

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique =
international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 28 (1973)

Heft: 2

Artikel: Architecture de quelques lianes d'Afrique Tropicale

Autor: Cremers, G.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-880168>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 05.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Architecture de quelques lianes d'Afrique Tropicale

G. CREMERS

RÉSUMÉ

Un certain nombre de lianes d'Afrique Tropicale sont, en ce qui concerne leur architecture, très proches des arbres. Elles s'en distinguent seulement par l'allongement des entre-noeuds, la diminution des tissus de soutien et d'autres modifications mineures.

L'auteur décrit treize modèles architecturaux parmi les lianes étudiées.

SUMMARY

Some kinds of lianas of Tropical Africa are very similar to the trees as far as their architecture is concerned. The only differences seem to be the lengthening of the internodes, the reduction of the supporting tissues and other minor modifications.

13 architectural models have been found among the lianas investigated.

ZUSAMMENFASSUNG

Morphologische Untersuchungen einiger Lianen des tropischen Afrikas haben ergeben, dass sie, was ihre Architektur anbelangt, den Bäumen sehr nahe stehen. Sie unterscheiden sich von einander lediglich durch Verlängerung der Internodien, der verminderten Entwicklung von Stützgeweben und anderer geringfügiger Modifikationen. Der Autor unterscheidet bei den untersuchten Lianen 13 verschiedene architektonische Typen.

Introduction

C'est au Centre ORSTOM d'Abidjan, au moment où F. Hallé travaillait sur l'architecture des arbres, qu'il nous a suggéré une étude des caractères architecturaux de quelques lianes d'Afrique Tropicale. Qu'il en soit par le présent travail très chaleureusement remercié, car sans son aide toujours amicale et ses conseils éclairés, la présente note n'aurait pu voir le jour.

Les lianes étudiées ici ont toutes pour biotope principal la forêt sempervirente d'Afrique Tropicale.

Définition du terme "liane"

Pour Gatin (1924) ce sont "toutes les plantes grimpantes et d'une manière plus précise, les plantes qui par la longueur de leurs entre-nœuds, leur aptitude à s'allonger, sont adaptées pour aller rechercher la lumière au sommet des arbres de forêt". D'après Obaton (1960), "une liane est un végétal dont la tige, aux entre-nœuds très allongés, croît très rapidement, elle ne peut se tenir dressée et s'accroche à tout ce qui l'entoure".

Nous acceptons sans difficulté ces définitions, non sans y apporter toutefois quelques compléments. Une caractéristique majeure de la plupart des espèces lianescents est l'opposition qui se manifeste, au cours de la croissance de la plante, entre une forme juvénile et une forme adulte. Ceci sera discuté en détail plus loin. Une autre caractéristique intéressante du type biologique lianescents, qui a retenu depuis longtemps l'attention des botanistes, c'est la variété des dispositifs d'accrochage. L'accrochage de ces plantes au support se fait à l'aide de racines adventives (*Lomariopsis guineensis*, *Hedera helix*, etc.), de vrilles (*Landolphia dulcis*, *Vitis vinifera*, etc.), de rameaux horizontaux (*Pycnanthus dinklagei*), ou de crochets (*Artobotrys insignis*). Certaines lianes ne possèdent pas d'organes d'accrochage différenciés, elles s'élèvent en s'enroulant autour du support (*Ipomoea* sp., *Neostachyanthus occidentalis*, etc.).

But du présent travail

Chez de nombreuses espèces, le passage de la forme juvénile à la forme adulte représente une transformation profonde de la morphologie de la plante, une véritable métamorphose. La forme juvénile est érigée et de hauteur modeste, restant dans l'ombre des sous-bois. La forme adulte lianescents, au contraire, a besoin d'un support, pour prendre de grandes dimensions et permettre l'épanouissement des fleurs dans les zones éclairées. L'importance biologique de cette métamorphose nous a paru justifier une étude. Nous nous trouvions d'ailleurs, à Abidjan, dans de bonnes conditions pour mener à bien l'investigation des architectures lianescents; l'abondance des lianes dans la forêt tropicale a toujours frappé les différents botanistes qui l'ont parcourue. Si pour la plupart des lianes étudiées, la forme de jeunesse a une croissance lente, il n'en est pas de même pour la forme lianescents; d'autre part la métamorphose a lieu rapidement, au cours de la première ou de la seconde année de la vie de la plante. L'analyse architecturale peut être donc rapidement faite, et en raison de cette rapidité, nous étions dans une situation favorable pour une étude de la croissance. L'étude de la croissance des lianes n'occupe qu'une place très réduite dans la littérature botanique. Citons cependant les travaux de Treub (1883), Massart (1896) sur bien des lianes. Doorenbos (1954), Frank & Renner (1956) et Robbins (1960) sur le lierre. Ceux de Robbins (1964) sur les *Monstera*, de Millinton (1966) sur les *Parthenocissus*, etc. Ces travaux seront discutés à la fin de l'article.

Méthodes de travail

Les lianes, en raison de leur taille, ne peuvent être étudiées sur le terrain, il est nécessaire de les cultiver; pour la même raison, la détermination des espèces en forêt est souvent difficile, les fleurs et les feuilles se trouvant souvent au sommet des arbres support. Les cultures ont été faites sous abri grillagé recouvert de tôles transparentes, mettant ainsi les plantes à l'abri des parasites, de la chute des branches, etc. Le semis est fait, soit dans des boîtes de Pétri, au fond desquelles se trouve un papier buvard humide, soit dans des pots remplis de terre. Ensuite, les germinations sont repiquées dans des bacs bétonnés d'un mètre cube, remplis de terreau. Les plantes sont ainsi conservées tant que leur dimension le permettent. Il est souvent difficile de les garder jusqu'à l'époque de leur première floraison, car celle-ci peut avoir lieu au bout de 5 ans et plus (*Triphyophyllum peltatum*).

Les échantillons d'herbier cités en références sont déposés au Laboratoire de botanique du Centre ORSTOM d'Abidjan. Un certain nombre d'entre eux et plus particulièrement ceux des plantules, se trouvent aussi à l'herbier du Muséum de Paris et au Jardin botanique de Bruxelles. Des photos et des dessins ont été exécutés aux différents stades de la croissance des lianes étudiées, pour nous permettre de mieux voir et comprendre les transformations de ces plantes. D'où l'importance accordée à l'illustration du texte.

Plan de l'ouvrage

Le nombre de lianes étudiées (20) permet de distinguer deux groupes.

- Les premières ont une architecture conforme à celle des arbres, ce qui nous permettra de les classer suivant les modèles d'architecture établis par Hallé & Oldeman (1970) pour les arbres tropicaux.
- Les autres ont une morphologie originale, mais le trop petit nombre de liane ne permet pas de les grouper et d'en définir des modèles.

Nous présentons ces deux groupes de lianes par ordre de complexité structurale croissante.

Lianes dont l'architecture est comparable à celle des arbres

Nous avons rassemblé ici neuf espèces lianescentes de la flore ivoirienne, dont l'architecture est conforme à celle des plantes arborescentes et, le plus souvent, à celle de la même famille. Il est à noter que toutes ces familles comportent des arbres.

