the moment, more or less precocious, of their removal from the plant. The acquired knowledge can certainly be applied, in a valuable manner, to the vegetative multiplication of cultivated plants.

The implied ecological problems have been experimentally attempted in connection with the action of environmental factors on the morphogenetic possibilities of these plants.

INTRODUCTION

Les Cypéracées, qui comptent plus de 4 000 espèces, représentent une grande famille du règne végétal. Il s'agit de plantes répandues dans le monde entier, sous toutes les latitudes et sous tous les climats.

La plupart des espèces appartiennent au genre *Carex*; les taxons de ce genre présentent, certes, des différences; mais celles-ci portent, le plus souvent, sur des détails d'organisation. Par contre, les autres genres (*Cyperus*, notamment) ont des types d'organisation plus divers.

Notre propos est d'étudier quelques Cypéracées, spontanées ou introduites en Côte d'Ivoire.

L'analyse sera faite, non seulement de la morphologie, mais aussi de la morphogenèse de ces plantes. L'aspect expérimental ne sera pas négligé, qui essaiera d'apporter des éclaircissements sur le déterminisme des formes de ces végétaux.

Notre étude sera conduite dans l'esprit de travaux récents de morphogenèse comparée qui ont permis de faire beaucoup avancer la connaissance du déterminisme de la morphogenèse des végétaux supérieurs. Nous pensons particulièrement au travail de J. ROUX sur les Euphorbiacées, à celui de L. BANCILHON sur les *Phyllanthus*.

Mais, notre matériel s'est révélé être particulièrement intéressant pour l'analyse des problèmes liés à la multiplication végétative. Nous insisterons plus spécialement sur cet aspect, vu dans le contexte des phénomènes de différenciation et de dédifférenciation. De cette étude, nous tenterons de déduire quelques appréciations sur les phénomènes d'adaptation de ces plantes aux diverses conditions écologiques.

Avant d'aborder l'étude proprement dite, il n'est sans doute pas inutile de préciser certains traits du cadre dans lequel notre analyse a été conduite. Tout d'abord, qu'entendons-nous par les termes de *différenciation* et de *dédifférenciation* ?

Il est évident qu'au cours du déroulement de l'ontogenèse d'un végétal, ce ne sont pas les mêmes éléments de l'information génétique qui fonctionnent. Sous réserve de cas sans doute moins fréquents sur lesquels nous reviendrons plus loin, nous considérerons que les séquences des processus mises en jeu, au cours de l'édification de la jeune plante, correspondent à

des différenciations; de ce fait, le stade germination de la graine peut être considéré comme le point zéro des phénomènes. A partir de ce stade, les voies de différenciation suivies peuvent être très divergentes. Elles aboutissent, bien entendu, comme pour tous les organismes vivants appartenant à des groupes à organisation multicellulaire et relativement évolués, à la mise en place de cellules, tissus, organes divers, l'ensemble étant disposé suivant un schéma métamérisé; ces voies de différenciation aboutissent aussi à des dispositifs plus originaux. Ceux-ci conduisent à des types de morphogenèse multiformes et automaintenus non seulement sur la plante entière, mais aussi à partir de fragments prélevés sur elle.

Ainsi, par exemple, chez des plantes construites comme *Coffea arabica* ou *Phyllanthus amarus* (R. NOZERAN, L. BANCILHON et J. ROUX), les méristèmes édifient, les uns des rameaux dressés, à symétrie rayonnante, orthotropes, d'autres des axes horizontaux, à symétrie bilatérale, plagiotropes. Lorsque les méristèmes de ces tiges sont engagés dans l'un ou l'autre de ces systèmes de fonctionnement, ils s'y maintiennent « indéfiniment ». Bouturés, les sommets de ces rameaux fonctionnent dans le même système que sur la plante entière et donnent ainsi naissance, suivant la place où ils ont été prélevés sur le végétal, à des individus différents.

La constitution du végétal est donc le fruit du fonctionnement de divers éléments, particuliers, de l'information génétique; différents entre eux, ces éléments diffèrent aussi de ceux qui interviennent dans la germination de la graine et correspondent donc, de ce fait, à des *différenciations*.

Mais, il est bien nécessaire qu'à un moment déterminé, interviennent des processus de retour en arrière, de *dédifférenciation* permettant, en particulier, la remise à zéro de l'état graine. Ces processus doivent se situer à plusieurs niveaux, mais, en particulier, certains doivent commencer à être mis en route plus ou moins tôt, avant la formation de la semence : par exemple, au moment de l'édification de la fleur, voire, dans certains cas, avant l'ontogenèse florale (R. NOZERAN et G. DUCREUX; R. NOZERAN, L. BANCILHON et P. NEVILLE).

L'ensemble des phénomènes qui jalonnent la vie de la plante, depuis la germination jusqu'à la production de nouvelles graines, correspond, évidemment, à des répressions ou des activations de séquences plus ou moins larges de l'information génétique. En l'état actuel de nos connaissances, différents processus peuvent être mis en évidence avec une relative facilité au travers de modifications visibles dans la morphologie. Celles-ci traduisent des fonctionnements biochimiques divers qui sont le résultat de la mise en route ou de la répression de gènes. L'analyse des phénomènes à ces derniers niveaux est pratiquement encore entièrement à réaliser.

Pour simplifier le schéma des processus intervenant dans l'ensemble de l'ontogenèse du végétal, nous n'avons pas tenu compte d'une orientation, plus ou moins fugace, imprimée par les tissus de la graine aux premiers stades de l'ontogenèse; celle-ci pourrait représenter le souvenir d'inter-

actions existant entre les portions végétatives de l'individu, arrivé à un certain type de fonctionnement, et la semence en voie de formation. De tels faits impliquent la transmission par la graine d'une portion de l'état différencié atteint par le végétal au cours de son développement. A partir de l'embryon, nous aurions donc, dans ce cas, extériorisation de caractères différenciés, rélictuels, s'effaçant plus ou moins rapidement (dédiﬀérenciation), alors que marcheraient de pair des phénomènes de différenciation qui finiraient par l'emporter. La suite verrait intervenir des processus de dediﬀérenciation dont certains aboutiraient à la graine bien que n'étant pas conduits jusqu'à leur terme ultime. Des phénomènes de ce type ont bien été mis en évidence par L. BANCILHON (1969) chez divers *Phyllanthus*.

Ces indications de caractère général étant fournies, il s'agit maintenant de déterminer dans quelle mesure la multiplication végétative s'inscrit dans le déroulement de ces séquences d'événements.

Peut-on concevoir de retrouver dans cette forme de propagation d'une espèce un moyen comparable au rajeunissement obtenu par sa graine, qui permet de remettre à zéro l'ensemble du système de fonctionnement du génome de l'individu ? *En d'autres termes, la multiplication végétative peut-elle permettre d'aboutir à un rajeunissement aussi important que la graine ?*

Ce mode de reproduction sans sexualité est très fréquent chez les Thalophytes qui possèdent, sous ce rapport, toute une gamme de possibilités :

a) fragmentation du thalle : c'est le cas, par exemple, chez de nombreuses Chlorophycées inférieures qui se reproduisent par hormogonies (g. *Bumilleria*, g. *Hormidium*, g. *Hormococcus*, etc.);

b) édification, par le thalle, de cellules ou groupes de cellules plus ou moins différentes des autres portions du thalle; on peut citer la formation des kystes ou cellules de conservation, chez les Nostocacées ou les Rivulariacées (g. *Glæocapsa*, g. *Nostoc*, etc.);

c) formation de groupes de cellules plus spécialisées encore, enfouies dans une membrane déhiscente, seul reste de la cellule primitive ayant donné naissance à l'ensemble : c'est le cas, par exemple, de très nombreuses Chlorophycées ou Phéophycées qui se multiplient par zoospores flagellées (g. *Endoderma*, g. *Ædogonium*, g. *Pilinia*, g. *Ulothrix*, etc.).

Cet éventail de comportements a été divisé par certains auteurs en multiplication végétative pour les premiers types, et en multiplication asexuée pour le dernier. Cette distinction nous semble devoir être considérée comme plus morphologique que biologique, tant qu'une étude précise des thalles produits par ces organes de multiplication, confrontés avec ceux nés de la germination de semences sexuées homozygotes, n'aura pas été faite. Le critère, en effet, le plus important à retenir semble être la possibilité qu'ont ces divers organes d'apporter, par rapport aux tissus dans lesquels ils ont été formés, un rajeunissement plus ou moins important.

Chez les végétaux supérieurs, on connaît des types de multiplication ne faisant pas intervenir la sexualité, depuis la fragmentation, les bulbilles

jusqu'aux graines apomictiques. Pour être, sans doute, moins importants que chez les Thallophytes, ils n'en sont pas moins, cependant, très variés.

Quoi qu'il en soit, pour l'analyse des phénomènes, il n'est pas sans intérêt de tenir compte de la place, sur le végétal, où sont produits ces organes de multiplication.

Nous avons déjà mentionné, en effet, que les différentes parties du végétal supérieur correspondent à des gammes diverses du fonctionnement du matériel génétique de l'individu. Certains de ces types de fonctionnement, une fois acquis par un méristème, apparaissent comme auto-entretenus.

Aussi bien, un fragment prélevé dans ces différentes parties peut, bouturé, donner naissance à des individus divers, les uns à cause de la vitesse avec laquelle ils atteindront certaines étapes (par exemple, la floraison), d'autres parce qu'ils resteront porteurs d'un processus automaintenu.

Mais en est-il de même pour les organes spécialisés servant, naturellement à la multiplication végétative de la plante ? Dans deux cas, plus précisément, la reproduction végétative conduit à des résultats se rapprochant plus ou moins de ceux obtenus par la graine, fruit de la fécondation.

D'une part, à la suite des travaux d'un certain nombre d'auteurs (1), on sait que, chez nombre de végétaux, les tissus de la portion basale (que l'action du système racinaire tend à maintenir dans un état peu différencié) conservent des caractères de faible différenciation. Dans ces conditions, des organes de multiplication végétative élaborés à ce niveau présenteront des caractères de *dédifférenciation*.

D'autre part, il faut tenir compte du fait, déjà signalé plus haut, que les phénomènes de dédifférenciation, conduisant à l'état de fonctionnement de la semence, se produisent certainement par étapes, commençant plus ou moins tôt, avant la formation de la fleur. En conséquence, on peut penser que des bourgeons nés dans des portions plus ou moins engagées dans ces processus de dédifférenciation traduisent dans leur fonctionnement l'état dans lequel sont arrivés les tissus qui leur ont donné naissance. Une confirmation peut être fournie par des travaux de L. BANCILHON (1969). Ce chercheur a montré que la possibilité de réversion du fonctionnement différencié plagiotrope de *P. sublanatus* Schum. et Thom. et *P. lathyroides* H. B. K. n'existe le long des rameaux plagiotropes qu'à l'aisselle des préfeuilles des fleurs femelles qu'ils portent. Ces organes foliaires sont les seuls, à partir d'un certain niveau sur le rameau, à être susceptibles de développer une production axillaire orthotrope.

Ces réflexions d'ordre général nous semblent une introduction rationnelle à notre travail sur les Cypéracées. En effet, ce travail nous paraît apporter, outre des renseignements concernant la morphogenèse de ces végétaux, des indications intéressantes sur les phénomènes de multiplication végétative. Aussi bien, insisterons-nous particulièrement sur ceux-ci.

(1) H. J. WEBBER et L. D. BATCHELOR, 1948; M. SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL, 1954, 1959; R. NOZERAN, L. BANCILHON et P. NEVILLE, 1971, ETC.

CHAPITRE PREMIER

QUELQUES ASPECTS DU DÉTERMINISME DE LA MORPHOGENÈSE CHEZ DES CYPÉRACÉES

I. — A PROPOS DE L'ORIENTATION DES MÉRISTÈMES LATÉRAUX VERS UN FONCTIONNEMENT PARTICULIER : LE CAS DE *MAPANIA BALDWINII* NELMES

Compte tenu de la présentation que nous avons faite de notre travail, il peut paraître aberrant de commencer son exposé par l'analyse de la morphogenèse de *Mapania Baldwinii* (photo 1). En effet, cette espèce de la tribu des Hypolytrées est remarquable par le fait que dans les conditions naturelles, elle ne présente jamais de multiplication végétative. Et même, lorsqu'elle n'est pas traumatisée, la tige de cette plante ne se ramifie qu'à l'occasion de la production d'axes inflorescentiels. Mais l'étude de *Mapania Baldwinii* présente de l'intérêt, car elle nous permet de situer, au moins chez cette espèce, le rôle respectif de ses diverses portions dans la morphogenèse de l'ensemble.

Voyons d'abord comment est constitué cet organisme (fig. 1) : *Mapania Baldwinii* comprend essentiellement un axe normalement dressé, mais devenant parfois plus ou moins couché en fonction de sa taille ou de son âge. Cet axe est le produit du fonctionnement, en principe ininterrompu et indéfini, d'un méristème terminal (*mt*); celui-ci donne naissance, latéralement, à des feuilles assimilatrices pétiolées et de coloration rouge-brun caractéristique (f_1, f_2, \dots), distribuées en ordre phyllotaxique tristique.

A l'aisselle de chacune de ces feuilles, on observe un bourgeon unique qui peut rester latent plus ou moins longtemps. Lorsqu'il se développe, apparemment à des niveaux que l'on ne peut — au moins en l'état actuel de nos connaissances — prévoir à l'avance, le bourgeon axillaire donne toujours naissance, dans les conditions naturelles et sur la plante intacte, à une tige terminée par une inflorescence (*i*).

Cette tige axillaire inflorescentielle est relativement très longue (10-30 cm de longueur), du fait d'une croissance intercalaire conduisant à la formation d'une portion aphyllé (*ha*) terminée par l'inflorescence; elle est trigone et plus ou moins épaissie dans sa partie distale, tandis que, dans sa partie proximale, elle porte 3-5 feuilles réduites à de petites gaines membraneuses brunes (*g*) dont les aisselles sont vides.

Il est curieux de constater, dès maintenant, le fait suivant : jamais dans



PHOTO 1.

la nature, sur le pied-mère intact de *Mapania Baldwinii*, on n'observe le développement de bourgeons strictement végétatifs. Ainsi, avons-nous affaire à une plante typiquement monopodiale, à la manière de certains palmiers (*Elaeis guineensis* Jacq., *Cocos nucifera* L., par exemple) classiquement connus comme tels, leurs seules pousses latérales étant inflorescentielles, donc à destinée limitée.

Cependant, de nombreuses observations portant sur des milliers d'individus de *Mapania Baldwinii* nous ont permis (1964, 1966) de rencontrer deux pieds présentant, l'un et l'autre, des ramifications végétatives axil-

lares. Mais, un examen attentif de ces échantillons nous a permis de nous rendre compte que, dans les deux cas, le méristème apical de la plante avait été détruit par une attaque d'insectes (1).

Ces faits d'observation nous ont suggéré de mettre en place un protocole expérimental destiné à étudier le comportement du méristème axil-

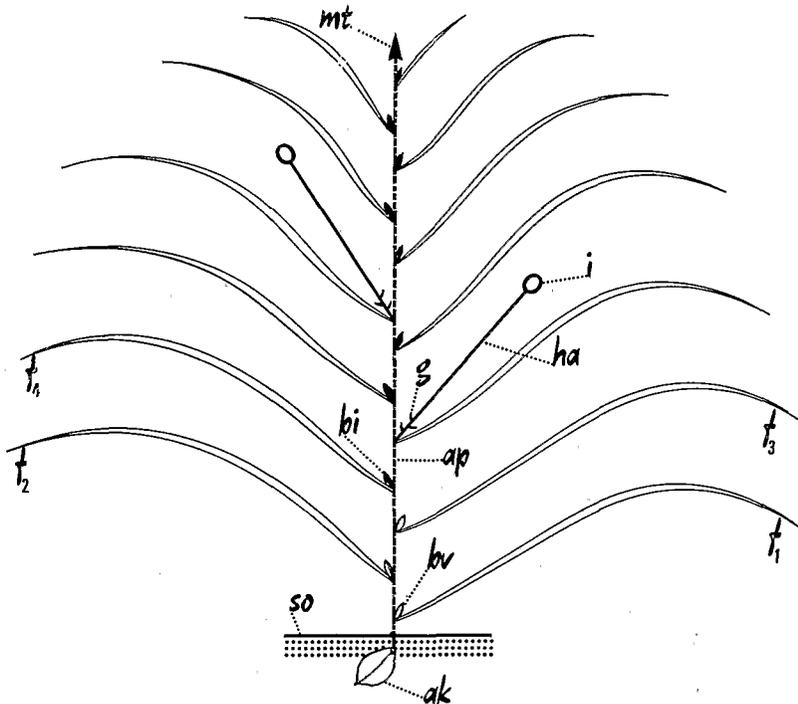


FIG. 1. — *Mapania Baldwinii* Nelmes. *ak*, akène; *ap*, axe principal (il a été allongé sur le dessin, pour la clarté de ce dernier); *bi*, bourgeon inflorescentiel; *bv*, bourgeon végétatif; *f₁*, *f₂*, ..., feuilles assimilatrices; *g*, gaine foliaire; *ha*, hampe inflorescentielle axillaire; *i*, inflorescence; *mt*, méristème terminal; *so*, niveau du sol. Le système racinaire n'a pas été figuré.

laire de l'axe principal sous l'angle de sa réaction aux corrélations diverses venant du reste de la plante.

Ainsi, le 17 septembre 1965, avons-nous réalisé, dans la forêt de Yapô, l'expérimentation suivante, dans laquelle 100 pieds de *Mapania Baldwinii* ont été utilisés : 50 pieds d'entre eux, relativement jeunes, n'avaient pas

(1) En 1964 (G. LOROUGNON, 1964), notre attention avait été vivement retenue par le fait que *Mapania mangelotiana* G. Loroug., une Hypolytrée monopodiale, présentait d'abondantes ramifications végétatives axillaires. Il s'est avéré par la suite que l'échantillon décrit avait perdu son méristème apical, à la suite d'une attaque d'insectes.

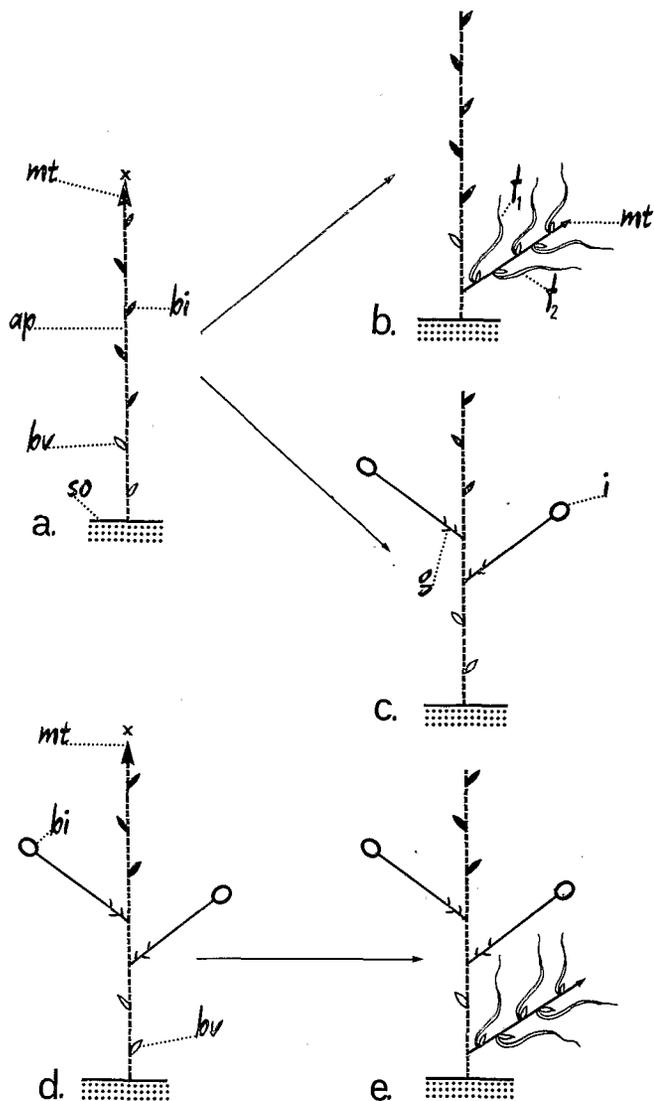


FIG. 2. — *Mapania Baldwinii* Nelmes. Expérience mettant en évidence la réaction du méristème axillaire aux corrélations venant du reste de la plante. L'expérimentation consiste à détruire le méristème terminal de la plante. *ap*, axe principal, allongé sur le dessin, pour la clarté de ce dernier; *bi*, bourgeon inflorescentiel; *bv*, bourgeon végétatif; *f₁*, *f₂*..., feuilles assimilatrices; *g*, gaine foliaire; *i*, inflorescence; *mt*, méristème terminal; *so*, niveau du sol. *a* et *d*) Schémas indiquant le stade au cours duquel le méristème terminal a été amputé (X). *b*, *c* et *e*) Schémas indiquant le résultat de l'opération. En (*a*) et (*b*), nous n'avons pas figuré les bractées des bourgeons, pour la commodité du dessin. Lorsqu'on supprime le méristème terminal, sur des pieds relativement jeunes (*a*), on obtient tantôt des pousses végétatives axillaires (*b*), tantôt des axes inflorescentiels latéraux (*c*); par contre, si l'opération se fait sur des pieds plus âgés (*d*), on obtient seulement le démarrage de bourgeons végétatifs dans la partie inférieure de l'axe.

encore porté de fleurs, 50 autres pieds étaient plus vieux et portaient des fleurs. Le méristème apical de l'axe terminal a été soigneusement détruit; après 28 jours, les résultats notés ont été les suivants (fig. 2) :

a) Parmi les 50 pieds *les plus jeunes*, on constate que 19 n'ont rien produit et que 31 ont émis des axes latéraux. Mais, de la part des 31 qui ont réagi à la suppression de leur portion apicale, il est intéressant de noter que les réactions sont de deux ordres : les uns (5 pieds seulement) ont donné des pousses végétatives (fig. 2 b), tandis que les autres (26 pieds) ont émis des axes inflorescentiels latéraux (fig. 2 c).

b) Les pieds *les plus âgés* se sont comportés différemment en ce sens que, chez eux, l'ablation du méristème terminal a seulement déclenché le démarrage de bourgeons végétatifs dans la partie inférieure de la tige principale (fig. 2 d et e).

Ces faits d'observation et expérimentaux nous paraissent intéressants à souligner. Quelle peut donc être leur signification ?

Dans les jeunes stades, issus de la germination de la graine, le méristème terminal édifie un axe qui ne porte, dans un premier temps, que des méristèmes secondaires susceptibles d'évoluer en rameaux végétatifs; plus haut, les méristèmes secondaires peuvent donner exclusivement naissance à des inflorescences. Dans la zone intermédiaire, il y a certainement un mélange des deux types de méristèmes secondaires.

Entre les pieds jeunes et les pieds âgés de *Mapania Baldwinii*, on observe, dans le temps, une évolution du comportement des différents bourgeons axillaires vis-à-vis des corrélations d'inhibition. Ainsi, dans les conditions naturelles, sur les plantes intactes, les corrélations d'inhibition venant des parties supérieures de l'individu sont très fortes, de telle sorte que tous les bourgeons restent latents. S'agissant des bourgeons végétatifs situés à la base de l'axe, cette latence dure tant que le végétal n'est pas traumatisé. Quant aux méristèmes à destinée inflorescentielle, ils produisent d'abord un bourgeon de type végétatif formé d'écailles foliaires, puis l'axe inflorescentiel proprement dit, aphyllé, enfin l'inflorescence; ces méristèmes commencent tous par être latents, mais certains d'entre eux échappent à ces corrélations d'inhibition et dès ce moment, le méristème s'oriente vers la production des organes inflorescentiels proprement dits. Il semble donc que les bourgeons à destinée inflorescentielle sont moins solidement bloqués par les processus d'inhibition. Le fait qu'ils se développent néanmoins sans ordre apparent tendrait à montrer qu'ils sont, du point de vue de leur situation vis-à-vis des phénomènes d'inhibition, proches du point où l'équilibre peut être rompu en faveur de leur développement.

A quoi sont dues ces inhibitions ? Le point à résoudre est de savoir si ces corrélations d'inhibition sont le fait du méristème apical de l'axe principal.

Nous pensons que, si ce méristème intervient dans le phénomène, il le fait surtout indirectement.

Depuis, en particulier, les travaux de CHAMPAGNAT (1965), on sait, en

effet, que ce sont surtout les jeunes feuilles qui sont responsables de l'inhibition exercée dans le sens basipète. On peut penser que, chez *Mapania Baldwinii*, la suppression de la portion apicale, donc du méristème terminal détermine la suppression des influences inhibitrices, donc le démarrage des bourgeons latents, du fait que la suppression de ce méristème entraîne la non formation de nouvelles feuilles. Les feuilles existant déjà, lors du traumatisme, perdent leurs propriétés inhibitrices en vieillissant.

Quoi qu'il en soit, par levée des corrélations inhibitrices, on détermine le développement des bourgeons latents. Ce faisant, on met en évidence une répartition des divers types de bourgeons, qui est la démonstration qu'il existe, le long de l'axe principal de *Mapania Baldwinii*, un gradient de différenciation des bourgeons.

Quelle peut être l'origine de ce gradient ?

On sait, plus spécialement depuis les travaux de L. BANCILHON (1965, 1966, 1969) sur les *Phyllanthus* (Euphorbiacées) à rameaux dimorphes, que les méristèmes d'axes jouent dans le même temps deux rôles; ils interviennent pour l'édification des tissus qui sont situés au-dessous d'eux et, d'autre part, ils orientent le devenir des méristèmes situés plus ou moins loin d'eux. Ces méristèmes d'axes principaux assument donc deux fonctions, l'une édifiatrice, l'autre organisatrice.

En effet, chez ces *Phyllanthus*, on peut démontrer que les méristèmes d'axes principaux sont responsables de l'orientation de méristèmes sous-jacents dans le sens plagiotrope.

Ce rôle organisateur du méristème est sûrement très général. WARDLAW (1949), le premier, l'a mis en évidence à propos de la morphogenèse d'une Fougère, *Dryopteris dilatata* A. Gray. On peut même penser, après les expériences de PELLEGRINI, que chez les Phanérogames, ce sont les méristèmes des axes qui orientent dans le sens foliaire les méristèmes qu'ils ont contribué à installer au-dessous d'eux.

Ne peut-on pas penser qu'il existe quelque chose de comparable chez *Mapania Baldwinii* ? En tout cas, à la lumière de ces acquisitions, on peut proposer l'explication suivante : au début, le méristème apical, n'ayant pas encore acquis son rôle organisateur, donne des bourgeons axillaires à potentialités végétatives; ensuite, il acquiert progressivement ce rôle, très certainement sous des influences corrélatives venant du reste de la plante. L. BANCILHON a pu montrer que, chez des *Phyllanthus*, ce sont les jeunes feuilles les premières formées qui interviennent dans la transformation du fonctionnement du méristème terminal de l'axe principal. Il en est vraisemblablement de même chez *Mapania Baldwinii* : le stade organisateur étant atteint, le méristème apical orienterait donc des méristèmes axillaires vers la production de bourgeons à destinée inflorescentielle; par la suite, il fonctionnerait indéfiniment dans ce système, de telle sorte qu'il ne peut plus y avoir, à partir de ce moment-là, de bourgeons végétatifs secondaires.

Ainsi, dans les conditions naturelles, la structure normale de *Mapania Baldwinii* nous semble pouvoir être comprise comme suit : un axe principal édifié par un méristème apical fonctionnant de façon ininterrompue; le méristème apical édifie, latéralement, des feuilles assimilatrices dont l'aisselle est occupée par un bourgeon secondaire. Parmi les bourgeons axillaires formés, certains, ayant subi une influence inductrice du bourgeon terminal, se développent en inflorescences tandis que d'autres, les premiers formés, alors que le méristème terminal n'avait pas encore acquis son rôle organisateur, restent végétatifs.

Nous avons pu constater que l'acquisition de ce rôle organisateur pouvait être très rapide. En effet, il existe des pieds de *Mapania Baldwinii* qui donnent des axes inflorescentiels dès leur base; dans ce cas, il n'existe plus de possibilité de ramification végétative et la suppression du méristème apical entraîne inéluctablement la mort de la plante.

Ainsi donc, deux faits caractérisent la structure de *Mapania Baldwinii* :

a) l'existence de très puissants processus d'inhibition ayant pour effet d'imposer un développement végétatif monocaule;

b) l'existence d'un gradient de répartition des deux types de bourgeons (bourgeons végétatifs à la base, bourgeons reproducteurs plus haut). Ce gradient pourrait être considéré comme la résultante du processus d'évolution du méristème terminal de l'axe végétatif qui acquerrait, progressivement et plus ou moins vite, la possibilité de jouer un rôle organisateur, dans le sens inflorescentiel, sur les méristèmes latéraux qu'il a contribué à édifier.

Des observations comparatives peuvent être faites chez d'autres espèces de *Mapania* à développement monopodial. On aura, dans certains cas, semblables à celui de *Mapania Baldwinii*, des plantes monocaules strictes, sans ramifications végétatives; dans d'autres cas, il semble que les phénomènes d'inhibition soient moins actifs, ce qui entraîne une possibilité de ramification végétative; c'est ainsi que chez *Mapania africana* var. *flipes* J. Rayn., RAYNAL (1968) a signalé une production d'axes végétatifs latéraux.

Mais, on peut penser qu'au sein d'une même espèce, il peut exister des individus de plusieurs types, divers en fonction de leur structure génotypique. De plus, en fonction des conditions écologiques dans lesquelles vit la plante, celle-ci peut avoir un comportement différent. Par l'une ou l'autre de ces raisons (constitution génétique et conditions écologiques), ou par les deux à la fois, peuvent sans doute s'expliquer les différences entre nos observations et celles de J. RAYNAL sur *Mapania Linderi* Hutch. : en effet, chez cette espèce normalement monopodiale, il ne nous a été donné d'observer, ni dans la nature, ni à la suite de la destruction expérimentale du méristème apical de la plante, le développement des pousses axillaires végétatives, bien que J. RAYNAL (1968) affirme avoir observé le phénomène sur des échantillons de la même espèce.

Dans un cas, même, nous avons pu démontrer, expérimentalement, le

rôle des conditions écologiques dans le comportement d'une espèce, sous le rapport des phénomènes envisagés. Il s'agit d'*Hypolytrum africanum* Nees, Cypéacée monopodiale comme *Mapania Baldwinii*, qui pousse habituellement à 1 200 m d'altitude sur le Mont Tonkoui.

Lorsqu'on cultive cet *Hypolytrum* au voisinage du niveau de la mer (l'expérience a été réalisée au Jardin Botanique du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé-Abidjan, à proximité de la Lagune Ebrié), on constate le fonctionnement suivant : le méristème édifie indéfiniment des feuilles chlorophylliennes; chose remarquable, les aisselles de ces dernières, au lieu de donner des inflorescences, ne produisent plus que des axes végétatifs. Ainsi, semble-t-il, le méristème apical de l'axe principal, dans ces nouvelles conditions écologiques, ne peut plus acquérir le rôle organisateur dans le sens reproducteur, de telle sorte qu'il ne produit que des pousses secondaires végétatives.

Ce qui a été vu chez les *Phyllanthus* permet d'interpréter ce comportement qui est peut-être lié, au moins en partie, au fait que les feuilles formées dans ces conditions écologiques ne peuvent pas jouer leur rôle orienteur du méristème terminal.

II. — MISE EN ÉVIDENCE, CHEZ *CYPERUS ALTERNIFOLIUS* L., D'UN RÔLE DES FEUILLES DANS LE DÉROULEMENT DE LA MORPHOGENÈSE

Avec *Cyperus alternifolius* (photo 2), nous avons eu la possibilité de compléter l'étude faite sur *Mapania Baldwinii* en précisant un des rôles que peuvent jouer les feuilles, dans certains processus de sa morphogenèse.

Cette Cypéacée pantropicale, probablement originaire de l'Ancien Monde, mais très largement dispersée à cause de son utilisation comme plante d'ornement, est construite de la façon suivante (fig. 3); la portion souterraine est constituée par des axes rhizomateux courts (r_1 ; r_2), articulés sympodiquement les uns aux autres; ces axes mesurent, en moyenne, 1,2 cm de longueur sur 0,6 de diamètre. Chacun des éléments de ce sympode porte, outre des racines, des feuilles en écailles (*ef*) à l'aisselle de chacune desquelles se trouve un bourgeon latent (*bv*); il se termine par un axe dressé, raide, dont la base est pourvue de quelques feuilles réduites à des gaines (*g*); puis vient une portion aphyllé (*ha*) à croissance intercalaire très rapide et très importante (elle peut atteindre 1,50 m de hauteur); la partie distale est pourvue de 9 à 30 feuilles assimilatrices (f_1 , f_2 ...) densément insérées, formant une rosette perchée. Ce sont là les seules feuilles chlorophylliennes de la plante et les seules donc à assurer, avec l'axe dressé, lui-même chlorophyllien, la nutrition carbonée. Au niveau du coude que fait

l'axe rhizomateux (r_2) lorsque son extrémité se transforme en un axe dressé, un bourgeon végétatif démarrera, qui donnera naissance à un nouvel élément rhizomateux; ce dernier se terminera par un axe dressé et ainsi de suite, le tout constituant, finalement, l'ensemble souterrain sympodique ci-dessus mentionné.

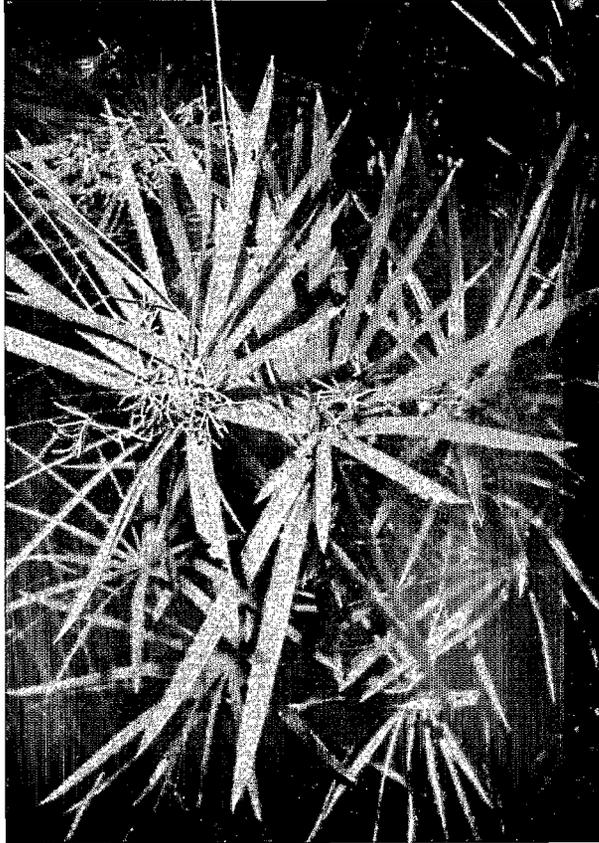


PHOTO 2.