1. ***Landolphia dulcis* (R. Br. ex Sabine) Pichon var. *barteri* (Stapf) Pichon** (Apocynacées).

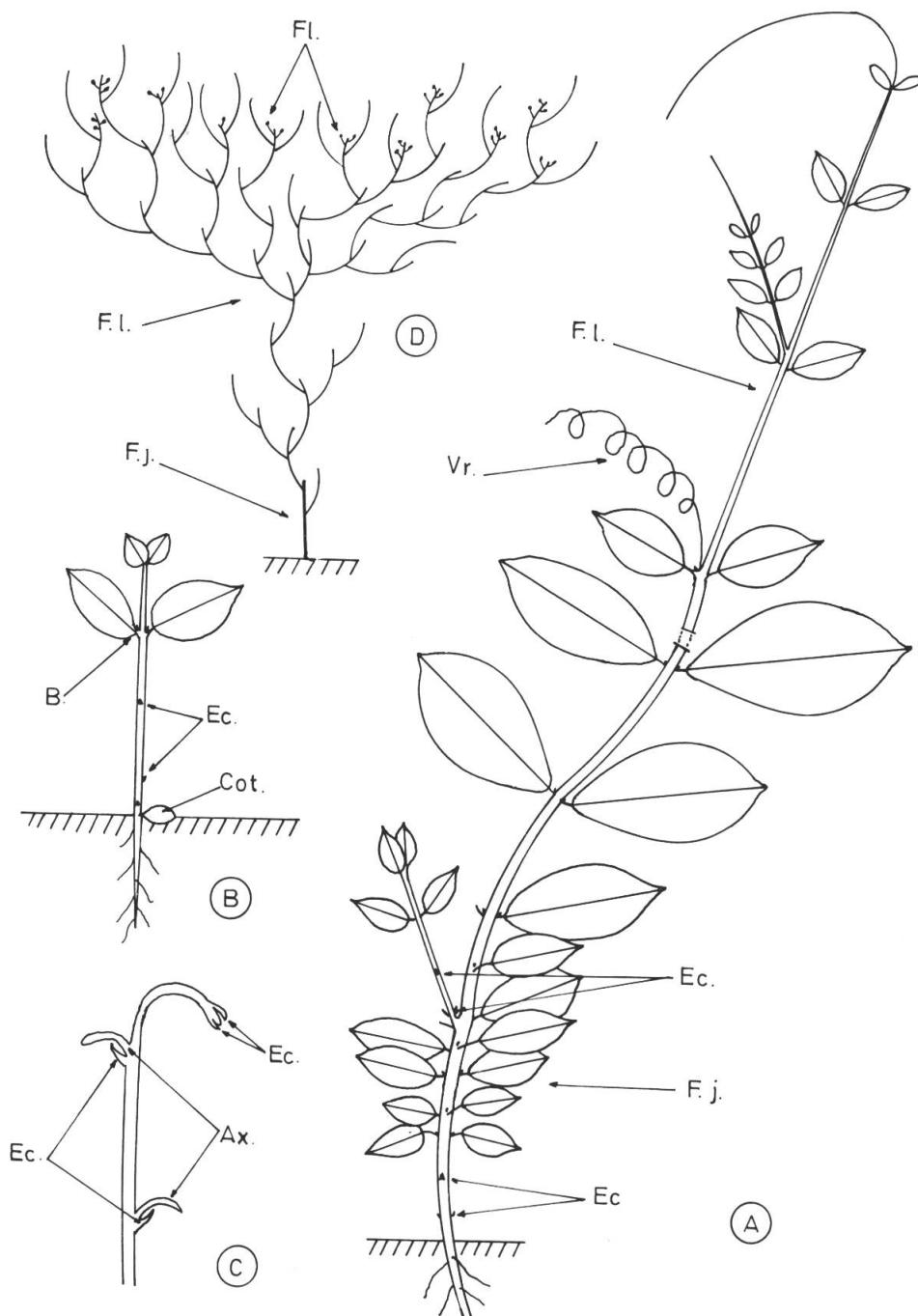


Fig. 1. — *Landolphia dulcis* (R. Br. ex Sabine) Pichon var. *barteri* (Stapf) Pichon
a, morphologie de la plante; **b**, forme de jeunesse (plantule de 20 mois); **c**, extrémité de la
vrière; **d**, schéma de l'architecture. *Ax.*: axillum; *B.*: bourgeon; *Cot.*: cotylédons dans le
tégument séminal; *Ec.*: écaille; *F.j.*: forme de jeunesse; *F.l.*: fleurs;
Vr.: vrière.

De Guinée au Nigéria, mais aussi Cameroun, Gabon et Congo.
Herbier: Boundiali, Aké Assi 3055; Néromer, Guillaumet 1298.

Forme de jeunesse (fig. 1b)

La germination est hypogée, les cotylédons restent enfermés dans le tégument séminal. Sur la tige les 1-3 premières paires foliaires restent à l'état d'ébauches, ensuite les feuilles se développent, leurs dimensions, ainsi que celles des entre-nœuds, augmentent progressivement. La croissance de l'axe primaire se fait par poussées successives. Ces poussées, qui durent environ deux mois et demi, se succèdent au rythme d'une tous les six mois. Chacune de ces poussées allonge l'axe de deux entre-nœuds, le deuxième étant toujours plus court que le précédent, environ le quart. Il y a ainsi pour la forme de jeunesse 6 à 9 poussées donnant de jeunes plantes de 60 à 70 cm de hauteur. L'axe se termine par une vrille, qui marque la fin du premier article de la plante.

Forme lianescente (fig. 1a)

Cette forme débute dès l'apparition de la première vrille; à partir de celle-ci, la plante ne sera plus un monopode mais un sympode formé d'articles courts, comportant 3 paires de feuilles et terminés par une vrille. Sous chaque vrille il y a un à deux relais, ce qui donne à l'ensemble une structure articulée tridimensionnelle. La vrille est un axe long de 20 à 30 cm; elle porte dans sa partie terminale de petites écailles (fig. 1c); celles-ci sont alternes, contrairement à toutes les autres feuilles de la plante. A l'aisselle de ces écailles croissent de courts rameaux de 5 à 10 mm, assurant une meilleure fixation. Les fleurs axillaires sur les vrilles forment l'inflorescence terminale.

Les Apocynacées arborescentes étudiées par Hallé & Oldeman (1970) montrent une grande diversité des architectures, avec neuf modèles différents. Les lianes étudiées se rattachent à l'un d'entre eux, le modèle de Leeuwenberg (fig. 1d). L'on rencontre cette même architecture chez un certain nombre d'espèces et de genres affines, avec seulement quelques changements, dans le nombre de paires foliaires par article, dans l'importance et le nombre de rameaux axillaires sur les vrilles (*Landolphia membranacea*, *Dictyophleba leonensis* et *D. stipulosa*). L'espèce étudiée est une liane vivace et pérenne, vivant essentiellement en forêt.

En résumé, nous trouvons, chez cette espèce:

- une forme de jeunesse, érigée, portant des feuilles assimilatrices, qui peut se ramifier. La croissance est monopodique. Elle peut atteindre une dimension de 60 à 70 cm;
- une forme lianescente dont la croissance est sympodique. Les articles sont courts et se terminent par une vrille portant des axes inflorescentiels. L'inflorescence est donc terminale.

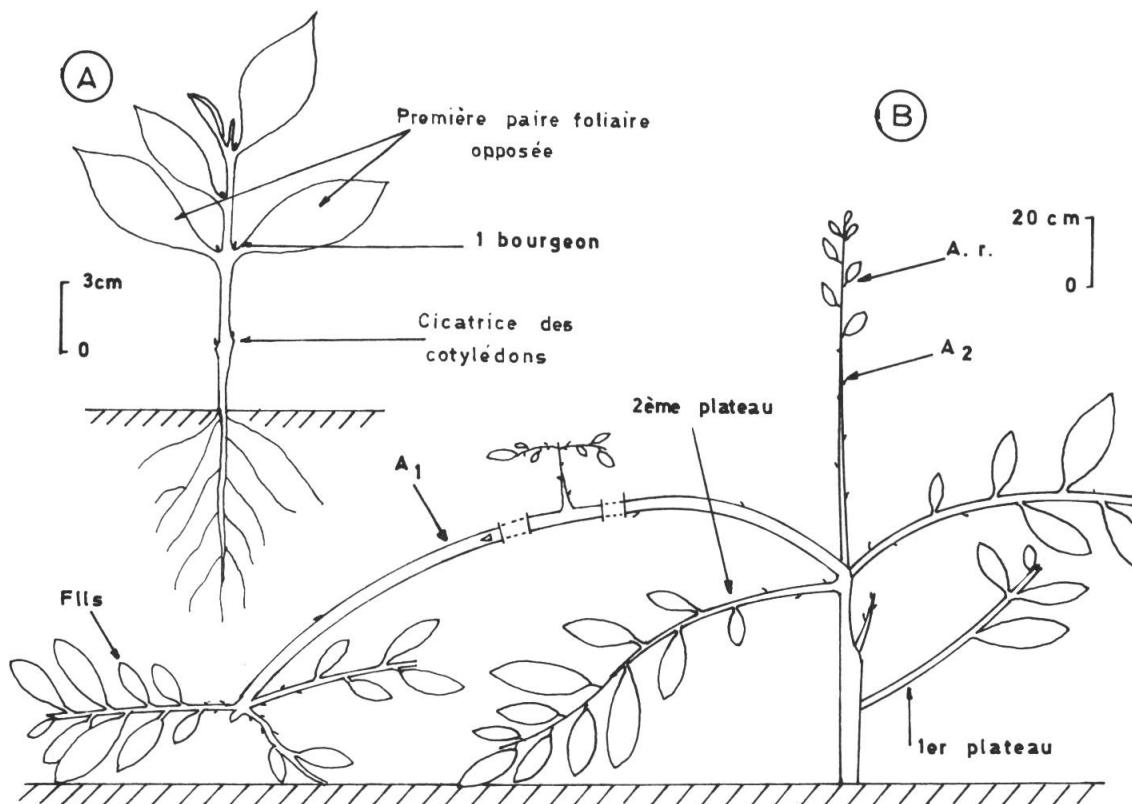


Fig. 2. — *Pycnanthus dinklagei* Warburg
 a, forme de jeunesse (plantule de un mois et demi); b; schéma d'une jeune plante n'ayant pu se fixer à un support. A.r.: axe orthotrope de remplacement issu d'un bourgeon de l'axe I resté latent; Filis: les feuilles ont subi une torsion au niveau des pétioles afin que les faces supérieures des limbes soient au-dessus.

Les axillums ne présentent pas à leur base de retour à la forme de jeunesse. Il n'y a que peu de différences entre les deux formes, le nombre d'entre-nœuds est seulement beaucoup plus important chez l'article de la forme de jeunesse; ceci est une caractéristique générale du modèle de Leeuwenberg.

2. *Pycnanthus dinklagei* Warburg (Myristicacées).

De la Sierra Leone au sud-ouest de la Côte-d'Ivoire.
 Herbier: E. Tabou, Guillaumet 1244; Agnéby, Aké Assi 4577.

Forme de jeunesse (fig. 2a)

La germination est épigée, les cotylédons tombent environ un mois après la germination. L'axe poursuit sa croissance pendant une trentaine de centimètres,

avant de s'arrêter pendant la formation des rameaux plagiotropes. Sur l'axe primaire orthotrope, après les cotylédons, on a deux feuilles opposées ou subopposées, les suivantes sont alternes. A l'aisselle des cotylédons et des feuilles suivantes, il y a un bourgeon qui assure le remplacement de l'axe primaire, au cas où celui-ci videndrait à être détruit.

La phyllotaxie est spiralée, d'indice 2/5; il y a 2 hélices foliaires. C'est à l'aisselle des 1 à 2 dernières feuilles formées lors de ce premier accroissement de l'axe primaire, que croissent les rameaux plagiotropes. Sur ceux-ci, comme pour l'axe orthotrope, les feuilles sont alternes et portent à leur aisselle un bourgeon.

Forme lianescente

L'axe orthotrope et ses relais: la croissance et la ramification des rameaux plagiotropes forment un véritable plateau, et c'est après la formation de ce premier plateau qu'apparaîtra la forme lianescente proprement dite. La croissance ultérieure donne un axe orthotrope, dont la grandeur est très variable, suivant la vigueur des pieds. Cette première poussée de la forme lianescente est d'environ 20 à 50 cm; les suivantes peuvent atteindre 3 m. Sur l'axe orthotrope les feuilles sont petites, 10 à 15 mm de long et rapidement caduques. Toutes les fonctions assimilatrices sont reportées sur les axes plagiotropes. A leur aisselle on ne trouve qu'un seul bourgeon. L'axe orthotrope est légèrement volubile, ce qui lui permet déjà de s'élever et de s'accrocher pour gagner la frondaison des arbres. S'il ne trouve pas de support, il tombe sur le côté, emporté par le poids du plateau (fig. 2b); ceci se passe à partir de la troisième ou de la quatrième poussée, au moment où l'axe n'est plus assez résistant pour maintenir la plante en position verticale. A la courbure de l'axe se développeront quelques bourgeons axillaires, qui s'accroîtront de 20 à 40 cm avant de former un plateau de 3 axes plagiotropes. En général seuls les bourgeons situés sur le bord convexe de la courbure se développent. Ces axes ou rejets grandissent d'une façon conforme au modèle spécifique de la plante. Oldeman (1972) a proposé le terme de "réitération du modèle" pour ce phénomène, qui est, par définition "l'apparition d'axes latéraux traduisant des séquences de différenciations mises en place lors de la réalisation du modèle; qu'elles soient latérales, qu'elles résultent de la dé-différenciation d'un méristème terminal, ou qu'elles proviennent d'une néo-formation de méristèmes, ces séquences traversent une phase de latence avant de mener à la réalisation d'une architecture partiellement ou totalement conforme au modèle initial". Malgré les temps d'arrêt correspondant à la formation des plateaux, l'axe orthotrope conserve toujours le même sens de rotation phyllotaxique. Par contre, si cet axe est rompu, son remplaçant présente une rotation de sens inverse (antidromie).