Examinons maintenant la structure de la rosette perchée. Toutes les feuilles qui la constituent servent de bractées, chacune, à un bourgeon enveloppé à l'intérieur d'une préfeuille bicarénée adossée à l'axe dressé. Les 2-4 feuilles les plus basses, donc les premières formées, servent de bractées à des bourgeons (bv') dont la destinée, sur la plante intacte dans les conditions naturelles, est végétative; à l'aisselle de chacune des feuilles situées plus haut, se trouve un bourgeon à destinée inflorescentielle (bi). Morphologiquement, on reconnaît ces deux types de bourgeons : les végé-

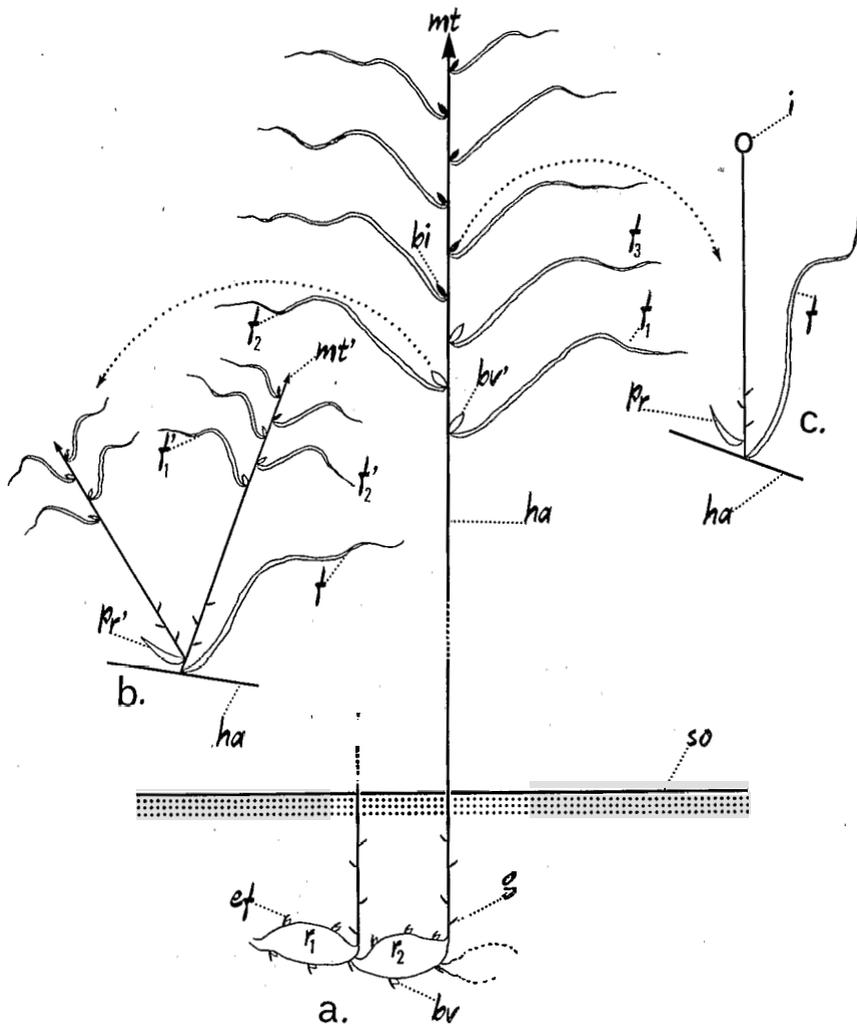


FIG. 3. — *Cyperus alternifolius* L. a) Aspect général de la plante. b) Résultat de l'évolution d'un bourgeon végétatif (bv') de la base de la rosette perchée; dans les conditions naturelles, lorsqu'ils se développent, les bourgeons (bv') donnent presque toujours naissance à un axe végétatif typique portant une ramification adaxiale. bi , bourgeon inflorescentiel; bv , bourgeon végétatif de l'axe rhizomateux ($r_1, r_2...$); c) résultat de l'évolution d'un bourgeon inflorescentiel; ef , écaille foliaire; $f, f_1, f_2, f_3, f', f'_1, f'_2, f'_3...$, feuilles assimilatrices formant une rosette perchée; g , gaine foliaire; ha , hampe inflorescentielle; i , inflorescence; mt, mt' , méristèmes terminaux; pr , pré-feuille; so , niveau du sol. Le système racinaire n'a pas été figuré.

tatifs sont plus renflés que les inflorescentiels; la dissection du bourgeon végétatif montre, dès les jeunes stades, l'existence d'une ramification de son axe, en position adaxiale.

Sur la plante intacte, dans les conditions naturelles, tous ces bourgeons peuvent se développer après une période de latence plus ou moins longue, mais pouvant durer plus d'une année. Les premiers à se développer sont les bourgeons à destinée inflorescentielle, en commençant par les plus élevés sur l'axe. Progressivement, tous les autres bourgeons se mettent à croître. Dans le même temps, les bourgeons à destin végétatif, mais les plus bas sur l'axe, se développent, les deux axes qui les constituent ayant une croissance simultanée, mais inégale, l'abaxial étant plus puissant que l'adaxial. Puis, c'est le tour des bourgeons végétatifs, plus élevés sur l'axe, de commencer leur croissance. Il est à noter que certains de ces derniers axes peuvent très rapidement donner naissance à une hampe terminée par une rosette de feuilles et pourvue d'axes inflorescentiels.

Une remarque s'impose, après cette description. Celle-ci met en évidence, chez cette plante, un gradient de différenciation se traduisant dans le devenir des bourgeons axillaires, depuis ceux portés par le rhizome jusqu'à ceux de la rosette perchée. Les premiers donnent naissance à de nouveaux axes rhizomateux, les autres, suivant leur position dans la rosette, produisent des axes végétatifs typiques ou des axes végétatifs devenant très vite porteurs d'inflorescences, ou enfin, pour ceux tout à fait du sommet, des inflorescences. Or, c'est le même méristème qui, au fil de son développement, donne naissance à ces structures diverses, étagées dans l'espace.

Arrivé à ce stade de la description, on peut constater qu'un rapprochement très suggestif peut être fait entre la rosette perchée de *Cyperus alternifolius* et un individu de *Mapania Baldwinii*. La seule différence consiste donc dans le fait que les bourgeons végétatifs de la base de la rosette, après un temps de latence, peuvent se développer sur la plante-mère alors que chez *Mapania Baldwinii*, la latence de ceux-ci ne peut être levée qu'après suppression de la portion apicale de l'axe.

Nous avons vu que, chez *Mapania*, on peut vraisemblablement mettre cette évolution sur le compte du méristème apical de l'axe principal; nous pensons qu'une telle interprétation est valable dans le cas de *Cyperus alternifolius*.

Mais, ici, nous avons pu réaliser une expérience, lors des stades relativement peu avancés de l'évolution de la rosette, pour essayer d'apprécier le rôle que peuvent jouer les feuilles assimilatrices sur la morphogenèse de la plante (fig. 4). Si l'on supprime ces feuilles, on s'aperçoit qu'on peut faire développer les bourgeons latents, sauf le plus inférieur. Les bourgeons (*bi*) qui auraient donné une inflorescence sur la plante intacte ne changent pas d'orientation; il n'en est pas de même de ceux (*bv'*) qui

auraient donné naissance à des axes végétatifs : dans beaucoup de cas, ces bourgeons se développent en donnant naissance à deux axes inflorescentiels; autrement dit, dans ces conditions, les deux ramifications constitutives du bourgeon à destinée normalement végétative sont orientées dans le sens reproducteur.

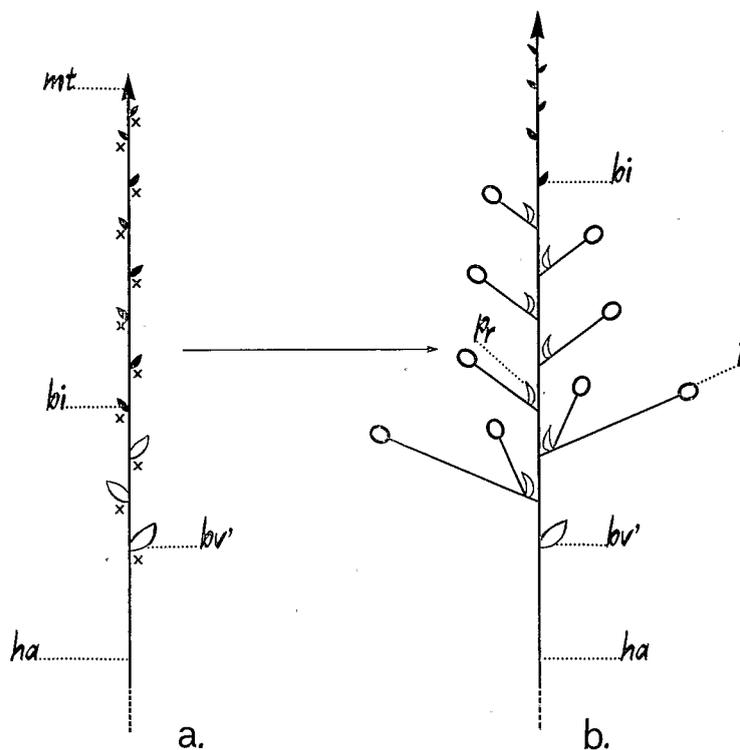


FIG. 4. — *Cyperus alternifolius* L. Expérience mettant en évidence un rôle des feuilles sur la destinée de certains méristèmes axillaires. L'expérimentation consiste à supprimer les feuilles assimilatrices de la rosette perchée. a) Schéma indiquant le stade au cours duquel les feuilles assimilatrices ont été supprimées (x). b) Schéma indiquant le résultat de l'opération. *bi* et *bv'*, bourgeon inflorescentiel et bourgeon végétatif de la rosette perchée (les feuilles assimilatrices étant supprimées, des bourgeons végétatifs de la base de la rosette perchée donnent directement des axes inflorescentiels ramifiés); *ha*, hampe inflorescentielle; *i*, inflorescence; *mt*, méristème terminal; *pr*, préfeuille.

Cette expérience est intéressante, car elle permet de montrer un des rôles des feuilles, au moins à certains stades de leur développement, sur la destinée de certains méristèmes. Ces derniers sont mis en place et orientés plus ou moins énergiquement, par le méristème terminal de l'axe principal, dans le sens reproducteur. Mais, les feuilles de cet axe, au moins à certains stades de leur ontogénie, jouent, en même temps, un rôle inhibiteur de la

croissance des bourgeons axillaires — ce qui conduit à leur état de latence plus ou moins prolongé — et aussi, parallèlement, un rôle inhibiteur de l'installation, chez ces bourgeons, du phénomène floral.

Si les méristèmes sont suffisamment impulsés dans le sens reproducteur, ce qui est le cas pour ceux se trouvant à l'aisselle des feuilles supérieures de la rosette, ils ne sont touchés que par le phénomène inhibiteur de croissance; mais leur destin morphogénétique n'est, en définitive, pas changé. Il n'en est pas de même, l'expérience l'a montré, pour les méristèmes inférieurs dont la destinée est transformée. Le cas du bourgeon le plus inférieur, dont la latence n'est pas levée par l'ablation des feuilles, mériterait d'être approfondi. Peut-être son comportement particulier est-il lié au fait que son méristème a été le moins touché par l'activité organisatrice du méristème terminal de l'axe principal dressé.

Poussant plus avant l'observation du phénomène de levée des corrélations d'inhibition, il est curieux de constater que l'ordre dans lequel se développent les bourgeons chez les individus effeuillés ne correspond pas à celui existant chez les individus intacts. En effet, dans les rosettes privées de leurs feuilles, ce sont les bourgeons à destinée normalement végétative, c'est-à-dire ceux de la partie inférieure de la rosette, qui démarrent les premiers. Les bourgeons inflorescentiels, eux, se développent ensuite, les inférieurs précédant les supérieurs.

Ces changements très importants dans l'ordre de préséance des bourgeons soulignent, certes, une fois encore, le rôle des feuilles dans les phénomènes de corrélations d'inhibition; mais l'explication de ces changements suggère deux hypothèses, toutes deux vraisemblables : d'une part, les feuilles constituant la rosette voient évoluer leur rôle vis-à-vis des territoires voisins de leur point d'implantation, en fonction de leur âge, certaines de ces actions étant cumulées de proche en proche; d'autre part, les méristèmes, en fonction de leur état de différenciation, répondent diversement à ces messages foliaires.

Un raisonnement comparable est à retenir à propos d'une autre expérience consistant à plonger dans l'eau (avant la floraison) l'axe aérien en entier ou seulement la rosette terminale. Dans ces conditions, on provoque le développement immédiat des bourgeons à destinée végétative de la base de la rosette, qui donnent la double pousse végétative (produite habituellement par les pieds intacts), et on détermine la latence « indéfinie » des bourgeons devant donner une inflorescence.

L'influence de l'immersion peut se faire sentir en deux points d'application : l'un, sur les potentialités des feuilles, celles-ci se répercutant secondairement sur les bourgeons, et l'autre, sur les bourgeons eux-mêmes, modifiant ainsi directement leur comportement.

Cette constatation nous semble intéressante et mériterait vraisemblablement une analyse plus approfondie, sans doute au niveau biochimique.

Il faut souligner aussi l'action inhibitrice de l'immersion sur les bourgeons à destinée inflorescentielle. Nous aurons l'occasion d'en reparler

lors des considérations sur les implications des conditions écologiques sur le mode de reproduction.

Toujours est-il que l'étude de la morphogenèse de *Cyperus alternifolius* nous a permis de mettre en évidence un rôle des feuilles, au moins à certains stades, sur le phénomène floral. Cette acquisition apporte un exemple nouveau confirmant des travaux récents concernant la floraison.

Pendant longtemps, les auteurs ont eu des avis partagés au sujet du rôle joué par les feuilles, notamment dans la floraison de la plante : pour les uns, les feuilles sont inhibitrices de la floraison, alors que pour d'autres, elles sont activatrices de ce phénomène. La vérité est que (les conclusions des observations de CHOUARD et LOURTIOUX, 1959, 1962, sur *Scrofularia arguta* Sol. et celles des travaux de BANCILHON, 1969, sur les *Phyllanthus* l'ont montré) les feuilles jouent à cet égard des rôles différents, et même antagonistes, en fonction de l'étape ontogénique atteinte.

On voit que, en définitive, la construction de *Cyperus alternifolius* est, sous différents traits, comparable à celle de *Mapania Baldwinii*, en ce sens que, chez l'une et l'autre de ces deux Cypéracées, on peut mettre en évidence un gradient de différenciation dont on a de bonnes raisons de penser qu'il est placé sous la dépendance du méristème terminal. Toutefois, des différences existent entre les deux Cypéracées : notamment, chez *Cyperus alternifolius*, la structure morphologique est plus complexe, au niveau de l'axe principal proprement dit, que chez *Mapania Baldwinii*; de plus, les corrélations d'inhibition sont plus fortes chez le *Mapania* que chez le *Cyperus*.

L'étude de *Cyperus alternifolius* ajoute quelque chose à la connaissance du déterminisme de la morphogenèse chez les Cypéracées : l'action des feuilles dans le phénomène floral et les corrélations d'inhibition. Il existe, chez cette plante, une véritable compétition entre l'action organisatrice du méristème apical et celle des feuilles, à un certain stade, qui constitue un frein. Ce processus de « freinage » contribue à ce que, même sur un axe différencié comme la hampe inflorescentielle, puissent exister des bourgeons végétatifs différenciés (*bv'*) (fig. 3), capables de reproduire une plante qui est, à quelques détails près (portant notamment sur la taille des individus et l'intervention plus ou moins précoce du phénomène de la floraison), comparable à celle issue de la graine.

Cette observation servira de transition logique à l'exposé qui va suivre, où l'analyse des phénomènes de multiplication végétative, en liaison avec la morphogenèse des plantes, va nous servir de fil directeur.

CHAPITRE II

LES PHÉNOMÈNES DE MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE CHEZ QUELQUES CYPÉRACÉES

Excepté le cas des graines apomictiques, qu'on peut considérer comme un cas extrême, chez les Phanérogames, de la multiplication végétative, ainsi que les possibilités de boutures de feuilles, toutes les formes de propagation asexuée dans ce groupe de plantes passent par la production d'une ramification secondaire. Des mécanismes divers aboutissent à la séparation de cette ramification de la plante-mère : par exemple, la mortification d'un stolon, aussi bien que le détachement par rupture d'un point d'attache, comme c'est le cas pour les bulbilles.

La multiplication végétative implique donc la possibilité, pour la plante, de produire des ramifications végétatives. Nous avons vu, chez *Mapania Baldwinii*, que cette modalité n'est pas toujours possible.

La valeur de ces ramifications végétatives, c'est-à-dire le niveau de leurs potentialités, est fonction, pour une part, de leur point d'implantation sur le végétal : en effet, sauf intervention de phénomènes de régression, elles reflètent l'état de la portion du végétal qui les a produites.

Cependant, l'intervention de tels phénomènes est possible. Il suffit de penser, ainsi que nous l'avons signalé, à ce qui se passe aux niveaux accompagnant ou précédant la floraison. Dans cette région, après une série de séquences se traduisant plus ou moins spectaculairement dans la morphogénèse, et pouvant aboutir à des organes sexualisés, le végétal présente la ressource de pouvoir faire machine en arrière, dans ses processus de fonctionnement : de telle sorte qu'il peut former des organes pouvant initier le cycle de la plante, depuis zéro.

Tel est le cas qui peut être observé avec des graines mais aussi, d'une



PHOTO 3.

manière sensiblement équivalente, avec des organes de multiplication végétative produits dans la région de la plante accompagnant ou précédant la floraison. Ou bien, la remise à zéro peut ne pas avoir de raison d'être particulière, le processus de multiplication se produisant à partir d'une région peu différenciée du végétal, par exemple celle proche de sa base, la proximité du système racinaire apparaissant comme un puissant facteur de conservation de l'état dédifférencié, voire participant à mettre en route ou à activer des processus conduisant à un tel état.

Chez les Cypéracées, ces deux situations, les plus fréquentes observées parmi les Phanérogames, sont mises à profit par le végétal en fonction de son génotype, celui-ci apparaissant, en outre, comme étant sélectionné, avec le mode de reproduction végétative conjoint, par les conditions écologiques normales dans lesquelles vit la plante.

Nous envisagerons d'abord des exemples de végétaux dont la reproduction végétative est possible à partir de la région basale de l'individu; puis nous examinerons ceux pour lesquels le phénomène se produit au niveau de la portion reproductrice.

Dans tous les cas, l'étude sera conduite dans le contexte plus général de la morphogenèse de la plante.

I. — LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE
A PARTIR DE LA ZONE BASALE DU VÉGÉTAL :
LE CAS DE *CYPERUS ROTUNDUS* L.
ET DE *CYPERUS ESCULENTUS* L.

Chez ces plantes, il existe une multiplication végétative très active : celle-ci est uniquement assurée par des bourgeons situés dans le sol, ces bourgeons donnent naissance à des axes grêles terminés par un axe court.