Les axes plagiotropes: si les rameaux plagiotropes étaient au nombre de 1 à 2 au niveau du premier plateau, ils sont de plus en plus nombreux au fur et à mesure de la croissance. Ces axes ont leurs préfeuilles petites et rapidement caduques, les feuilles suivantes s'agrandissent jusqu'à un maximum de 30 cm. Elles ont à leur aisselle un seul bourgeon. Les axes plagiotropes aident au maintien de la liane dans les arbres. Chez les plantes n'ayant pu trouver de support, et retombées vers le sol, il s'opère une torsion des feuilles, au niveau des pétioles, de sorte que les limbes ont toujours leur face supérieure exposée à la lumière. Les axillums des axes plagiotropes ont leurs préfeuilles, ainsi que les f3 et f4, égales à des écailles,

ensuite ce sont des feuilles assimilatrices, qui, de petite taille au début, augmentent progressivement.

Les axes florifères: ce sont des panicules lâches se trouvant sur les axes plagiotropes, ils sont issus de bourgeon se trouvant à l'aisselle des feuilles. La première floraison a lieu quand la plante a 4 ans, mais c'est sur le vieux bois qu'elle se produit, dès le troisième plateau.

Les *Pycnanthus* ont été étudiés par Hallé & Oldeman (1970). Ces deux espèces font partie du modèle de Massart: "Le tronc est un monopode orthotrope dont la croissance rythmique confère aux branches une disposition verticillée ou subverticillée. Les branches latérales sont plagiotropes, généralement florifères, à phyllotaxie distique ou tendant vers la position distique; ces branches ont des structures diverses, sympodiales ou monopodiales".

En résumé, la forme de jeunesse n'est pas individualisée par rapport à la forme lianescente. Chez cette dernière, le tronc orthotrope est un monopode à très petites feuilles. La croissance est rythmique. Les branches sont ramifiées, elles ont de grandes feuilles assurant la photosynthèse. Les inflorescences sont sur les parties âgées des axes plagiotropes.

3. *Cuernea macrophylla* (Vahl) R. Wilczek ex N. Hallé (Hippocrateacées).

De Guinée au Ghana et du Nigéria à l'Angola.

Herbier: E. Tabou, *Guillaumet* 700; Soubré, *Guillaumet* 1025.

Forme de jeunesse (fig. 3a)

Les graines ovoïdes, de 3 à 5 cm de long, ont une germination hypogée. La forme de jeunesse se compose d'un axe orthotrope et de deux rameaux latéraux plagiotropes en position distale. L'ensemble constitue la première étape de la croissance de la plante.

Axe orthotrope: après quelques paires d'écailles, l'axe porte environ 8 paires de feuilles opposées, dont la taille passe progressivement de 7.5 à 20.5 cm. Les entre-nœuds aussi s'accroissent. Les paires foliaires sont en position presque décussée. Les feuilles sont persistantes pendant 3 ans. A leur aisselle deux bourgeons qui restent à l'état latent, sauf à la dernière paire foliaire; leur développement est acropète. La hauteur totale de ce premier accroissement est de 30 à 40 cm. Le bourgeon terminal se nécrose et meurt (fig. 3b); ce phénomène est comparable à l'abscission foliaire et a été étudié chez les arbres de hautes latitudes par Tison (1905), Garrison & Wetmore (1961) et Millington (1963). L'on ne peut la comparer à une parenchymatisation du bourgeon terminal, comme cela se retrouve chez un certain nombre de familles, telles que Lécythidacées, Euphorbiacées, Sterculiacées, Rubiacées (Hallé 1967) et Apocynacées (Prévost 1967).

Axes plagiotropes: de l'aisselle de la dernière paire foliaire, les bourgeons situés les plus près des feuilles croissent et donnent 2 rameaux plagiotropes. Ils portent des feuilles opposées; la position ontogénique des paires est décussée, mais la tige subit une torsion amenant les feuilles à l'horizontale. Un seul bourgeon à l'aisselle

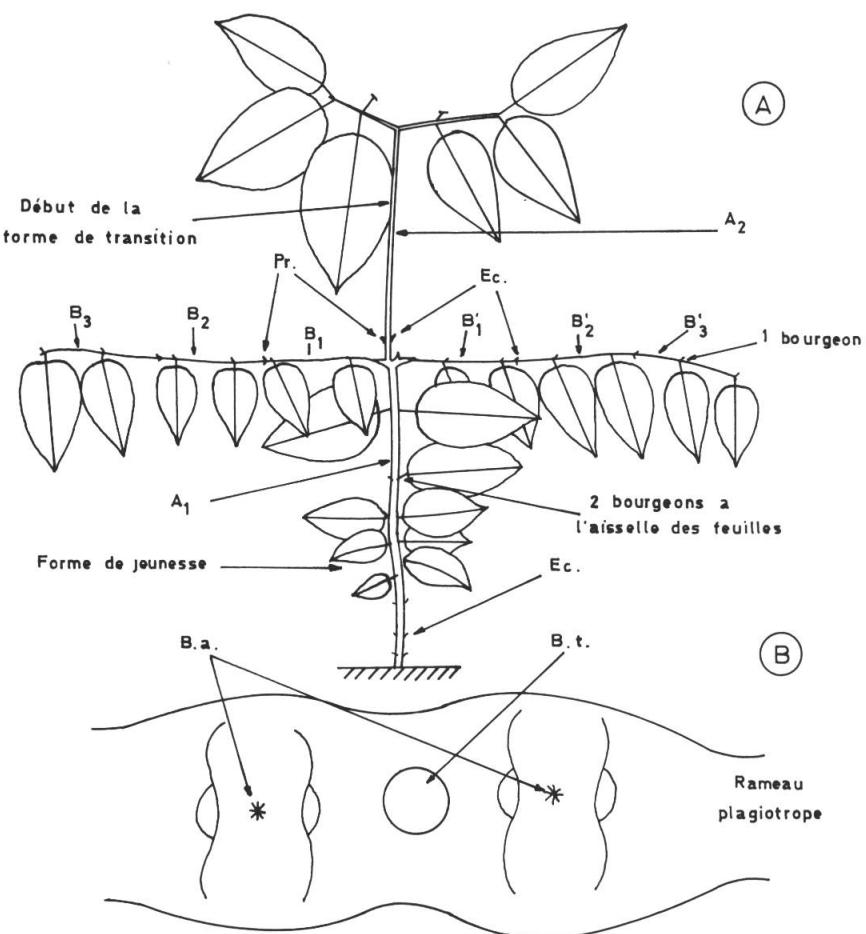


Fig. 3. — *Cuervea macrophylla* (Vahl) R. Wilczek ex N. Hallé
 a, plante d'un an; b, vue du sommet de l'axe orthotrope. B.a.: bourgeons axillaires de remplacement; B.t.: bourgeon terminal qui se nécrose; Ec.: écailles; Pr.: préfeuilles.

des feuilles, il reste le plus souvent à l'état latent. La croissance de tels axes est sympodique, c'est-à-dire que le bourgeon terminal se nécrose après la formation de 2 à 5 paires foliaires. Le phénomène est identique à celui qui régit la mort du bourgeon terminal de l'axe orthotrope. De l'aisselle de l'une des dernières feuilles, croît l'axe suivant. Les préfeuilles sont des écailles vite caduques. La plante conserve cette forme de jeunesse pendant environ 8 mois.

Forme de transition (fig. 3a)

La forme de transition ne comporte que 2 à 3 axes, portant 2 à 3 paires foliaires, qui sont de simples écailles rapidement caduques. La formation de l'axe suivant, ne s'effectue qu'au moment où le précédent est lignifié; son épiderme tout d'abord lisse est devenu gris foncé, densément lenticellé. Ensuite 1 à 2 paires de rameaux plagiotropes croissent d'une manière sympodique comme ceux de la forme de jeunesse. La deuxième forme de la plante dure environ 2 ans.

Forme lianescente

Cette dernière forme se distingue de la précédente par le grand nombre d'entre-nœuds à chaque axe, ce qui permet à la plante de s'accrocher à un support, afin de gagner la cime des arbres. Sur l'axe orthotrope les feuilles sont des écailles rapidement caduques. L'aoûtage se fait progressivement, à mesure que le développement de cet axe se termine.

A part les préfeuilles, de chaque nœud croissent des rameaux plagiotropes qui ont deux rôles.

- Le premier est d'assurer la fixation de la liane, par l'enroulement du premier entre-nœud, long de 6-15 cm, autour du support. Les entre-nœuds suivants, plus courts, n'ont pas cette faculté. De plus, un axe qui sert à l'accrochage, ne verra pas la croissance de ces feuilles, il n'y aura pas non plus d'accroissement de l'axe sympodique.
- La deuxième fonction des axes plagiotropes est de porter les rameaux inflorescentiels. Les inflorescences sont des grappes de cymes, ou des cymes bipares simples (Hallé 1962).

Si l'axe ne trouve pas de support, il retombe et à l'endroit de la courbure, au-dessus du rameau plagiotrope, le bourgeon resté latent se développe et donne un nouvel axe orthotrope. L'étude n'a pu être menée jusqu'à la première floraison.

Hallé & Oldeman (1970) placent cette plante dans le modèle de Roux. Cependant dans la définition de ce modèle, le tronc est un monopode. Ici nous avons un sympode en raison des nécroses de l'apex, ceci constitue une variation par rapport à la définition.

Chez cette espèce nous constatons donc que la forme de jeunesse est érigée et ramifiée. L'axe orthotrope porte des feuilles assimilatrices. Les axes plagiotropes sont des sympodes. La croissance est monopodique. La forme de transition est

érigée, mais la croissance est sympodique, en courts axes de deux entre-nœuds. L'axe orthotrope n'a plus de feuilles assimilatrices, mais de simples écailles. La forme lianesciente est souple, à croissance sympodique; chaque axe comporte de nombreux entre-nœuds. Les axes orthotropes n'ont pas de feuilles assimilatrices.

A la base des axes de remplacement ou de réitération, il n'y a pas de passage par la forme de jeunesse.

4. *Artobotrys insignis* Engler & Diels (Annonacées).

De la Sierra Leone au Zaïre

Herbier: Forêt de la Mamba, *Miege 534*; Forêt du Yapo, *Cremers 777*.

Forme de jeunesse (fig. 4).

Il convient de distinguer deux stades successifs dans le développement de la plantule.

Plantule non ramifiée: la germination est hypogée, les cotylédons restent enfermés à l'intérieur du tégument séminal, comme il est habituel chez les Annonacées. La deuxième paire foliaire est formée à l'intérieur du tégument, alors que l'épicotyle s'est déjà bien développé et c'est lui qui entraîne les feuilles hors du tégument; ces feuilles sont opposées et de forme différente des suivantes. Ensuite l'axe porte 7-13 feuilles, de plus en plus grandes. A leur aisselle se trouvent deux bourgeons, le plus important étant le plus élevé. Après les cotylédons, et les deux feuilles suivantes qui sont dans des plans perpendiculaires, la phyllotaxie est distique. L'axe subit une torsion ultérieure, généralement vers la droite, qui ferait croire à une phyllotaxie spiralée d'indice 2/5 ou tristique. Treub (1883) indique pour les *A. odoratissimus*, *A. suaveolens* et *A. blumei* une phyllotaxie tristique.

Plantule ramifiée: c'est entre la douzième et la quinzième feuille qu'apparaît le premier rameau latéral plagiotope, il s'en formera environ une dizaine. Les feuilles qui les axillent, diminuent de taille à mesure que l'on s'éloigne de la base de la plante. La ramification sans crochet de la forme de jeunesse avait été remarquée par Treub (1883) et, pour lui, elle constitue un cas analogue à ceux observés par Darwin (1875) chez plusieurs plantes à vrilles, celles-ci ne se développent pas aux rameaux des jeunes plantes.

Chez les Annonacées, les préfeuilles sont uniques et adossées à l'axe (Emberger 1960): elles ont donc la disposition que l'on trouve chez les Monocotylédones. A l'aisselle des feuilles, les bourgeons, au nombre de 6, forment une série verticale ascendante. Ils n'ont pas tous la même destinée. Le plus éloigné de la feuille a un développement immédiat et donne un rameau plagiotope. Les 5 autres restent à l'état latent. Si la position ontogénique des 6 bourgeons est bien verticale, leur position apparente ne l'est pas; le rameau plagiotope est déporté sur le côté de la feuille, presque toujours sur son côté droit, en raison de la torsion de la tige. Les 5 autres bourgeons vont être entraînés par la croissance de l'axe orthotrope, et leur alignement subira aussi une torsion vers la droite. La phyllotaxie reste la même, c'est-à-dire distique. Les feuilles distiques de ces axillums augmentent de taille, de 20 cm pour la préfeuille à 30 cm.