La morphogenèse de *Cyperus rotundus* (photo 3) et celle de *Cyperus*

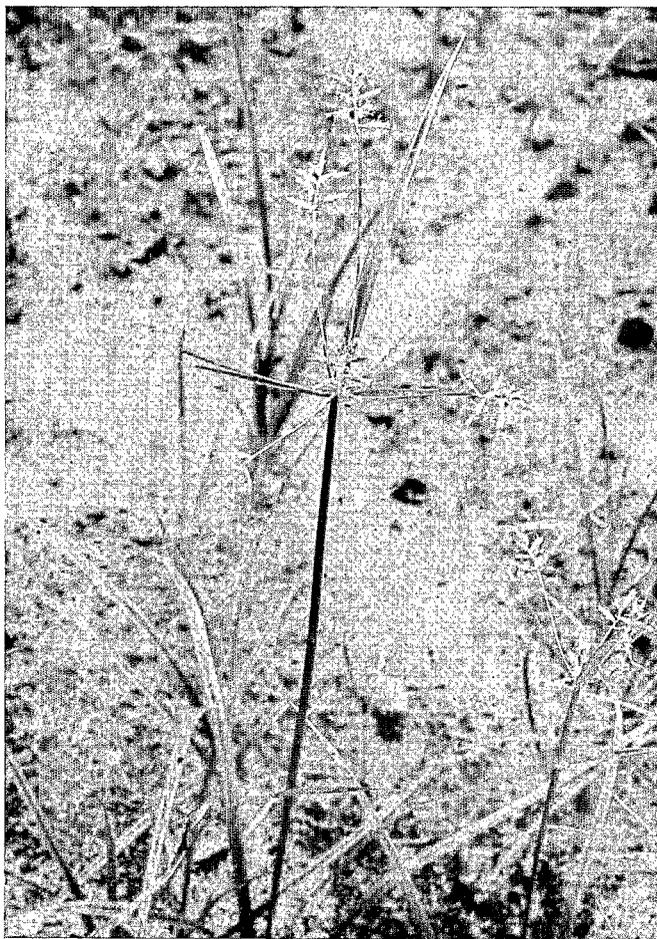


PHOTO 4.

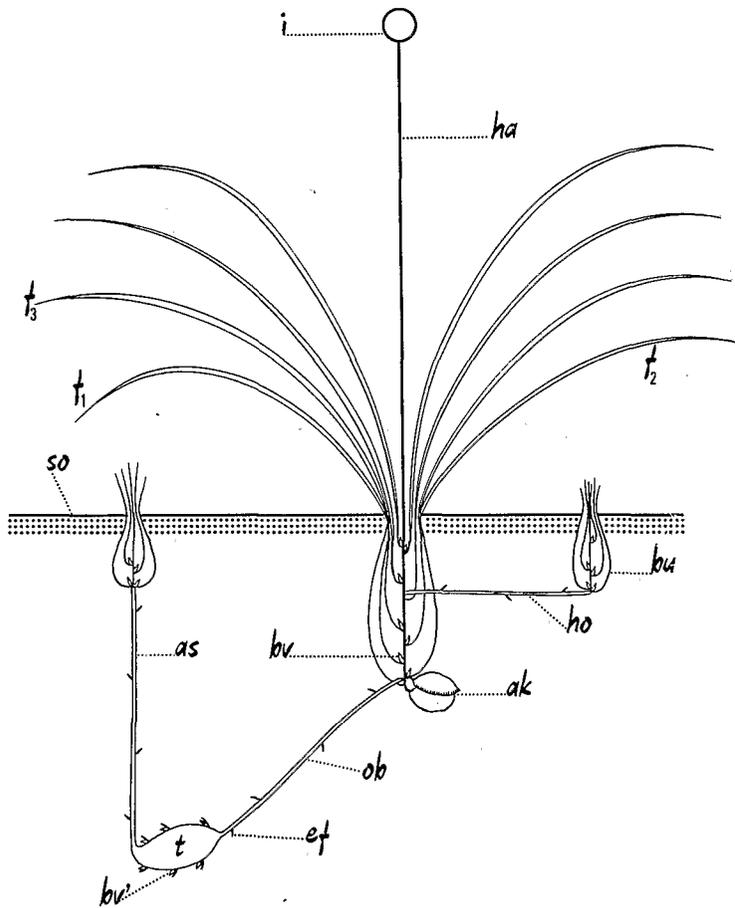


FIG. 5. — *Cyperus rotundus* L. ak, akène; as, axe grêle ascendant; bu, « bulbe » fabriqué par le méristème terminal de l'axe grêle horizontal ou ascendant (ho ou as) et destiné à donner une plante feuillée semblable à celle issue de l'akène; bv, bourgeon végétatif de l'axe épicotyle; bv', bourgeon végétatif du tubercule (t); ef, écaille foliaire; f_1, f_2, \dots , feuilles assimilatrices; ha, hampe inflorescentielle; i, inflorescence; ob, axe grêle oblique; so, niveau du sol. Le système racinaire n'est pas figuré.

esculenus (variété ouest-africaine) (photo 4) présentent de nombreux traits communs.

Chez *Cyperus rotundus* (fig. 5), l'axe ébauché à partir de la graine est une tige courte qui reste pratiquement souterraine. Les feuilles (f_1, f_2) que porte cet axe, d'abord emboîtées les unes dans les autres par leurs gaines plus ou moins développées, épanouissent leurs limbes au-dessus du sol. Très tôt, cet axe produit deux sortes de ramifications, issues du développement de méristèmes axillaires : il s'agit, dans les deux cas, d'axes grêles à grande élévation, portant des écailles foliaires (ef) dont l'axillum

est vide. Mais, suivant les cas, on observe deux directions de croissance : celle-ci peut être horizontale (*ho*) ou bien oblique (*ob*) et, dans ce dernier cas, contribue à un enfouissement plus profond de la plante dans le sol.

Les axes obliques sont issus des aisselles des feuilles les premières formées, alors que les axes horizontaux se forment à partir de l'axillum des feuilles supérieures. Ces faits traduisent déjà l'existence d'un gradient de potentialités qui précède la transformation spectaculaire du méristème terminal en hampe inflorescentielle (*ha*).

Les axes grêles souterrains, décrits ci-dessus, ont des destinées un peu différentes. Les horizontaux (*ho*) vont donner naissance, à leur extrémité distale, à un bourgeon (*bu*) qui s'épaissit, se redresse et donne des feuilles chlorophylliennes. Les plongeants (*ob*) donnent un tubercule (*t*) portant des écailles foliaires (*ef*) dont l'aisselle est occupée par un bourgeon (*bv'*); ce tubercule produit un axe grêle ascendant (*as*) dont la longueur est fonction de la profondeur à laquelle a été formé le tubercule (*t*); l'axe grêle ascendant s'épaissit, à son tour, à son extrémité distale, donnant naissance à une structure très comparable, quant à son comportement, à celle issue de la germination de la graine; cette formation produit, en particulier, des axes souterrains et une hampe inflorescentielle. Mais ici, les axes souterrains obliques les premiers formés sont très rares.

Il semble donc que les plantes-filles, initiées par l'extrémité distale des axes grêles, escamotent une partie de la morphogenèse du végétal issu de la germination de la graine; sous ce rapport, on peut considérer qu'elles commencent leur développement à partir d'un état plus différencié.

De plus, on peut dire, en définitive, que le méristème apical de l'axe principal évolue pour passer par des séquences de phénomènes de différenciation : la plus spectaculaire, la dernière, d'ailleurs, aboutit à la constitution de la hampe inflorescentielle. Les phénomènes de retour en arrière, de dédifférenciation, sont uniquement traduits dans leur intégralité au niveau de la semence. D'autre part, les méristèmes secondaires produits par la portion basale, la moins différenciée de l'axe principal, conservent un état peu différencié; seule, la séquence conduisant à la production d'axes grêles à direction plongeante peut être escamotée.

Chez la variété de *Cyperus esculentus* (1) (fig. 6), cultivée dans l'Ouest africain pour ses tubercules comestibles, on a une morphogenèse très comparable à celle de *Cyperus rotundus*. Cependant, soulignons tout de suite un fait très important : la multiplication par graines de cette variété de *Cyperus esculentus* est inconnue en Afrique de l'Ouest.

Il s'agit donc ici d'un clone. Apparemment, la multiplication végétative, continue et de longue date, n'a pas encore fait perdre à ce *Cyperus*, semble-t-il, beaucoup de ses propriétés. Quoi qu'il en soit, chaque plante-fille, en fait, produit les mêmes deux sortes d'axes grêles. Il faut qu'il y ait

(1) Plante cultivée dans les régions intertropicales du monde et dans la région méditerranéenne; son comportement vis-à-vis des facteurs écologiques semble indiquer qu'elle est d'origine méditerranéenne.

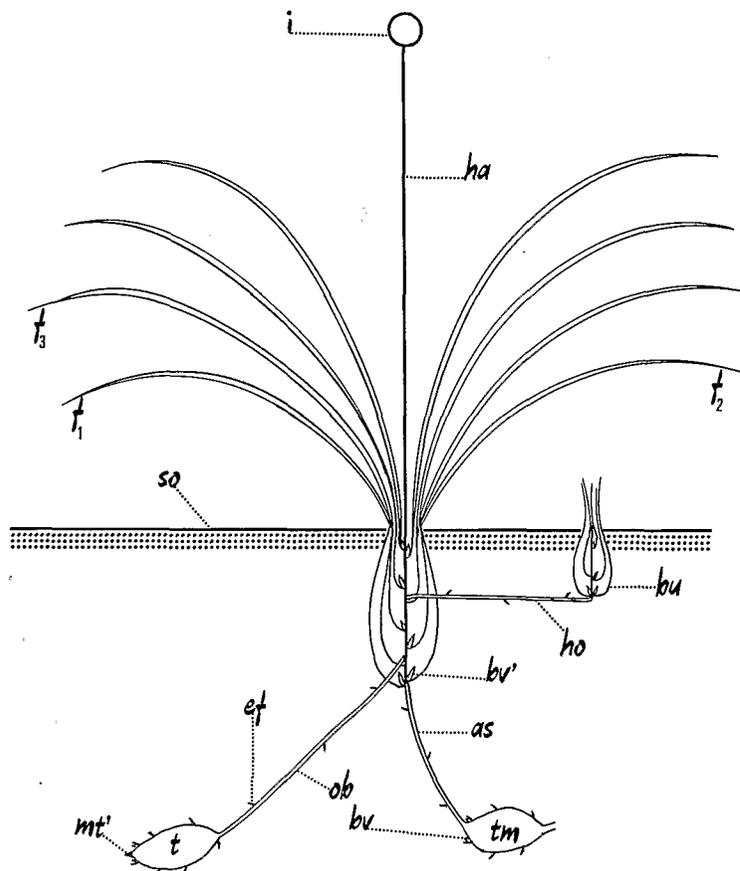


FIG. 6. — *Cyperus esculentus* L. as, axe grêle à géotropisme négatif, résultat de l'activité du méristème apical du tubercule-mère (*tm*); *bu*, « bulbe » fabriqué par le méristème terminal de l'axe grêle horizontal (*ho*) et destiné à donner une plante feuillée semblable à celle issue du tubercule-mère; *bv*, bourgeon végétatif axillaire du tubercule (chez *Cyperus esculentus*, le méristème apical du tubercule donne deux bourgeons secondaires subapicaux, avant de traverser une phase de latence); *bv'* bourgeon végétatif de l'axe court porteur de feuilles assimilatrices; *ef*, écaille foliaire; *f₁*, *f₂*..., feuilles assimilatrices; *ha*, hampe inflorescentielle; *i*, inflorescence; *mt*, méristème apical du tubercule-fils (*t*); *ob*, axe oblique descendant; *so*, niveau du sol. Le système racinaire n'a pas été figuré.

des mécanismes, lors de la formation des tubercules-fils, qui remettent à zéro les phénomènes de différenciation qui jalonnent le cours de la vie de la plante-mère.

Il n'est pas sans intérêt de souligner combien tous ces phénomènes sont sous le couvert de l'activité du matériel génétique. Ainsi, la variété « californienne » de *Cyperus esculentus* ne produit pas d'axes grêles horizontaux et, par là même, ne donne naissance qu'à des tubercules latents.

Notons que cette dernière situation semble très comparable à celle qui existe chez *Solanum tuberosum* L.

Un autre trait, qui tend à rapprocher *Cyperus esculentus* de *Solanum tuberosum*, est le fait que, chez cette Cypéracée, les tubercules sont incapables de germer sur place, au moins pendant longtemps, comme s'ils subissaient une dormance, à l'instar des tubercules de la Pomme de terre. En réalité, il ne s'agit pas ici d'une dormance; il a été démontré que chez *Cyperus esculentus* (G. LOROUGNON, 1969), le fonctionnement du méristème apical du tubercule est soumis à divers phénomènes d'inhibition dont l'essentiel, provenant du milieu, s'exerce surtout par l'intermédiaire de substances chimiques diffusées par la plante elle-même dans le sol; cependant, d'autres influences inhibitrices proviennent du pied-mère sans qu'il soit possible d'affirmer si elles sont directes ou si elles transitent par l'intermédiaire de l'axe grêle.

Contrairement au méristème apical du tubercule de *Cyperus esculentus*, celui du tubercule de *Cyperus rotundus* fonctionne, sans interruption, jusqu'à la différenciation de la hampe inflorescentielle.

II. — LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE A PARTIR DES PORTIONS INFLORESCENTIELLES

Notre analyse regroupera aussi bien des plantes chez lesquelles la reproduction végétative correspond à un mode habituel de dispersion que des végétaux chez lesquels ce type de multiplication, virtuellement utilisable, n'est que peu ou pas mis en pratique.

L'espèce la plus caractéristique du premier groupe est *Cyperus fertilis*; de plus, ce végétal présente, parmi toutes les espèces utilisées, le plus grand polymorphisme de bourgeons et d'axes, ceux-ci étant pourtant tous aériens.

Dans le deuxième groupe se rangent des espèces telles que *Cyperus diffusus*, chez lesquelles la multiplication végétative, bien que potentiellement possible, n'a jamais été constatée; ce groupe comprend également des espèces comme *Cyperus nudicaulis* ou *Hypolytrum heteromorphum*, chez lesquelles, la multiplication végétative, bien qu'aléatoire, est pourtant, parfois, mise en œuvre par le végétal.

A. — UN EXEMPLE D'ESPÈCE A MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE TRÈS ACTIVE : CYPERUS FERTILIS BOECK

Il s'agit d'une petite plante (photo 5) dont la hauteur dépasse à peine 7 cm; en Côte d'Ivoire, cette Cypéracée se rencontre dans la partie équatoriale du pays où elle vit uniquement dans le sous-bois des forêts psammohygrophiles plus ou moins secondarisées.

Dans les pages qui suivent, nous allons d'abord décrire la plante, en insistant tout particulièrement sur le comportement de ses divers méristèmes axillaires, avant de passer à l'étude expérimentale de la levée des corrélations d'inhibition intervenant dans sa morphogenèse.

Chez *Cyperus fertilis* (fig. 7 a), l'axe édifié à partir de la germination de la graine ne dépasse guère 4-6 mm de hauteur; le méristème apical de cet axe, édifie, très activement, des feuilles chlorophylliennes distribuées

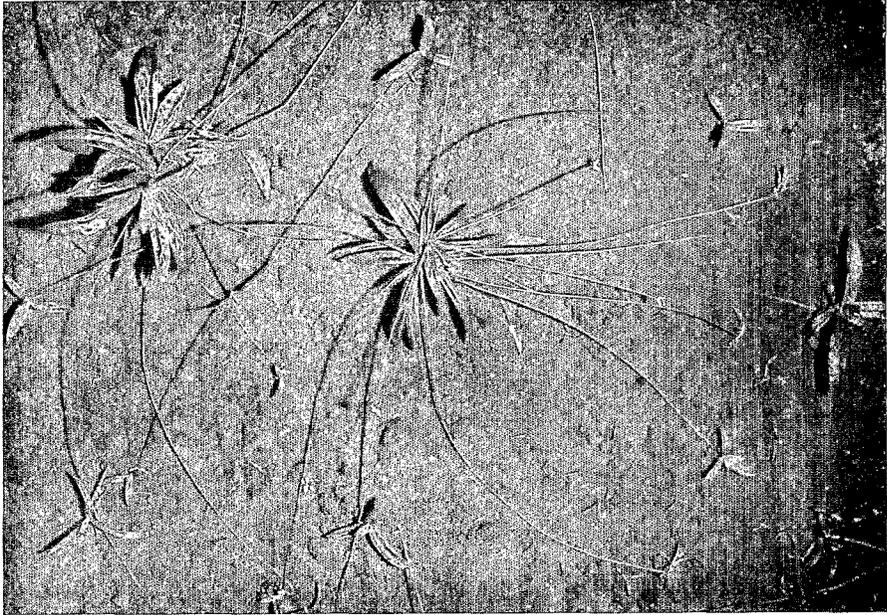


PHOTO 5.

en ordre phyllotaxique tristique; celles-ci, lancéolées, trinerves et à section plane, ont leurs gaines veinées de noir; elles s'étalent au-dessus du sol et chacune d'elles sert de bractée à un bourgeon.

Après avoir ainsi émis 9-11 feuilles (fb_1, fb_2, \dots) nanties chacune d'un bourgeon axillaire et formant une rosette basale, le méristème apical de l'axe principal change brusquement de mode de fonctionnement pour différencier une hampe inflorescentielle dont la hauteur peut atteindre 25 fois celle de l'axe court basal; cette hampe, qui subit une rapide croissance intercalaire, porte à son sommet une rosette perchée de feuilles chlorophylliennes (fp_1, fp_2, \dots) identiques aux feuilles basales; chaque feuille de la rosette perchée sert de bractée à un bourgeon. Il est intéressant d'indiquer tout de suite, qu'au terme du fonctionnement du méristème apical de l'axe principal la hampe se termine par un épillet (s).

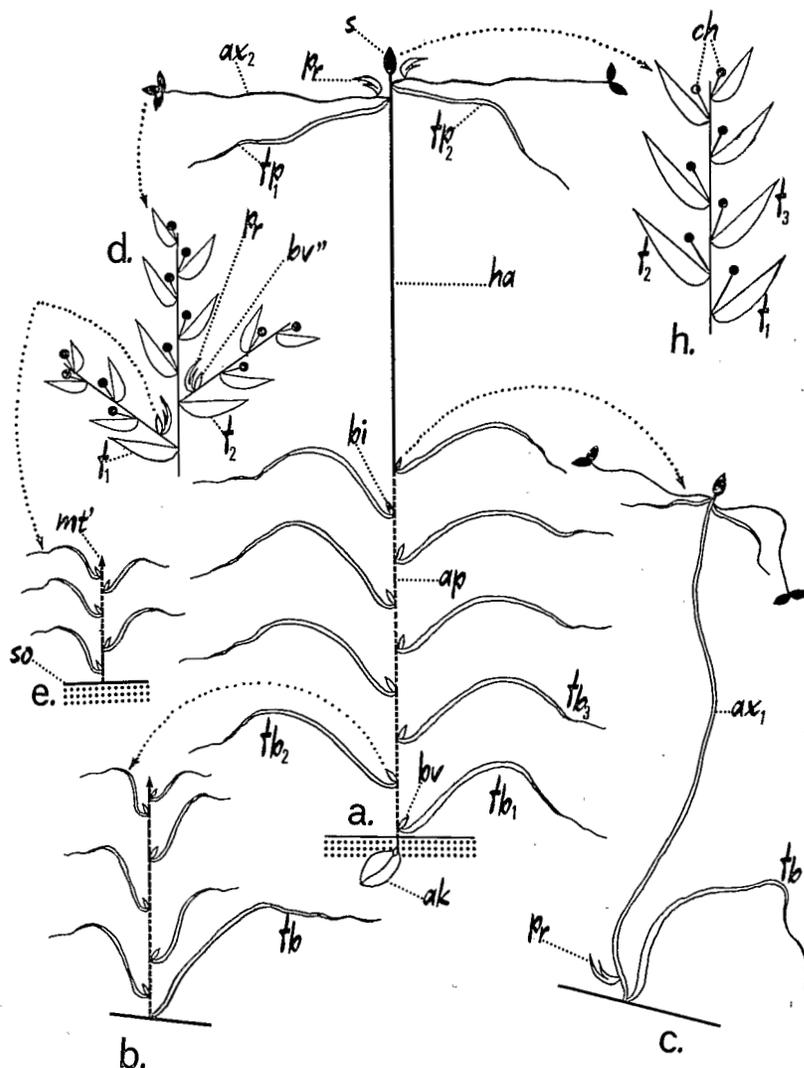


FIG. 7. — *Cyperus fertilis* Boeck. a) Schéma montrant l'aspect général de la plante. ak, akène; ap, axe principal court (il a été allongé sur le dessin, pour la clarté de celui-ci); ax₁ et ax₂, axes flexueux résultant du développement de l'axillure des feuilles (fb₁, fb₂... et fp₁, fp₂...) des rosettes basale et perchée. b) Résultat de l'évolution d'un bourgeon végétatif (bv) de la rosette basale : la plante-fille, incapable de s'enraciner, se développe sur le pied-mère. bi, bourgeon inflorescentiel; bv, bourgeon végétatif de la base de l'épillet : le végétal issu de l'évolution d'un tel bourgeon développe un système racinaire et se fixe au sol (e). c) Résultat de l'évolution d'un bourgeon inflorescentiel (bi) de la rosette basale. d) structure de l'extrémité apicale d'un axe flexueux (ax₂) à trois épillets; f₁, f₂..., feuilles écailleuses; h) schéma de la structure de l'épillet terminal (s); ch, complexe hermaphrodite composé d'un gynécée tricarpellé et d'un androcée tristaminé; ha, hampe inflorescentielle; mt, méristème terminal; pr, préfeuille; so, niveau du sol. Le système racinaire n'a pas été figuré en (a) et (e).

Quels sont la constitution et le comportement des divers bourgeons dont nous venons de signaler l'existence ?

A l'aisselle des feuilles de la rosette basale, les bourgeons se répartissent, de bas en haut, en deux catégories :

Une première catégorie, la plus importante, est constituée par les bourgeons (*bv*) se trouvant à l'aisselle des 7-8 premières feuilles; le méristème de ces bourgeons est protégé par plusieurs petites écailles foliaires toutes identiques les unes aux autres. Il s'agit là de bourgeons végétatifs qui, après une phase de latence plus ou moins longue, peuvent se développer (généralement après la floraison de l'axe principal) pour donner un rameau-fils identique à l'axe principal. Cependant, il convient de faire remarquer que les axes issus du développement de tels bourgeons fleurissent généralement plus tôt que ceux issus de la germination de la graine; d'autre part, ces bourgeons végétatifs de la partie basale de l'axe principal de *Cyperus fertilis* ne peuvent se développer que lorsqu'ils sont rattachés au pied-mère; détachés de celui-ci, ils sont incapables de développer un système racinaire, toutes les tentatives de bouturage ayant échoué. Ajoutons que sur plusieurs pieds de *Cyperus fertilis* cultivés dans les conditions expérimentales de serre, nous avons observé un développement immédiat de ces bourgeons.

La deuxième catégorie comprend un petit nombre de bourgeons (*bi*), 2 ou 3 au maximum, axillés par les 2 ou 3 feuilles supérieures de la rosette basale, c'est-à-dire les feuilles édifiées juste avant la différenciation de la hampe inflorescentielle. Morphologiquement, ces bourgeons sont différents des bourgeons végétatifs dont la description vient d'être donnée : leur méristème est enveloppé dans une préfeuille écaillée bicarénée adossée à l'axe principal de la plante. Dans les conditions naturelles, ces bourgeons restent toujours inhibés.

Passons maintenant aux bourgeons de l'aisselle des feuilles (*fp₁*, *fp₂*...) de la rosette perchée. Extérieurement, ils sont de structure absolument comparable aux bourgeons des feuilles supérieures de la rosette basale : en particulier, ils sont enveloppés dans une préfeuille écaillée bicarénée (*pr*) adossée à l'axe de la hampe inflorescentielle. Mais ceux de la rosette perchée ont toujours un développement immédiat et donnent naissance à un long axe flexueux (dont la longueur peut dépasser 30 cm) terminé par un groupe de 3, ou plus rarement 2 épillets. L'un de ces épillets termine l'axe flexueux, le ou les deux autres sont axillaires. La préfeuille bifide de ces derniers (*pr*) abrite un bourgeon végétatif (*bv''*) (fig. 7 d).

Ainsi les bourgeons de la rosette perchée présentent-ils tous un développement immédiat alors que ceux de l'aisselle des 2 ou 3 dernières feuilles de la rosette basale restent latents pendant une période plus ou moins longue. Expérimentalement, on peut faire démarrer ces bourgeons pour connaître leur devenir.

Nous avons déjà signalé qu'au bout d'un temps plus ou moins long, ceux situés à l'aisselle des 7 ou 8 feuilles les plus basales évoluent en rameaux feuillés (fig. 7 *b*). L'ablation du méristème terminal (ou de la hampe inflorescentielle) de l'axe principal détermine le développement plus rapide d'un certain nombre d'entre eux.

— Si cette destruction a lieu alors que l'axe principal a formé moins de 7-8 feuilles, 1 ou 2 bourgeons de la partie la plus inférieure commencent, dans 90 % des cas, à produire un axe végétatif (fig. 8 *a* et *b*). Lorsque l'inhibition est levée pour 2 bourgeons, c'est le plus inférieur qui démarre le premier.

— Si l'ablation du méristème apical est pratiquée, alors que l'axe principal a formé 7-8 feuilles, avant la différenciation de l'axe aphyllé (fig. 8 *c* et *d*) : on constate d'une part, concernant les bourgeons de la base, un comportement comparable à celui du cas précédent; mais, en outre, dans 64 % des cas, 1 ou 2 des bourgeons (*bi*) situés vers le haut, à proximité directe du point de section, se développent (lorsque 2 bourgeons se développent, celui qui est le plus haut précède dans son développement celui qui est situé en dessous de lui). Ces bourgeons donnent naissance à des axes flexueux inflorescentiels (fig. 7 *c*) qui, morphologiquement, sont intermédiaires entre ceux issus du développement immédiat des aisselles des feuilles de la rosette perchée et la hampe inflorescentielle elle-même.

— Si, opérant plus tard, on supprime la hampe inflorescentielle, alors que la rosette perchée est à peine ébauchée (fig. 8 *e* et *f*), dans 43 % des cas, le bourgeon (*bi*) le plus proche du point de section de l'axe se développe en un rameau flexueux inflorescentiel tandis qu'en outre, comme dans les cas précédents, 1 ou 2 axes végétatifs de la partie inférieure de la rosette basale démarrent.

— Enfin, si la destruction de la hampe inflorescentielle est opérée, alors que les fleurs sont épanouies (fig. 8 *h* et *k*), on constate qu'il n'y a qu'une seule réaction : le développement d'un bourgeon végétatif situé dans la partie inférieure de la rosette basale.

Ainsi, met-on en évidence, au fil de la vie de la plante, des modifications portant sur le comportement des bourgeons axillaires de la rosette basale. On constate que la vie de ces bourgeons sur la plante-mère, même s'ils restent latents, entraîne chez eux des modifications qui les conduisent à être de moins en moins capables de se développer.

S'agit-il de phénomènes de sénescence ou de dormance ? C'est très difficile à dire; mais ce qui peut être affirmé, c'est que, jusqu'à maintenant, nous n'avons pas réussi à rendre réversible cette évolution, fruit de corrélations avec le reste de la plante.

Après ces quelques indications sur le devenir des bourgeons de l'axe principal de la plante, nous envisageons le comportement des bourgeons de la base des épillets. Ceux-ci jouent dans la biologie de la plante un rôle de premier plan; en effet, dans les conditions naturelles, ce sont eux qui

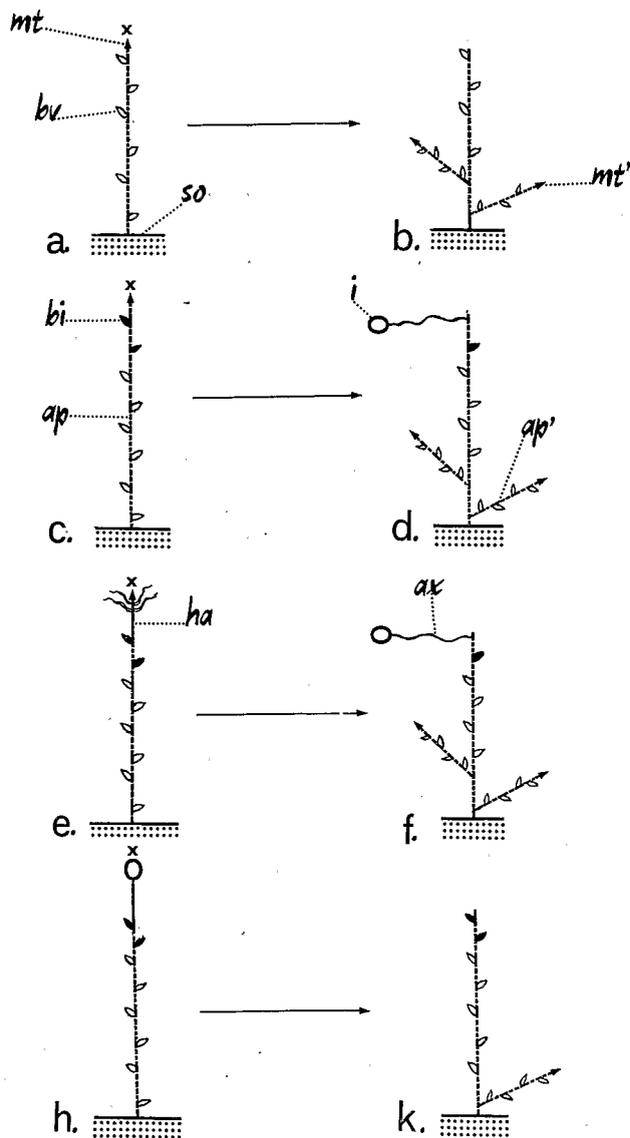


FIG. 8. — *Cyperus fertilis* Boeck. Expérience mettant en évidence l'influence du méristème terminal sur certains méristèmes latéraux : on détruit le méristème terminal à divers stades de l'évolution de la plante. a, c, e et h) Schémas indiquant le stade au cours duquel le méristème terminal a été amputé (x). b, d, f, et k) Schémas indiquant le résultat de l'opération. ap, axe principal débarrassé des feuilles formant la rosette basale (cet axe a été allongé sur le dessin, pour la clarté de celui-ci); ap', axe principal d'une pousse végétative latérale issue du développement d'un bourgeon (bv); ax, axe inflorescentiel flexueux issu du développement d'un bourgeon (bi); bi, bourgeon inflorescentiel de la rosette basale; bv, bourgeon végétatif de la rosette basale; ha, hampe inflorescentielle (elle a été raccourcie sur le dessin, pour la commodité de celui-ci); i, inflorescence; mt et mt', méristèmes terminaux; so, niveau du sol.

assurent la multiplication végétative, chez *Cyperus fertilis*, par un véritable marcottage naturel (fig. 9) : sous le poids des épillets et de la jeune plante, les axes flexueux inflorescentiels s'incurvent jusqu'au sol; le bourgeon végétatif (celui de l'épillet axillaire inférieur de l'extrémité de l'axe flexueux) émet des racines et se fixe. La jeune plante finira par s'isoler du pied-mère, après mortification de l'axe flexueux connecteur. Quel est le devenir de ce végétal-fils ?

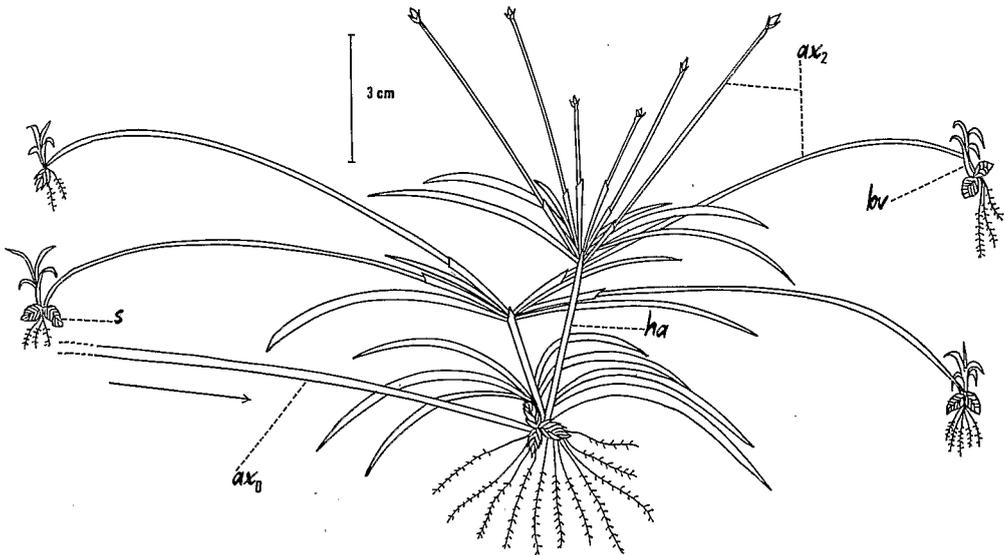


FIG. 9. — *Cyperus fertilis* Boeck. Schéma illustrant le phénomène de viviparité à partir des portions inflorescentielles. ax_0 , axe flexueux mère; ax_2 , axes flexueux des nouveaux individus; bv , bourgeon végétatif de l'épillet; ha , hampe inflorescentielle; s , épillet.

On constate que ce devenir peut être divers, en particulier, en fonction du fait suivant : dans un certain nombre de cas, les bourgeons végétatifs de l'épillet, soit naturellement, soit expérimentalement, ne prennent pas contact avec le sol. Dans ce cas, ils se développent; mais leurs racines arrêtent leur croissance peu après leur apparition et dépérissent plus ou moins.

La comparaison de ces plantes avec celles qui ont pu s'enraciner dans le sol nous paraît instructive : les premières fleurissent nettement plus tôt que les dernières.

Lorsque l'enracinement a lieu, on obtient une plante se comportant sensiblement comme celle issue de la graine. Dans ces conditions, donc, la multiplication végétative peut se poursuivre en cascade longtemps, sans

qu'il y ait de désavantage, au moins apparent, pour les plantes issues de ce mode de reproduction. On a donc ici une illustration nouvelle du phénomène de rajeunissement se produisant au niveau des portions reproductrices, au profit d'un méristème végétatif.

Revenons aux plantes qui n'ont pu s'enraciner. On pourrait imputer l'accélération de leur floraison au défaut de vigueur des plantes ainsi produites. Sans rejeter absolument cette interprétation, on doit aussi considérer qu'il est possible que le développement du système racinaire entraîne des potentialités végétatives.

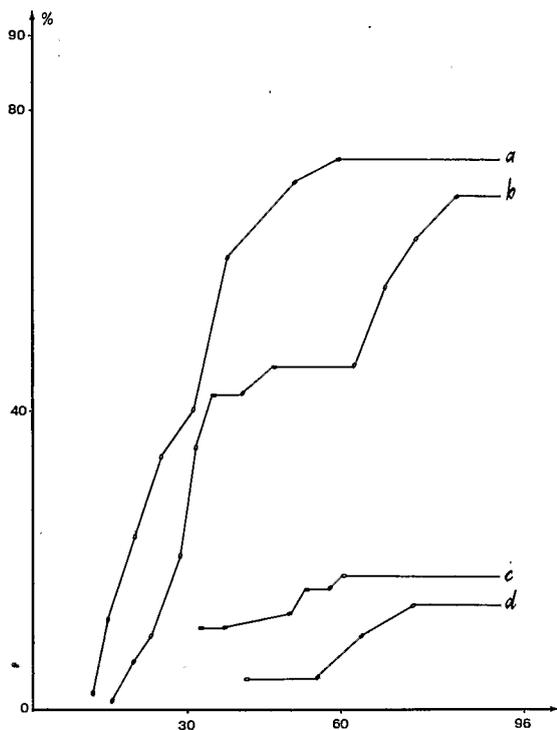


FIG. 10.

Cyperus fertilis Boeck. Mise en évidence de l'action inhibitrice des bractées florales sur la germination des akènes; les courbes ci-contre représentent les pourcentages de germination (ordonnées) en fonction du temps exprimé en jours (abscisses); *courbe a* : % de germination d'akènes nus et déshydratés; *courbe b* : % de germination d'akènes nus mais qui ont été mis en germination sans être déshydratés; *courbe c* : % de germination d'akènes à l'aisselle des bractées florales (le tout ayant été détaché de l'épillet et mis aussitôt en germination, sans être déshydraté); *courbe d* : % de germination d'akènes se trouvant, à l'aisselle des bractées florales, sur les épillets (ceux-ci ayant été séparés des stolons); ces akènes sont mis en germination aussitôt après leur récolte.

Cyperus fertilis apparaît donc intéressant, plus spécialement par les informations qu'il nous apporte à propos de la multiplication végétative. Ce fait ne saurait surprendre, quand on sait que ce mode de multiplication est régulièrement utilisé par la plante.