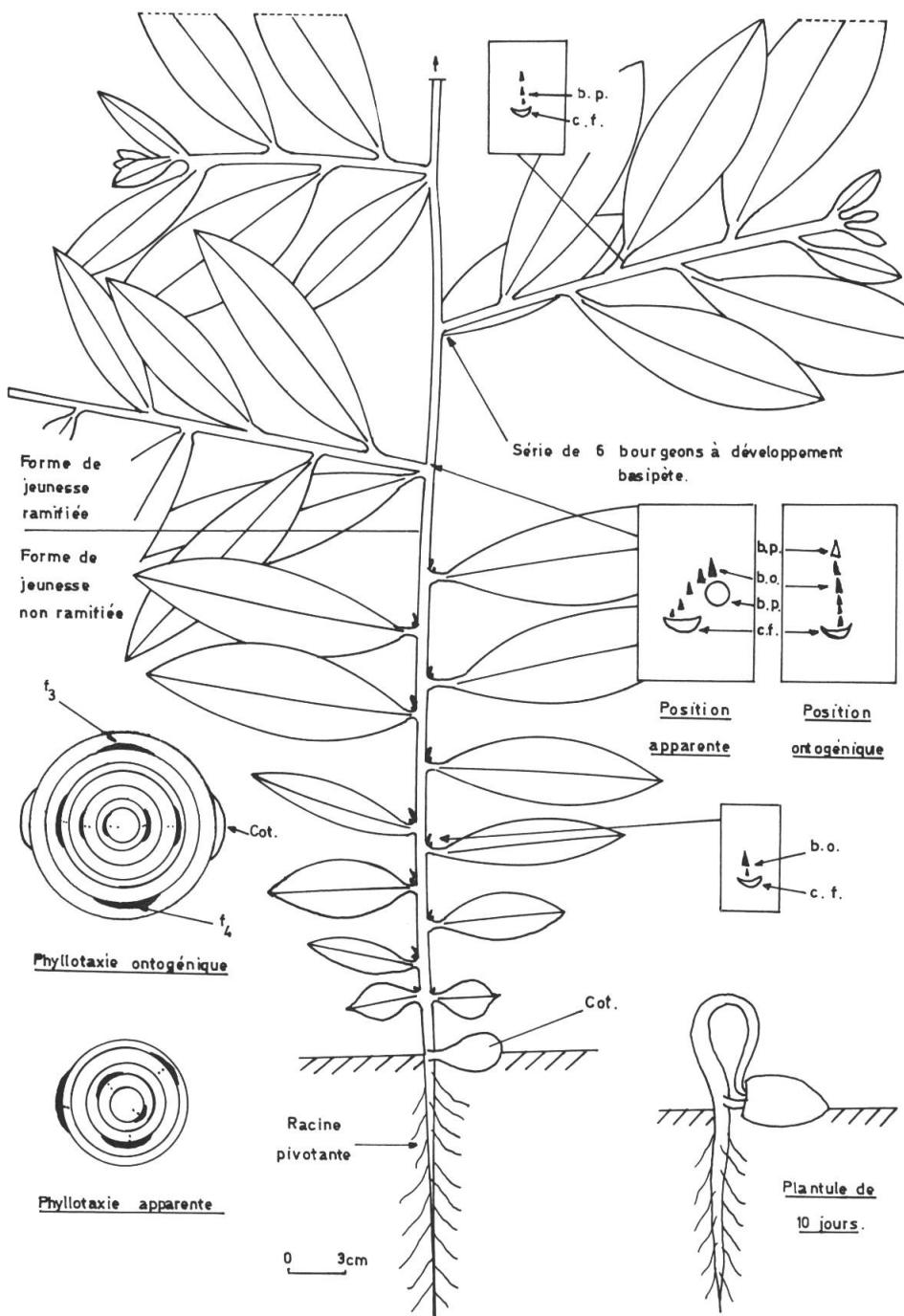


Fig. 4. — *Artobotrys insignis* Engler & Diels
Forme de jeunesse. b.o.: bourgeon orthotrope; b.p.: bourgeon plagiotrope; c.f.: cicatrice foliaire; Cot.: cotylédons restant enfermés dans le tégument séminal. La phyllotaxie étant effectivement distique, ce n'est pas pour la commodité du dessin que les feuilles sont figurées dans le même plan.

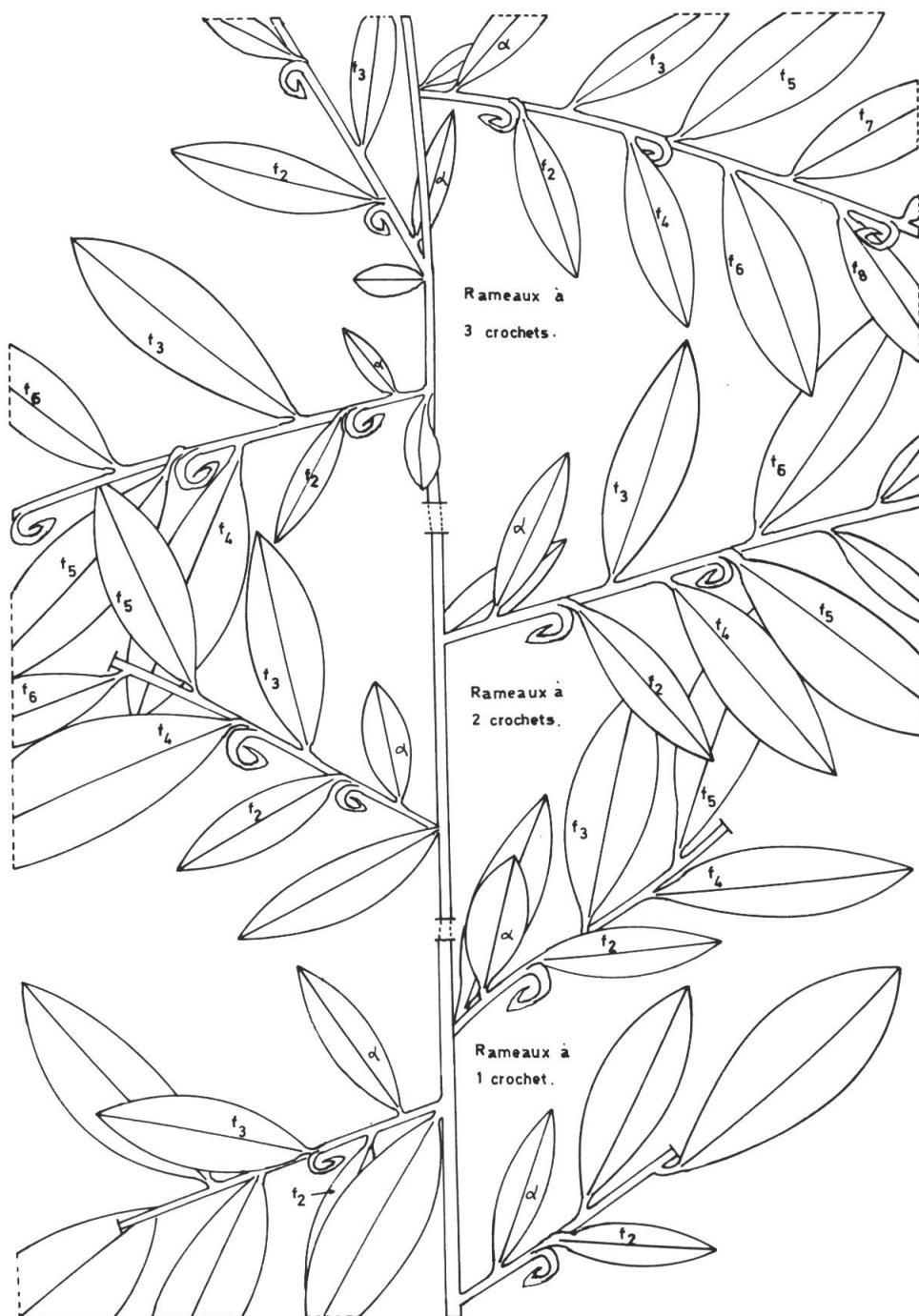


Fig. 5. — *Artobotrys insignis* Engler & Diels
Axes à crochets de la forme lianescente. Le premier crochet avant d'être définitivement en face de f₂ se trouve parfois en f₃. Le deuxième crochet est en face de f₄ et le troisième en f₇.

Si l'on compare l'*Artobotrys insignis* avec les Annonacées arborescentes, comme les *Cananga odorata* et *Xylopia aethiopica*, qui au point de vue architectural sont conformes au modèle de Roux (Hallé & Oldeman 1970), l'on constate le même dimorphisme raméal. Mais la phyllotaxie de l'axe orthotrope est distique chez le premier et spiralée chez les seconds. Chez les *Artobotrys*, comme chez les Annonacées arborescentes du modèle de Roux, les rameaux plagiotropes de la forme de jeunesse sont stériles.

Forme lianescente (fig. 5)

Cette forme est marquée par l'apparition de crochets axillaires sur les axes latéraux.

Axe primaire: les feuilles de l'axe primaire diminuent encore de taille et leur abscission devient précoce; certaines au bout d'un mois tombent déjà. Cette diminution de taille des feuilles de l'axe orthotrope et leur abscission précoce, nous montrent que la fonction photosynthétique est transférée aux rameaux plagiotropes, les seuls à être fortement éclairés. Le nombre de bourgeons en plus de celui donnant le rameau axillaire, formé précocement, est de 5, en une série ascendante. Si on force expérimentalement ces bourgeons à se développer, ils donnent des rameaux présentant à leur base une forme juvénile, mais celle-ci est de moins en moins importante à mesure que l'on s'éloigne de la base de la plante (fig. 6a, b, c).

Axes latéraux porteurs de crochets: ces axes sont formés précocement dans le bourgeon et ont une croissance plus rapide que celle de l'axe primaire. Ils ont comme l'axe primaire, une phyllotaxie distique. Comme l'avait observé Treub, tant que le crochet grandit et se durcit, le bourgeon terminal du rameau plagiotrope s'arrête de croître, comme s'il était inhibé. Si l'on sectionne le crochet à l'état jeune, le bourgeon terminal reprend immédiatement sa croissance. Nous retrouverons chez les *Strychnos* (Loganiacées) la même inhibition du bourgeon terminal des rameaux plagiotropes, lors de la croissance du crochet. Les feuilles de ces rameaux à crochets sont de petite taille pour la préfeuille, et s'agrandissent peu à peu jusqu'au troisième crochet, à partir duquel la taille reste stationnaire. Leur forme reste identique à celle de l'axe orthotrope. Le nombre de bourgeons est de 3 à l'aisselle des différentes feuilles de l'axe plagiotrope.

Les crochets: sur ces rameaux, droits quand ils sont jeunes et recourbés ensuite, l'on ne trouve que la préfeuille f₂ et parfois f₃, toutes restant à l'état d'écaillles (fig. 6d). Ces crochets assurent deux fonctions:

- La fixation de la liane au support, lui permettant ainsi d'atteindre la frondaison des arbres.
- La multiplication sexuelle de la plante; en effet, c'est à l'aisselle des 2 premières écaillles qu'apparaissent les rameaux inflorescentiels.

Les inflorescences ne comportent que 2 à 3 fleurs. La position de ces crochets est discutée depuis fort longtemps.¹ Blume (1828) considérait le crochet comme le

¹ Alors que cette note est sur le point d'être publiée, nous venons de recevoir en communication un article de N. Hallé, intitulé "Crochets de lianes du Gabon", qui paraîtra dans la revue *Adansonia* fin 1973. Cet auteur présente une nouvelle hypothèse quant à la morphologie des axes à crochets.

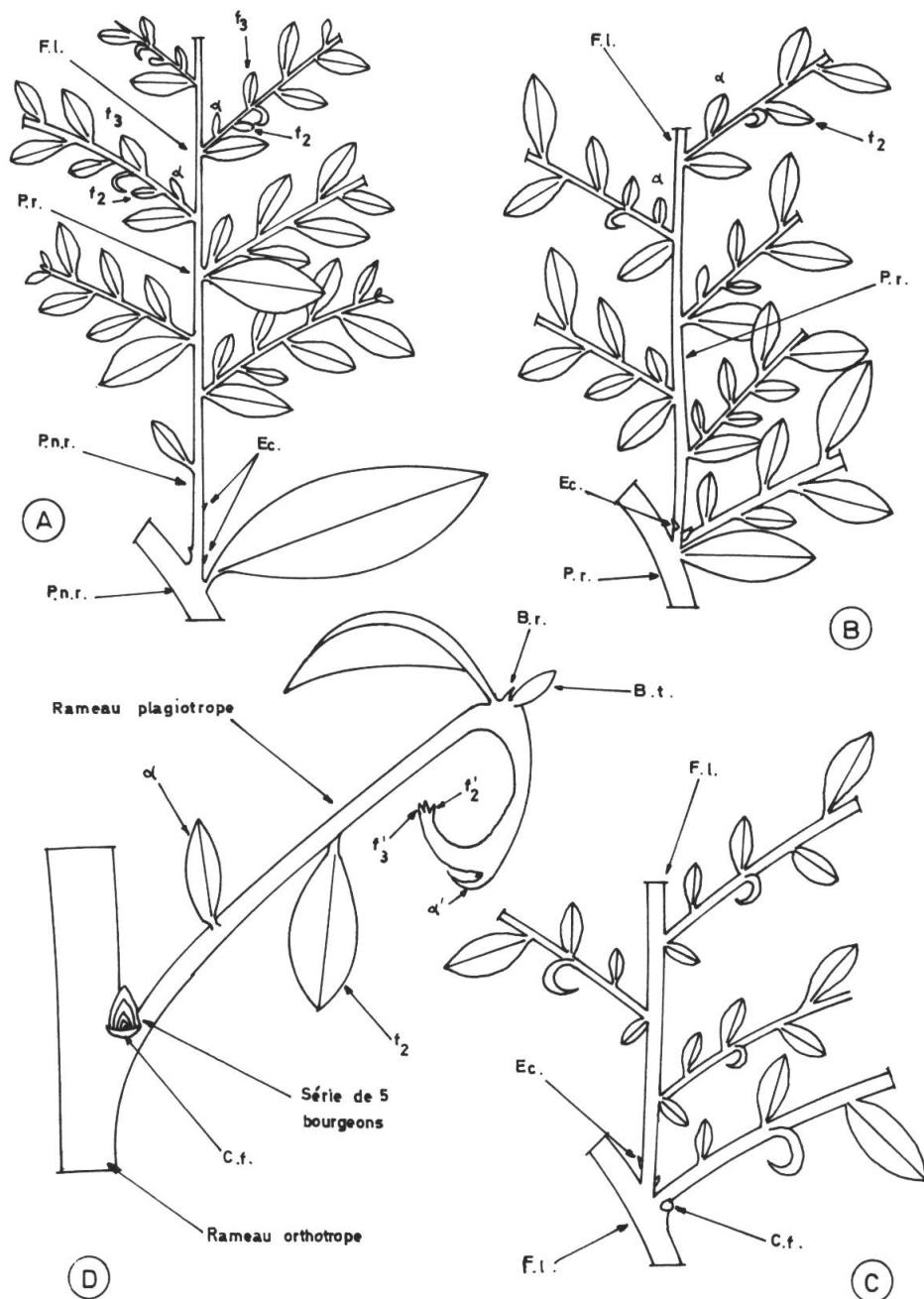


Fig. 6. — *Artobotrys insignis* Engler & Diels
Expérimentalement il a été possible de faire croître des axillums orthotropes. a, sur une plantule non ramifiée; b, sur une plantule ramifiée; c, sur une forme lianescente; d, détail d'un rameau plagiotope à un crochet. c.f.: cicatrice foliaire; Ec.: écailles; F.I.: forme lianescente; P.n.r.: plantule non ramifiée; P.r.: plantule ramifiée.