Il n'est d'ailleurs pas dépourvu d'intérêt non plus, pour la compréhension de la biologie de l'espèce, de compléter ces informations concernant la multiplication végétative par certaines ayant trait à la reproduction par graines.

Au cours des nombreuses observations que nous avons faites sur les populations de cette espèce, notre attention a été retenue par le fait de

n'avoir rencontré, dans les conditions naturelles, que très peu de semis (13 cas de germination d'akènes, après sept années d'observations).

L'observation du phénomène dans la nature nous a montré que les quelques cas de germination que nous venons de signaler étaient tous observés sur des épillets séparés de leur stolon et présentant des feuilles écailleuses très dégradées. Nous en avons déduit que des processus corrélatifs pouvaient intervenir dans la germination de la graine.

Pour nous rendre compte du phénomène, nous avons semé conjointement des akènes pourvus ou débarrassés de la bractée à l'aisselle de laquelle ils ont été formés; dans le même temps, nous avons ensemencé des akènes accompagnés de l'épillet et d'une partie de l'axe flexueux inflorescentiel. Les résultats sont les suivants :

Au bout de 96 jours (fig. 10), on constate que les akènes accompagnés de portions végétatives de la plante ont très peu germé : apparemment, ceux qui sont restés attachés à l'ensemble de l'épillet ont moins germé (*courbe d*) que ceux qui sont seulement pourvus de leur bractée (*courbe c*).

Quant aux akènes nus, leur comportement est intéressant à suivre (*courbe b*); en effet, ils germent beaucoup mieux ainsi puisqu'on atteint 75 % de germination; mais la courbe est bimodale, comme s'il existait deux populations d'akènes.

Pour expliquer ce phénomène, nous avons pensé à faire agir un facteur que nous n'avions pas encore mis en cause, mais qui, peut-être, joue un rôle dans les conditions naturelles, pendant la saison sèche. Il s'agit de la mise en œuvre de processus aboutissant à la dessiccation plus ou moins prononcée des akènes. Pour cela, nous avons exposé au soleil, pendant deux semaines, les akènes préalablement débarrassés de leurs enveloppes. Après ce traitement, nous avons conservé les akènes dans une enceinte sèche maintenue à 17° C, avant de les semer; nous avons alors constaté que la courbe de germination de leur population devenait unimodale; nous avons donc homogénéisé, semble-t-il, cette population d'akènes en l'amenant à un degré de déshydratation plus poussé que celui observé au moment de la récolte.

Ainsi, pourrait être expliquée l'existence de cette bimodalité. Il y a d'abord la difficulté, pour la graine, d'être débarrassée des enveloppes scabreuses et persistantes qui l'accompagnent et qui, restant étroitement enfermées sur elles, peuvent jouer leur rôle inhibiteur, puissant, de la germination. Entre également en ligne de compte, le fait que *Cyperus fertilis* étant une plante de forêt humide, la dessiccation des akènes est très difficile à obtenir dans leurs enveloppes et aussi du fait du contexte hygrométrique du sous-bois.

La conjonction des deux conditions doit être très difficile à réaliser, avant que la semence ne soit détruite par les animaux ou les parasites cryptogamiques. C'est là, en tout cas, la seule façon, nous semble-t-il, de comprendre la rareté des germinations dans la nature.

Ainsi, bien que la plante produise beaucoup de graines, la reproduction par les semences apparaît comme d'une grande rareté, alors que la multiplication végétative est très active.

La reproduction par graines joue, cependant, sûrement un rôle, en particulier pour assurer une diversification génétique susceptible de conduire le végétal à la conquête de biotopes plus ou moins variés, et aussi pour pallier les effets dépressifs que peut avoir à la longue, pour le végétal, une multiplication végétative exclusive.

B. — DEUX ESPÈCES A MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE ÉPISODIQUE :
HYPOLYTRUM HETEROMORPHUM NELMES
ET CYPERUS NUDICAULIS POIR.

1° Le cas d'*Hypolytrum heteromorphum Nelmes*.

Avec *Hypolytrum heteromorphum* (photo 6), nous abordons le cas d'une espèce qui a, potentiellement, la possibilité de se multiplier végétativement, mais qui n'utilise cette possibilité qu'en de relativement rares occasions.

Voici donc comment est construite cette plante qui vit, en Côte d'Ivoire, sur les berges des grands cours d'eau (fig. 11) :

Le méristème apical de l'axe principal, issu de la graine, fonctionne apparemment sans interruption; il donne naissance à des feuilles chlorophylliennes disposées suivant une phyllotaxie tristique (fig. 11 a). A l'aisselle, de chacune des feuilles se trouve un bourgeon dont l'évolution, sur la plante intacte, après une période de latence plus ou moins prononcée, conduit, dans tous les cas, à la formation d'un axe latéral inflorescentiel; le développement des axes inflorescentiels commence par ceux de la base avant d'atteindre ceux du sommet.

L'axe inflorescentiel latéral est le plus souvent constitué de la façon suivante (fig. 11 b) : dans sa portion proximale, il porte 3 à 6 feuilles réduites à leurs gaines (*g*); les aisselles de celles-ci sont vides. Ensuite, l'axe se continue par une partie aphyllé suivie distalement par une zone pourvue de petites feuilles (*br*) dont la taille diminue de la base vers le sommet; chacune de ces feuilles sert de bractée à un bourgeon qui, habituellement, donne naissance à une inflorescence partielle terminée par un épillet.

Il convient de souligner que, suivant les conditions écologiques dans lesquelles vit la plante, on peut observer des différences de comportement de ces bourgeons : a) sous des conditions écologiques caractérisées par un degré hygrométrique très élevé, l'évolution des aisselles des bractées foliacées (*br*) de la portion ramifiée de la hampe aboutit à des résultats divers : les bourgeons de la base donnent des axes entièrement végétatifs (*av*); ceux du milieu donnent des ramifications mixtes (*am*), végé-

tatives dans leur portion proximale et reproductrices dans leur partie distale; quant aux bourgeons du sommet, ils donnent des épillets (*s*).

Il est intéressant de noter que dans des conditions écologiques moins humides, tous les bourgeons de la partie ramifiée de la hampe inflorescentielle sont à destinée reproductrice : ils donnent tous des épillets.



PHOTO 6.

Ainsi donc, les conditions écologiques jouent un rôle dans l'orientation de la morphologie des bourgeons de la hampe axillaire, chez *Hypolytrum heteromorphum*.

Par ailleurs, une expérimentation apporte des enseignements biologiques intéressants sur le comportement de ces bourgeons situés dans la

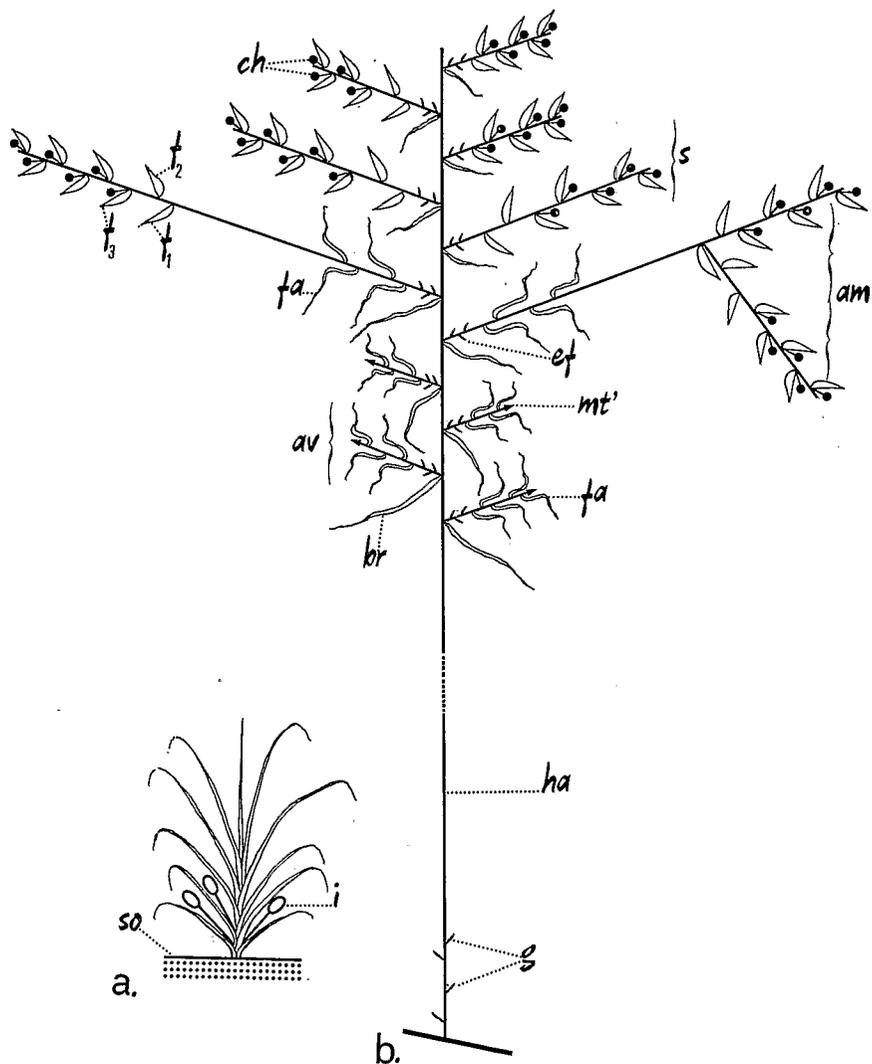


FIG. 11. — *Hypolytrum heteromorphum* Nelmes. a) Aspect général de la plante. b) Schéma de la structure d'une hampe inflorescentielle axillaire (vivipare dans des conditions écologiques caractérisées par une hygrométrie très élevée). *am*, axe mixte, végétatif dans sa portion proximale et reproducteur dans sa partie distale; *av*, axe entièrement végétatif; *br*, bractée assimilatrice; *ch*, complexe hermaphrodite comprenant un gynécée tricarpellé et un androcée tristaminé; *ef*, écaille foliaire; *f*, *f*₂..., feuilles écailleuses; *g*, gaines foliaires; *ha*, hampe inflorescentielle; *i*, inflorescence; *mt'*, méristème terminal; *s*, épillet; *so*, niveau du sol.

zone de la hampe où se forment les ramifications végétatives (*av*); celle-ci consiste à détacher ces bourgeons de la plante-mère et à les cultiver, à divers stades de leur vie : si les bourgeons sont prélevés à un stade jeune (c'est-à-dire immédiatement après leur édification) pour être plantés, on obtient des pieds qui sont très comparables à ceux auxquels les graines donnent naissance. Par contre, prélevés après un séjour prolongé sur la hampe inflorescentielle, les bourgeons en question donnent, après plantation, des individus fleurissant plus tôt, en général, que ceux issus des graines.

Ainsi donc, chez *Hypolytrum heteromorphum*, des phénomènes corrélatifs interviennent pour faire évoluer les bourgeons axillaires végétatifs, c'est-à-dire, plus spécialement, le méristème de ces bourgeons. Une analyse plus fouillée permettrait, peut-être, de savoir quelles interactions interviennent dans ces processus.

Il est possible que, pour les bourgeons laissés, jusqu'à un stade avancé, sur la plante-mère, ce soient les feuilles très jeunes qui interviennent en direction acropète pour accélérer le phénomène floral. Par contre, pour les bourgeons bouturés à un jeune stade, les feuilles ne sont pas arrivées, lors du prélèvement, à un stade activateur. De plus, ces feuilles se développent sur une plante qui s'est enracinée : on peut donc supposer qu'elles voient, lorsqu'elles ont atteint ce stade, leur influence contrebalancée par l'action retardatrice du système racinaire développé à la base de l'axe. Voilà, en tout cas, une des explications plausibles à ce phénomène.

Quoi qu'il en soit, chez les individus porteurs de bourgeons végétatifs sur les tiges secondaires à destinée inflorescentielle, on peut observer que la courbure des axes latéraux permet à ces bourgeons végétatifs de s'enraciner et de donner naissance, par multiplication végétative, à un nouveau pied.

En résumé, *Hypolytrum heteromorphum* apparaît comme une espèce à croissance strictement monopodiale. La destruction du méristème terminal de l'axe principal conduit inéluctablement à la mort de cet axe, voire à la disparition de l'individu entier. Cependant, dans les cas, relativement peu fréquents, où la multiplication végétative décrite plus haut se réalise, donnant ainsi naissance à un ou plusieurs pieds-fils, elle assure une mesure conservatoire de l'individu en question.

2° Le cas de *Cyperus nudicaulis* Poir.

Le comportement de cette Cypéracée se rapproche de celui d'*Hypolytrum heteromorphum*, mais à partir d'une morphogenèse, sous beaucoup d'aspects, différente.

Cyperus nudicaulis (fig. 12) est une Cypéracée aquatique dont la pérennité est assurée par un rhizome, constamment submergé ou enfoui dans la vase. Cet appareil souterrain est formé d'un enchaînement d'articles

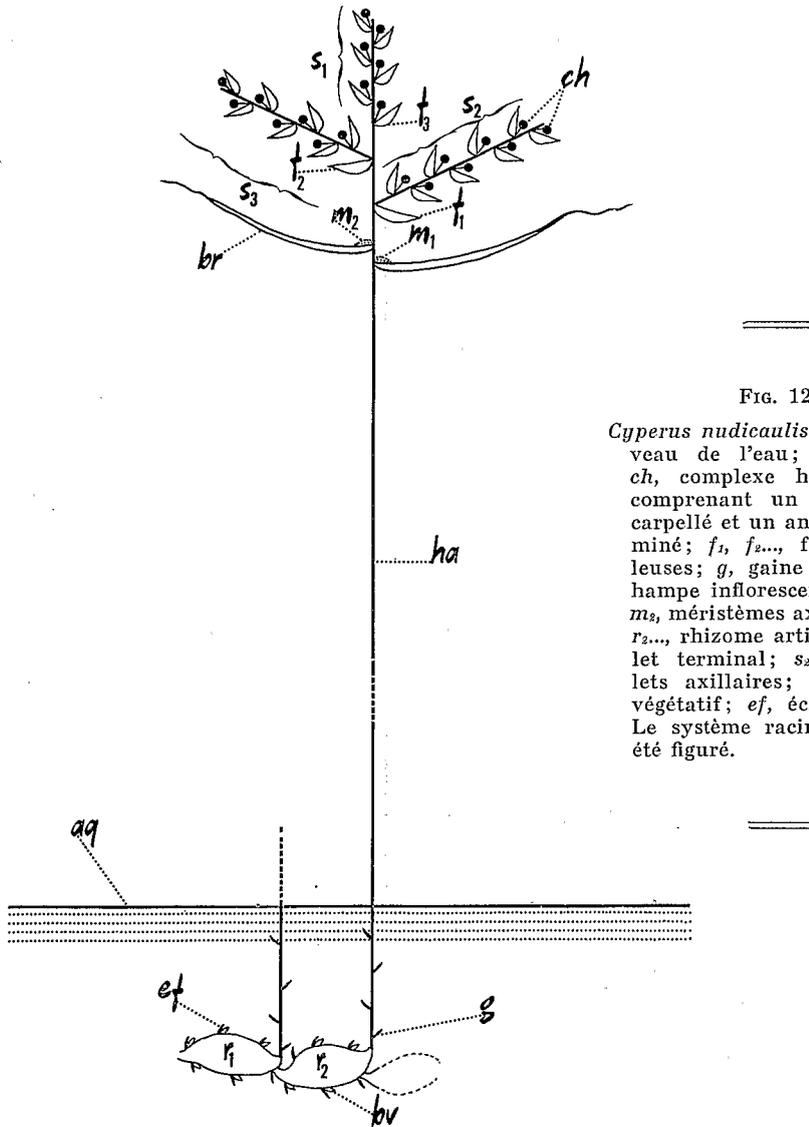


FIG. 12.

Cyperus nudicaulis Poir. *aq*, niveau de l'eau; *br*, bractée; *ch*, complexe hermaphrodite comprenant un gynécée tricarpellé et un androcée tristaminé; *f*₁, *f*₂..., feuilles écaillleuses; *g*, gaine foliaire; *ha*, hampe inflorescentielle; *m*₁ et *m*₂, méristèmes axillaires; *r*₁ et *r*₂..., rhizome articulé; *s*₁, épillets terminal; *s*₂ et *s*₃, épillets axillaires; *bv*, bourgeon végétatif; *ef*, écaille foliaire. Le système racinaire n'a pas été figuré.

rhizomateux (mesurant 0,8-1,5 cm de longueur sur 0,5-1 cm de diamètre) comparables à ceux que nous avons décrits chez *Cyperus alternifolius* : ils sont formés d'éléments à croissance d'abord horizontale, se redressant lors de la formation de l'axe inflorescentiel. Il est à noter que ces tiges érigées ne portent, pas plus que le rhizome, de feuilles chlorophylliennes; à la base, elles sont pourvues de feuilles réduites à leurs gaines (*g*) et, au sommet, après une longue partie aphyllé (dont la longueur peut atteindre

1 m), elles portent 2, rarement 3 petites feuilles (*br*) plus ou moins filiformes; l'assimilation chlorophyllienne est donc dévolue à peu près exclusivement aux tiges dressées chlorophylliennes. Il convient d'ajouter que l'axe érigé est terminé par un épillet (s_1).

A l'aisselle des 2-3 feuilles basales de la partie supérieure de l'axe dressé, on ne trouve qu'un méristème nu (m_1 , et m_2) qui, s'il se développe, aboutit à la formation d'un bourgeon végétatif; les plus hautes, constituant l'épillet terminal (s_1), servent de bractées — à l'instar des feuilles des épillets s_2 et s_3 — au complexe hermaphrodite (*ch*) caractéristique de l'épillet des *Cyperus* (gynécée tricarpellé, androcée tristaminé).

Cyperus nudicaulis, à première vue, semble désarmé vis-à-vis des possibilités de multiplication végétative. Pourtant, quelques observations, faites dans la nature, et surtout des faits expérimentaux montrent que cette potentialité existe.

En effet, les méristèmes axillaires (m_1 et m_2) des 2 ou 3 feuilles filiformes situées immédiatement sous l'inflorescence peuvent donner naissance à des axes végétatifs susceptibles de s'enraciner et d'évoluer en plantes comparables à celles issues des graines. Diverses circonstances peuvent déterminer un tel développement.

Par exemple, si la plante entière est immergée (fig. 13 *c* et *d*), de telle façon que la portion terminale de l'axe dressé soit à une profondeur n'excédant pas 30 cm, on constate que les méristèmes axillaires donnent naissance à un axe végétatif. Par contre, cette immersion bloque le développement de la portion reproductrice terminale. Il n'y a plus, dans ce cas, de production d'épillets.

Un résultat identique peut être obtenu en supprimant certaines corrélations d'inhibition. En effet, la destruction de la portion apicale de l'axe dressé, au-dessus de ces méristèmes axillaires, provoque le démarrage de ceux-ci en axes végétatifs (fig. 13 *a* et *b*).

Autre fait intéressant, la suppression des épillets avant l'anthèse conduit à un comportement identique. Dans ce dernier cas, est mise en évidence l'activité de jeunes organes reproducteurs dans les processus d'inhibition. A notre connaissance, un tel fait n'a jamais été signalé.

Ainsi, chez *Cyperus nudicaulis*, la possibilité existe, à proximité immédiate de la portion reproductrice, d'un changement des potentialités de différenciation des méristèmes. Cette possibilité complète heureusement les possibilités de différenciation offertes par les graines. En effet, grâce à ces deux processus, la plante possède, naturellement, une faculté d'adaptation à diverses exigences écologiques se traduisant, notamment, par l'existence d'un véritable système de compensation automatique entre les deux modes de reproduction (1); ceux-ci présentent la particularité de s'exclure mutuel-

(1) Dans les conditions naturelles de vie de la plante, les méristèmes axillaires m_1 et m_2 (fig. 12) ne se développent qu'accidentellement, lorsque l'axe dressé tombe dans l'eau: chacun des deux méristèmes donne, alors, naissance à un bourgeon végétatif qui, s'il s'enracine dans la vase, sera à l'origine d'un nouvel axe dressé.

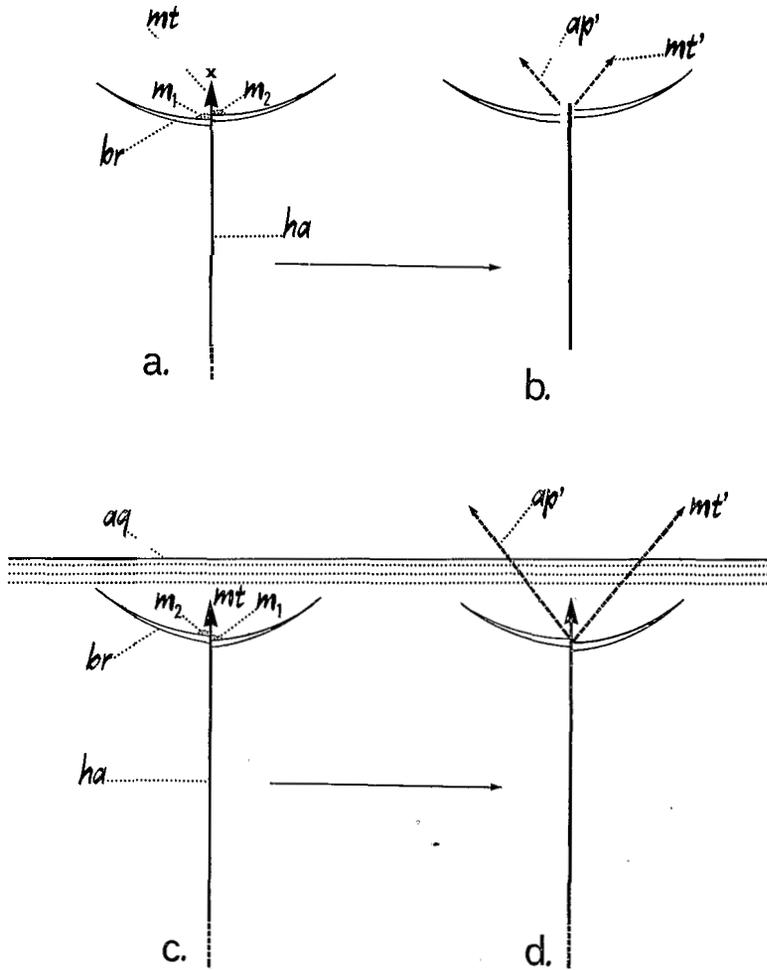


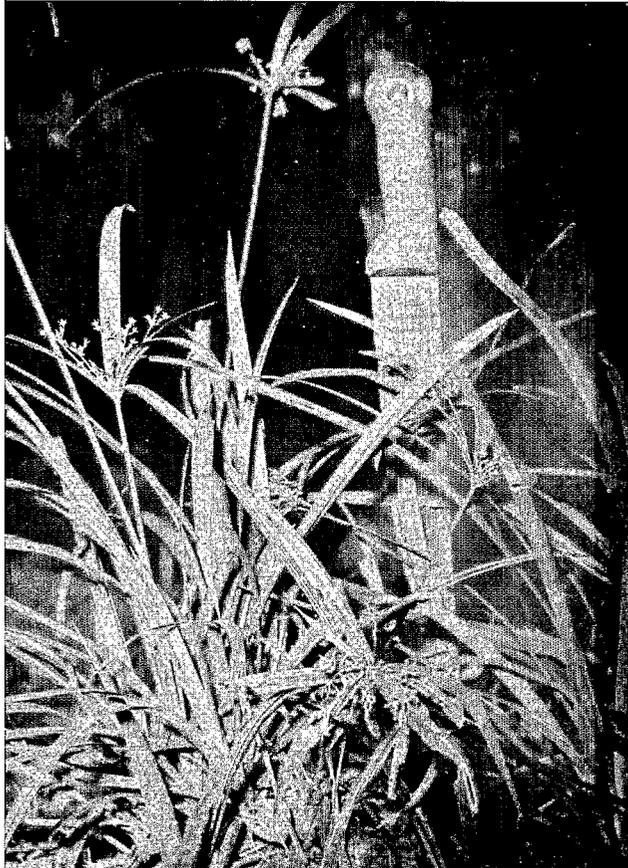
FIG. 13. — *Cyperus nudicaulis* Poir. Expérience mettant en évidence : 1° l'action inhibitrice du méristème terminal de l'axe principal sur le développement des méristèmes axillaires (*a* et *b*). 2° L'influence de l'immersion sur le méristème terminal et sur les méristèmes latéraux (*c* et *d*). *a* et *c*) Schémas indiquant respectivement le stade au cours duquel le méristème terminal a été amputé (x) et le stade au cours duquel l'immersion a eu lieu. *b* et *d*) Schémas indiquant le résultat de l'amputation et le résultat de l'immersion. *ap'*, axe principal d'une pousse végétative axillaire, produit de l'évolution d'un méristème latéral (*m*₁ ou *m*₂); *aq*, niveau de l'eau; *br*, bractée; *ha*, hampe inflorescentielle; *m*₁ et *m*₂, méristèmes axillaires; *mt*, méristème terminal de l'axe principal; *mt'*, méristème terminal de l'axe secondaire (*ap'*).

lement, en fonction de l'environnement écologique dans lequel se trouve la partie apicale de la hampe inflorescentielle; en particulier, le milieu aquatique induit le phénomène du bourgeonnement, tandis que la production des inflorescences est favorisée dans l'air.

C. — UNE ESPÈCE A POTENTIALITÉS
DE MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE NON UTILISÉES :
CYPERUS DIFFUSUS VAHL

Il s'agit d'une Cypéracée (photo 7) peu exigeante, répandue dans toutes les formations forestières de Côte d'Ivoire.

Le méristème de l'axe épicotyle principal édifie, à la base de celui-ci,



РНОТО 7.

de grandes feuilles chlorophylliennes (fig. 14) dont chacune sert de bractée à un bourgeon végétatif (*bv*); le méristème de ce bourgeon végétatif latéral est protégé par plusieurs écailles foliaires; après une phase de latence plus ou moins longue, les bourgeons végétatifs de la base de l'axe principal peuvent se développer pour donner une ramification comparable au pied-

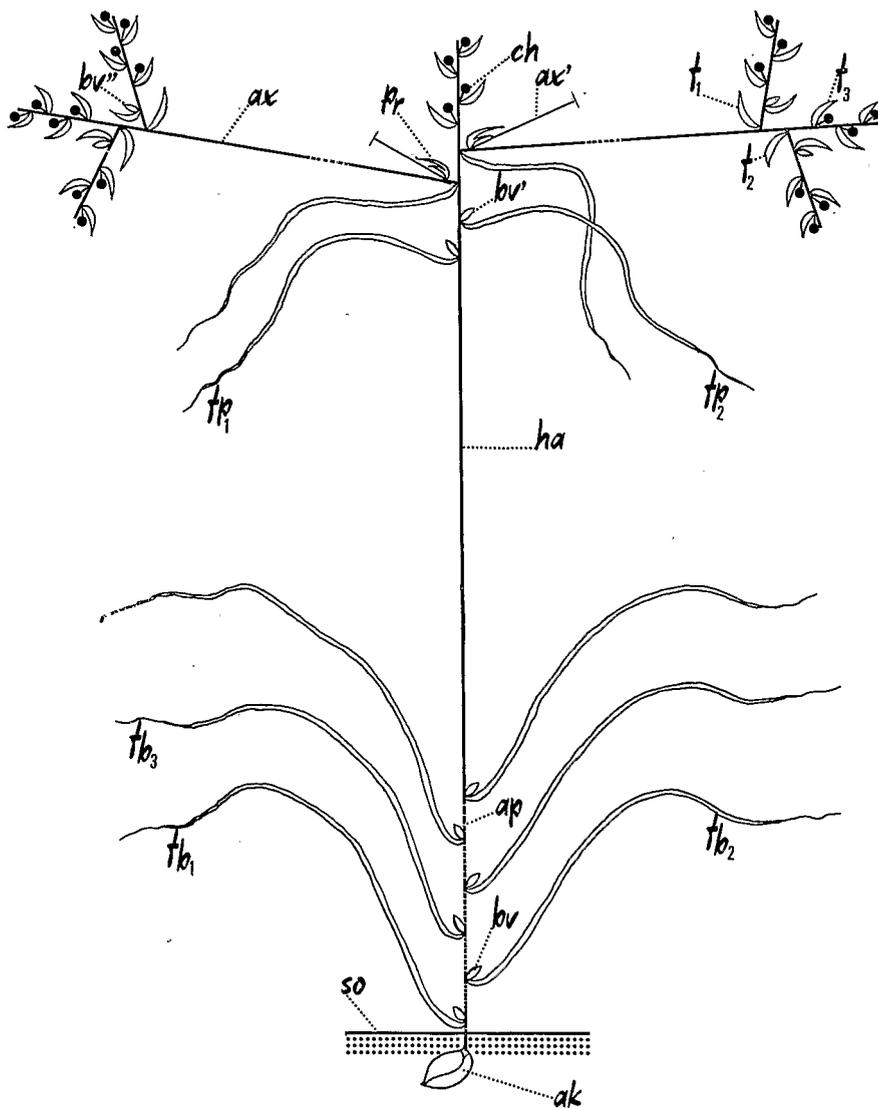


FIG. 14. — *Cyperus diffusus* Vahl. *ak*, akène; *ap*, axe principal (il a été allongé sur le dessin, pour la clarté de celui-ci); *ax*, axe inflorescentiel secondaire; *ax'*, ramification adaxiale de (*ax*); *bv*, bourgeon végétatif de la rosette basale; *bv'*, bourgeon végétatif de la base de l'épillet; *ch*, complexe hermaphrodite comprenant un gynécée tricarpellé et un androcée tris-taminé; *fb₁*, *fb₂*, *fb₃*..., feuilles assimilatrices de la rosette basale; *fp₁*, *fp₂*..., feuilles assimilatrices de la rosette perchée; *ha*, hampe inflorescentielle; *pr*, préfeuille bifide; *so*, niveau du sol. Le système racinaire n'a pas été figuré.

mère. A partir d'un certain moment, le méristème terminal de l'axe principal change son mode de fonctionnement et différencie une hampe inflorescentielle (*ha*); celle-ci, d'abord aphyllé sur la plus grande partie de sa longueur, porte ensuite, dans sa partie distale, une rosette perchée de feuilles assimilatrices (*fp₁*, *fp₂*...) identiques aux feuilles basales; la hampe se termine par un épillet.

Chaque feuille de la rosette perchée sert de bractée à un bourgeon qui diffère des bourgeons végétatifs axillaires de la base de l'axe principal, à la fois par sa morphologie et par son évolution. En effet, chacun des bourgeons de l'aisselle des feuilles de la rosette perchée est protégé par une préfeuille bicarénée; il est intéressant de noter que chacun d'eux se ramifie adaxialement, alors qu'ils se trouvent encore à l'intérieur de la préfeuille.

Comment évoluent ces bourgeons? Ils se développent très tôt, alors que l'allongement intercalaire de la hampe inflorescentielle ne fait que commencer; ainsi, chaque aisselle foliaire donne naissance à deux axes dont le plus développé se trouve du côté de la feuille axillante; il est intéressant de souligner que chacun de ces axes porte, à son extrémité distale, plusieurs épillets dont un est terminal. Fait à remarquer, chaque épillet porte, à sa base, une préfeuille bicarénée adossée à l'axe principal et servant de bractée à un bourgeon végétatif (*bv''*) dont le méristème est protégé par 3-4 écailles foliaires; s'il est mis en contact avec le sol, ce bourgeon donne une plante comparable au pied issu de la germination de la graine.

D'autre part, dans certaines conditions écologiques caractérisées par une hygrométrie très élevée, des bourgeons axillaires des feuilles de la rosette perchée peuvent se transformer en bourgeons végétatifs (*bv'*); à cet égard, il convient de souligner que de tels bourgeons végétatifs, avant leur croissance, ne diffèrent en rien des bourgeons à destinée inflorescentielle habituellement situés au même niveau: ils sont pourvus, eux aussi, d'une ramification secondaire et sont protégés à l'intérieur d'une préfeuille bicarénée.

Ainsi donc, chez *Cyperus diffusus*, la reproduction végétative est potentiellement possible à deux niveaux de la plante; mais ces derniers sont tous les deux situés dans la zone reproductrice:

— à la base de l'inflorescence, comme chez *Hypolytrum heteromorphum* et chez *Cyperus nudicaulis*;

— au niveau de la préfeuille de l'épillet, comme chez *Cyperus fertilis*.

Mais chez *Cyperus diffusus*, on peut expérimentalement stimuler cette possibilité; pour cela, on cultive la plante, par exemple, dans des conditions de serre assurant, en particulier, un régime à degré hygrométrique constamment proche de la saturation; on peut provoquer ainsi l'augmentation du taux de la formation des bourgeons végétatifs au niveau de l'épillet. On obtient donc, par ce procédé, une orientation non habituelle des potentialités organogènes.

Cette déviation provoquée, chez *Cyperus diffusus*, permet de faire développer parfois des axes mi-reproducteurs, mi-végétatifs (1). Ainsi, dans les conditions expérimentales de serre signalées plus haut, avons-nous obtenu, à l'aisselle des bractées des épillets, de tels axes : ceux-ci portent, à leur base, tantôt un gynécée tricarpellé, tantôt un androcée tristaminé.

Ces phénomènes de prolifération végétative, provoqué au niveau des épillets de *Cyperus diffusus* nous ont permis, grâce à des comparaisons avec d'autres structures existant chez d'autres genres de Cypéracées et chez d'autres espèces de *Cyperus*, de comprendre la structure du complexe reproducteur qui occupe l'axillum des feuilles écailleuses de l'épillet des Cypéracées de ce genre : chez les *Cyperus*, gynécée et androcée constituent, chacun, une fleur et leur conjonction à l'aisselle des bractées de l'épillet a fait considérer leur ensemble comme une fleur, alors qu'il s'agit manifestement d'un état préfloral, au sens de L. EMBERGER.

En définitive, bien que le changement dans les potentialités organogènes, en dehors de la graine, soit possible à deux niveaux, chez *Cyperus diffusus*, cette plante ne connaît pas de multiplication végétative : en effet, contrairement à ce qui a été vu chez *Cyperus fertilis*, ici, les bourgeons végétatifs localisés dans les portions inflorescentielles sont constamment portés au-dessus du sol; ils ne peuvent donc s'enraciner et finissent par mourir.

(1) G. LOROUGNON (1969).

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Le but de notre travail était l'étude des processus morphogénétiques chez les Cypéracées. Cette famille a été choisie en raison de la grande diversité de structures pouvant être observées chez ses représentants. Aussi bien, avons-nous conduit nos recherches dans ce sens, en utilisant à la fois les observations faites dans la nature et les résultats de protocoles expérimentaux. Mais, chemin faisant, nous avons pu découvrir les liens étroits existant entre l'étude morphogénétique de ces végétaux et l'analyse des processus qui accompagnent le développement végétatif. Nous avons été aussi amené à concevoir les liens possibles entre la morphogenèse et, d'une part, le comportement du végétal, et, d'autre part, les conditions écologiques dans lesquelles celui-ci vit.

Dans ces divers domaines, outre les faits nouveaux que nous signalerons au passage, nous avons pu, au cours de notre travail, confirmer et préciser, en apportant de nouveaux arguments, un certain nombre de conclusions que R. NOZERAN, L. BANCILHON et P. NEVILLE ont fournies dans leur article (1971) portant sur l'intervention des corrélations internes dans la morphogenèse des végétaux supérieurs. Ce qui va suivre constitue un essai de synthèse de notre travail.

I. — CORRÉLATIONS INTERNES A LA PLANTE INTERVENANT DANS LE PROCESSUS MORPHOGÉNÉTIQUE

Nous avons pu montrer que les gradients morphogénétiques observés chez certaines espèces, en particulier chez *Mapania Baldwinii*, peuvent être mis sur le compte d'une évolution du méristème de l'axe principal. Celui-ci, au cours de la vie de l'individu, acquiert, progressivement et plus ou moins rapidement suivant les espèces, un rôle organisateur lui permettant de « diriger » l'évolution des méristèmes secondaires situés en dessous de lui et qu'il a contribué à édifier.

Cette évolution du méristème apical pourrait être fonction d'effets corrélatifs provenant de l'action d'organes qu'il a mis en place au fur et à mesure de son fonctionnement. Cette appréciation nous conduit à envisager l'action des feuilles. Comme l'ont montré récemment plusieurs auteurs (P. CHOUARD et LOURTIUX, 1959; L. BANCILHON et P. NEVILLE, 1966; L. BANCILHON, 1969), les feuilles jouent des rôles divers en fonction du stade ontogénique qu'elles ont atteint. C'est ainsi que nous avons pu montrer que les feuilles jeunes retardent l'installation du phénomène floral. Une activité dans ce sens doit sûrement être passagère, les feuilles les plus âgées devant, au contraire, intervenir positivement dans le phénomène.

Ces actions, conduisant à contrôler une partie de l'évolution de la morphogenèse, sont concomitantes d'actions inhibitrices qui déterminent, parfois pendant longtemps, la latence des bourgeons (plus spécialement celle des bourgeons à destinée végétative, mais sans que les bourgeons reproducteurs échappent totalement à l'emprise du phénomène). D'une manière générale, il est curieux de constater combien ces processus d'inhibition sont puissants chez les Cypéracées; ils contribuent à déterminer, dans plusieurs cas, une organisation strictement monocaule.

Fait non encore signalé, à notre connaissance, nous avons pu, chez *Cyperus nudicaulis*, mettre en évidence un effet inhibiteur des portions reproductrices sur les méristèmes à destinée végétative.

Nous avons également pu apprécier, dans un certain nombre de cas, notamment chez *Cyperus fertilis*, le rôle des racines sur les processus morphogénétiques. Celles-ci jouent bien, apparemment, un rôle conservateur des propriétés différenciées de la portion de la plante à proximité de laquelle elles sont nées, mais peut-être aussi leur action est-elle suffisante pour déterminer même des processus de différenciation.

Toutes ces actions conjuguées aboutissent à structurer le végétal de la manière dont on le trouve dans la nature. Il faut souligner que ces activités peuvent se faire sentir sur des méristèmes de bourgeons latents : nous avons pu en effet montrer, chez *Hypolytrum heteromorphum* et *Cyperus fertilis*, que des bourgeons détachés de la plante-mère, plus ou moins tôt après leur formation, donnent naissance à des individus différents en fonction du temps passé sur le végétal, c'est-à-dire en fonction de leur durée d'exposition aux corrélations avec le reste de la plante.

Enfin, pour rester dans le domaine des corrélations, et quoi qu'il s'agisse de cas bien à part, notons comme apport de notre travail la mise en évidence expérimentale de l'effet inhibiteur des pièces végétatives qui accompagnent et avoisinent la semence de *Cyperus fertilis*.

D'autre part, nous avons mis en évidence, chez *Cyperus esculentus*, le rôle inhibiteur joué, sur le fonctionnement du méristème terminal du tubercule, à la fois par le milieu et par la plante-mère (par l'intermédiaire de substances chimiques émises par la plante-mère et le tubercule).

II. — MORPHOGENÈSE ET MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE

Il est clair que les phénomènes de multiplication végétative constituent une partie des processus de morphogenèse de la plante. Mais le matériel que nous avons eu à notre disposition s'étant révélé particulièrement digne d'intérêt, sous le rapport de ce type de multiplication, nous avons pensé utile d'apporter, à part, les réflexions que nous suggèrent nos recherches dans ce secteur.

La multiplication végétative est, on le sait, très utilisée dans les pra-

tiques agronomiques. Par exemple, beaucoup de plantes utiles des régions intertropicales (Banancier, *Ananas*, Canne à sucre, Caféier, *Hevea*, Cacaoyer, etc.) sont ou peuvent être multipliées de cette façon. Dans les programmes d'amélioration des plantes, cette technique, permettant d'obtenir des clones, donc de conserver l'ensemble du potentiel héréditaire d'un individu, représente un apport irremplaçable.

Une telle appréciation est d'autant plus ressentie comme exacte quand on s'adresse à des plantes pour lesquelles on ne sait pas réaliser ce mode de multiplication (Palmier à huile, Cocotier, par exemple). Mais on s'aperçoit, de plus en plus, chez les végétaux pour lesquels cette technique de multiplication est réalisée, qu'on ne maîtrise pas — et de loin — toutes les données des problèmes qu'elle pose : nous pensons, par exemple, à la possibilité de regrouper la floraison à une époque déterminée de l'année, chez le *Banancier*, ainsi qu'à une homogénéisation de la production, chez des pieds d'*Hevea* ayant un même génotype.

Les Cypéracées, d'une part, présentent des modalités diverses de multiplication végétative naturelle ou provoquée (bouturage), et, d'autre part, permettent une analyse parfois détaillée du devenir des bourgeons dans diverses conditions, en corrélations ou non avec le reste de la plante; de telles caractéristiques en font un matériel intéressant pour l'analyse de ces phénomènes dont l'approche du déterminisme devrait pouvoir contribuer à mieux comprendre, donc à mieux maîtriser le développement de l'appareil caulinaire et, éventuellement, la propagation végétative, chez d'autres plantes, en particulier chez les végétaux utiles. Le premier groupe de réflexions a donc trait à l'hétérogénéité du devenir des divers bourgeons végétatifs de la plante. Nous avons pu montrer, au moins chez *Hypolytrum heteromorphum*, que le prélèvement d'un bourgeon déterminé à divers stades de sa morphogenèse, c'est-à-dire suivant qu'il est resté soumis plus ou moins longtemps aux influences corrélatives du reste de la plante, conduisait à la production, après bouturage, de plantes à destinées diverses.

Ainsi est illustré ce qui peut être une des causes du déterminisme d'un polymorphisme des produits de la multiplication végétative; ces causes sont évidemment multiples; ainsi, le comportement des bourgeons végétatifs peut être lié à la place qu'occupe, sur la plante, le bourgeon prélevé. Nous n'avons pas spécialement exploré ce domaine. Mais la mise en évidence de gradients le long des axes de certaines espèces (*Hypolytrum heteromorphum*, *Cyperus nudicaulis*, *Cyperus fertilis*, etc.) laisse penser que le comportement de ces bourgeons, détachés de la plante-mère et bouturés, donnerait naissance à des individus aux devenirs divers, en fonction de leur place sur le végétal. Il n'y a pas de raison spéciale, en effet, que ce groupe de plantes se comporte différemment de végétaux qui, comme les *Phyllanthus*, par exemple, ont été particulièrement bien étudiés sous ce rapport.

A la suite de ces études d'ailleurs, des faits comparables ont été mis en évidence, chez l'*Hevea*, par DU PLESSIX et ont permis de prévoir un programme de recherche qui, du point de vue agronomique, devrait certainement apporter des résultats importants.

Notre travail fournit également des informations sur les processus mis en œuvre lors de la multiplication végétative naturelle. Il est clair que, dans ce cas, ont été sélectionnés au cours des temps des procédés qui permettent la multiplication de l'individu sans que ce mode de reproduction entraîne trop rapidement un dépérissement des individus-fils.

Chez les Cypéracées, ont été retenus deux principaux modes : l'un consiste en la reproduction à partir de zones peu différenciées du végétal, donc ne nécessitant pas l'intervention de processus régressifs importants; l'autre a lieu à partir des régions sexualisées et impliquant des processus de régression.

Parmi les espèces utilisant le premier type, on peut ranger les deux espèces *Cyperus esculentus* et *Cyperus rotundus*; l'une et l'autre se multiplient en effet à partir de la zone basale des individus qui représente, en particulier, certainement du fait de l'action corrélatrice du système racinaire une région où les séquences de différenciation ne sont pas particulièrement avancées.

D'autres espèces, par contre, présentent des possibilités de multiplication végétative seulement à proximité de la zone reproductrice, voire pratiquement au sein de cette zone.

Il est intéressant de constater que les processus de dédifférenciation peuvent se traduire avec sensiblement la même efficacité pour aboutir, d'une part, à la formation de la graine, et, d'autre part, à l'édification d'un bourgeon végétatif susceptible de s'enraciner et de donner une nouvelle plante.

L'expérience montre que les graines et ces bourgeons végétatifs donnent naissance (tel est le cas chez *Cyperus fertilis*, par exemple) à des individus à peu près semblables quant à leur devenir. Dans les deux cas, les processus mis en œuvre au niveau de cette portion du végétal conduisent donc à un rajeunissement « total », à une « remise à zéro ».

Les Cypéracées présentent donc un intérêt particulier, sous ce rapport; mais il y a plus. Certains représentants de la famille (*Mapania Baldwinii*) ne présentent pas de multiplication végétative; mieux, au sein de cette famille, certains individus peuvent être strictement monocaules et incapables de donner des ramifications végétatives. A partir d'un certain stade, la destruction du méristème apical de l'axe principal conduit donc, dans ce cas, inéluctablement à la mort de la plante.

Nous avons déjà signalé la ressemblance de cette structure avec celle de certains Palmiers (en particulier, nous pensons au Palmier à huile ou au Cocotier, pour lesquels la découverte de possibilités de multiplication végétative constituerait un grand apport pour leur agronomie).

Or, avec *Mapania Baldwinii*, plus facilement accessible aux manipu-

lations, on peut concevoir une expérimentation qui permettrait de comprendre ce qui doit être fait chez ces Palmiers. Il nous semble même qu'une telle expérimentation devrait aboutir. Notre conviction est basée, en particulier, sur ce que nous avons pu obtenir chez *Cyperus nudicaulis*. Chez cette espèce, rappelons-le, nous avons réussi expérimentalement à obtenir le développement de méristèmes qui, normalement, ne présentent, sur la plante, aucune évolution; de plus, ces méristèmes ne sont même pas susceptibles de donner, dans les conditions normales, un bourgeon axillaire, fût-ce à l'état d'ébauche : le développement dans les conditions expérimentales, de tels méristèmes, conduit à une plante qui présente la plupart des caractères de celle issue de la graine. Or, il faut noter que ces méristèmes sont situés juste avant la zone reproductrice.

Mais nous pensons qu'il doit être aussi possible de faire dériver, vers un fonctionnement végétatif, des méristèmes qui sont destinés à donner des organes reproducteurs, dans les conditions normales de vie de la plante. Nous appuyons cette idée sur ce que nous avons obtenu, par exemple, chez *Hypolytrum heteromorphum*.

En effet, sous certaines conditions, nous avons pu transformer le fonctionnement des méristèmes donnant normalement des axes inflorescentiels ou des épillets en méristèmes donnant des bourgeons végétatifs susceptibles de s'enraciner.

Cet ensemble d'informations devrait, à notre avis, guider des protocoles expérimentaux à mettre en œuvre pour obtenir les possibilités de multiplication végétative, chez des plantes qui, dans les conditions habituelles, en sont incapables.

Si nous revenons aux Palmiers, et pour appuyer cette dernière appréciation, il n'est sans doute pas sans intérêt de signaler que, chez *Elaeis guineensis*, on connaît des individus « vivipares ». Or, les bourgeons végétatifs que sont susceptibles de produire ces individus sont rigoureusement cantonnés dans la portion reproductrice.

Ainsi, notre étude des Cypéracées pourrait contribuer à fournir des modèles expérimentalement utilisables pour traiter les problèmes posés par des plantes difficilement accessibles à l'expérimentation. En tout cas, cette étude, nous semble-t-il, apporte, en ce qui concerne les problèmes de multiplication végétative, des éléments intéressants et nouveaux pouvant être utilisés par les chercheurs qui se préoccupent de ces phénomènes.

III. — LES IMPLICATIONS AVEC DES PROBLÈMES D'ÉCOLOGIE

Mais notre travail nous a suggéré aussi de mettre en parallèle certaines de nos observations, concernant les possibilités de morphogenèse des Cypéracées étudiées, avec l'appétence écologique de ces plantes.

Il nous a paru, en particulier, que les modalités de multiplication végétative, lorsque celle-ci existe, sont en rapport avec les conditions écolo-

giques du milieu dans lequel vit la plante. Par exemple, la reproduction végétative à partir d'organes souterrains est, chez les Cypéracées, le fait de plantes vivant dans des conditions climatiques caractérisées par une saison sèche bien tranchée. C'est le cas de *Cyperus rotundus* et de *Cyperus esculentus*; la dernière espèce semble même être la mieux armée, du fait du maintien à l'état latent de ses tubercules par des excréments de la partie souterraine du végétal.

Par contre, dans les régions les plus humides, c'est la multiplication à partir de bourgeons végétatifs, développés à proximité des portions reproductrices (ou au sein de celle-ci) du végétal, qui intervient. L'exemple le plus typique est certainement donné par *Cyperus fertilis*, d'autant plus que chez cette plante, des processus corrélatifs freinent, jusqu'à la rendre très rare, la possibilité de multiplication par graines.

Notre appréciation se fonde aussi sur l'observation d'autres espèces, telles que *Cyperus nudicaulis*, chez lesquelles les possibilités de multiplication végétative existent, parfois en grand nombre, mais ne sont utilisées par le végétal que lorsque les conditions extérieures s'y prêtent, par exemple lors d'une immersion de la plante.

Il convient également de souligner qu'à plusieurs reprises, nous avons été conduit à constater que des changements écologiques allant dans le sens d'une augmentation de l'hygrométrie déterminent des déviations très importantes du fonctionnement de la plante, au niveau de ses inflorescences. Ainsi, avons-nous pu faire remplacer toutes celles-ci par des bourgeons végétatifs, chez *Hypolytrum africanum*, en transférant cette plante du Mont Tonkoui au bord de la Lagune Ebrié.

Chez *Cyperus diffusus*, la culture en serre, sous un degré hygrométrique très élevé, conduit au remplacement plus ou moins important des rameaux de l'inflorescence ou des épillets par des bourgeons végétatifs.

Ces indications vont toutes dans le même sens. Plus le végétal vit dans des conditions d'hygrométrie élevée et continue de l'atmosphère et du sol, plus la multiplication végétative tend à se substituer à la reproduction par graines.

Nous avons montré que les conditions écologiques de ce type peuvent même tendre à orienter la morphogenèse dans ce sens, pour des plantes vivant normalement sous d'autres conditions et qui sont placées, expérimentalement, dans celles-ci.

Ces expériences montrent aussi qu'il doit être possible, en testant des gammes de conditions écologiques, d'obtenir l'apparition de la multiplication végétative chez des plantes ne la présentant pas dans les conditions naturelles. Cette remarque complète ce que nous avons indiqué plus haut concernant la possibilité de multiplication végétative pour certains végétaux.

BIBLIOGRAPHIE

- BANCILHON (L.), 1965. — Sur la mise en évidence d'un rôle « organisateur » du méristème apical de l'axe orthotrope de *Phyllanthus*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **260**, p. 5327-5329. — 1966. Mise en évidence de gradients de différenciation lors du développement végétatif de *Phyllanthus amarus* Schum. et Thom. (Euphorbiaceæ). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **262**, p. 1228-1231. — 1969. Etude expérimentale de la morphogenèse végétative et de la floraison d'un groupe de *Phyllanthus* (Euphorbiaceæ). *Thèse*, Université de Paris.
- BANCILHON (L.) et NEVILLE (P.), 1966. — Action régulatrice des jeunes organes latéraux à rôle assimilateur sur l'action du méristème de la tige principale chez *Phyllanthus distichus* Müll. Arg. et *Gleditsia triacanthos* L. *C. R. Acad. Sc.*, **263**, p. 1830-1833.
- CHAMPAGNAT (P.), 1965. — Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons: dominance apicale et phénomènes analogues. *Handb. Pflanzenphysiol.*, **15**, 1, p. 1106-1164. W. Ruhland, édit.
- CHOUARD (P.) et LOURTHIOUX (A.), 1959. — Corrélation et réversions de croissance et de mise à fleurs chez la plante amphicarpique *Scrofularia arguta* Sol. *C. R. Acad. Sc.*, **249**, p. 889-891.
- CHOUARD (P.), 1962. — Quelques réflexions sur la physiologie de la floraison. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **108**, p. 219-241.
- EICHLER (A. W.), 1875. — *Blüthendiagramme*, Leipzig, p. 113-119.
- EMBERGER (L.), 1952. — La valeur morphologique et l'origine de la fleur (à propos d'une théorie nouvelle): Coll. Intern. Evolution et phylogénèse chez les végétaux, *Edit. C.N.R.S.*, Paris, p. 279-360. — 1960. Les végétaux vasculaires, in CHADEFAUD et EMBERGER: *Traité de Botanique systématique. Masson et C^{ie}, édit.*, Paris, II, fasc. 1 et 2. — 1964. L'inflorescence vue sous l'angle dynamique et phylogénétique. *Soc. Bot. Fr. Mémoires*.
- LOROUGNON (G.), 1964. — Une espèce nouvelle de *Mapania* (Cypéracées) de Côte d'Ivoire. *Bull. Jard. Bot. Etat, Bruxelles*, **34**, 2, p. 396-400. — 1969. Etude morphologique et biologique de deux variétés de *Cyperus esculentus* L. (Cypéracées). *Cah. ORSTOM*, sér. Biol., **11**. — Etude morphologique et biologique du *Cyperus rotundus* L. *Cah. ORSTOM*, sér. Biol., **10**. — 1969. Détermination de la valeur morphologique des éléments constituant l'épillet des *Cyperus*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, **269**, p. 1506-1509.
- NEVILLE (P.), 1961. — Influence de la feuille, à ses premiers stades, sur la morphogenèse végétale chez *Gleditsia triacanthos* L. *Bull. Soc. Bot. Mémoires*, p. 120-127.
- NOZERAN (R.), 1955. — Contribution à l'étude de quelques structures florales (essai de morphologie comparée). *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 2^e sér., **XVI**, p. 224.
- NOZERAN (R.), BANCILHON (L.) et NEVILLE (P.), 1971. — Intervention des corrélations internes dans la morphogenèse des végétaux supérieurs. *Advances in Morphogenesis*, vol. 9, p. 1-66.
- NOZERAN (R.) et PLESSIX (C. J. DU), 1969. — Amélioration de la productivité, multiplication végétative et morphogenèse de *l'Hevea brasiliensis*: trois aspects d'un même problème. *R. G. C. P.*, **46**, n° 7-8.
- PELLEGRINI (O.), 1961. — *Delpinoa*, N.S., **3**, p. 1. — 1961. *Delpinoa*, N.S., **3**, p. 329.
- RAYNAL (J.), 1968. — Variation curieuse d'un *Mapania* africain. *Adansonia*, sér. 2, **8** (3).
- WARDLAW (C. W.), 1949. — Experiments on organogenesis in ferns. *Ninth. growth*, suppl. **13**, p. 93-113.
- WENT (F. W.) et BONNER (D. M.), 1943. — *Arch. Biochem.*, **1**, p. 439.