sommet différencié du rameau et de ce fait conclut que les rameaux plagiotropes sont des sympodes. Pour Treub (1883), sur l'*A. suaveolens*, les crochets sont des rameaux axillaires à la feuille inférieure; c'est par l'effet d'une concrescence avec le second entre-nœud que le crochet finit par être opposé à la seconde feuille. Il y a arrêt de la croissance du bourgeon terminal tant que le crochet grandit, se recourbe et durcit. Pour Keng (1970), la structure de l'*Artabotrys* est similaire de celle de l'*Ancistrocladus*. Nous sommes donc en présence de deux hypothèses, l'une qui veut que les crochets soient terminaux et que les rameaux plagiotropes soient des sympodes; l'autre qui veut que les crochets soient axillaires et que les rameaux plagiotropes soient des monopodes. C'est l'explication donnée par Treub qui nous semble exacte. Nous considérons que les crochets sont axillaires et restent accrescents à un entre-nœud, donnant ainsi l'impression d'être opposé à la feuille suivante. Cette hypothèse semble se vérifier par deux faits.

La position du crochet. Si l'on prend par exemple, celui se trouvant à la hauteur de la f2, le crochet se trouve en-dessous du niveau de la feuille et au maximum à sa hauteur.

La position des feuilles. Si l'on adopte l'hypothèse suivant laquelle le crochet est terminal, le rameau est formé d'articles. Le premier aurait alors, d'abord la préfeuille α puis f2 comme feuille assimilatrice, ensuite sur le crochet f3, f4 et f5 qui sont des écailles. Mais de ce fait f2 et f3 se trouvent du même côté de l'axe; ce qui n'est pas possible, le rameau ayant une phyllotaxie distique. Ceci en admettant que f2 soit bien sur le premier article, ce qui de par sa position n'est pas toujours le cas. En établissant le diagramme des première feuilless du rameau, l'on aperçoit que la première feuille du crochet est en position de préfeuille pour les axillums des Annonacées, compte tenu que chez cette famille, il n'y a qu'une seule préfeuille adossée (Emberger 1960).

Cette liane est caractérisée par:

- une forme de jeunesse. La jeune plante est dressée. Elle porte des feuilles assimilatrices quand elle n'est pas ramifiée; mais elles diminuent de taille à mesure que l'on s'éloigne de la base et qu'à lieu la ramification. Les entre-nœuds sont courts. La croissance est monopodique, et la jeune plante atteint environ une dimension d'un mètre;
- une forme lianescente. La croissance reste monopodique. Sur l'axe orthotrope les feuilles sont très petites et rapidement caduques, la fonction assimilatrice est principalement assurée par les feuilles des axes plagiotropes; ces derniers portent aussi les fleurs, axillaires des écailles des crochets. Il y a un retour à la forme de jeunesse chez les axillums orthotropes, mais son importance diminue à mesure que l'on s'éloigne de la base de la plante.

5. *Ventilago africana* Exell (Rhamnacées).

De la Guinée à l'Angola au sud et à l'Ouganda à l'est.

Herbier: Adiopodoumé, Cremers 725, plantules Toilliez 309; Bingerville, Miège 2081.

Forme de jeunesse (fig. 7a)

Le fruit, globuleux, se termine par une aile d'environ 5 cm de long. La germination est épigée; l'hypocotyle est de couleur rouge brunâtre. Après les cotylédons, l'axe primaire ne portera que 7 à 10 feuilles assimilatrices, à limbe elliptique, denté, axillant un unique bourgeon latent. Les deux premières sont opposées dans un plan perpendiculaire au plan cotylédonaire, les suivantes sont alternes. La phyllotaxie est spiralée, d'indice 2/5; il y a deux hélices foliaires. La plante garde cette forme pendant 5 à 6 mois, atteignant alors une hauteur d'environ 5 cm.

Forme de transition (fig. 7a)

C'est environ à la huitième feuille, que l'apparition de rameaux axillaires plagiotropes marque la fin de la forme de jeunesse.

Axe primaire: à partir de ce niveau, les feuilles de l'axe primaire restent à l'état d'écaillles. A l'aisselle de celles-ci se trouvent 2 bourgeons, l'inférieur donnant des rameaux plagiotropes, le supérieur un axe orthotrope de remplacement. Le bourgeon terminal reste à l'état latent pendant le début du développement de l'axe plagiotrope, c'est-à-dire jusqu'à ce que ce dernier ait développé ses 5 à 6 premières feuilles assimilatrices.

Axillums: les feuilles sont alternes, distiques, identiques à celles de l'axe orthotrope, mais l'axe qui les porte est en ligne brisée. A leur aisselle se trouve un bourgeon. Les entre-nœuds sont courts, de 15 à 20 mm de longueur seulement. Cette forme de transition développe 5 ou 6 axes plagiotropes successifs, toujours stériles.

Forme lianescente

Axe primaire: l'axe s'accroît de façon plus rapide que durant la forme de transition; il n'arrive plus à garder le port érigé, il lui faut un support. L'apex ne s'arrête plus de croître à chaque formation de rameaux plagiotropes, il y a une croissance continue. Les feuilles restent à l'état d'écaillles, avec deux bourgeons à leur aisselle. La phyllotaxie reste spiralée, d'indice 2/5.

Axe plagiotrope (fig. 7b): ces axes en ligne brisée, portent des feuilles dont les dimensions augmentent progressivement. Ces axes ont 3 rôles:

- ils effectuent l'assimilation chlorophyllienne, abandonnée par l'axe orthotrope;
- ils assurent la fixation de la liane au support, par l'enroulement du premier entre-nœud au support. Cet entre-nœud, chez la forme lianescente, est beaucoup plus grand que les suivants et atteint 5-6 cm;
- ils sont porteurs des axes assurant la multiplication sexuelle de la plante (fig. 7c). Ces axes inflorescentiels se trouvent à l'aisselle des feuilles assimilatrices; ils comportent jusqu'à une dizaine de nœuds, les feuilles sont le plus souvent des écailles, axillant chacune un glomérule de petites fleurs. Ces axes inflorescentiels peuvent se ramifier.

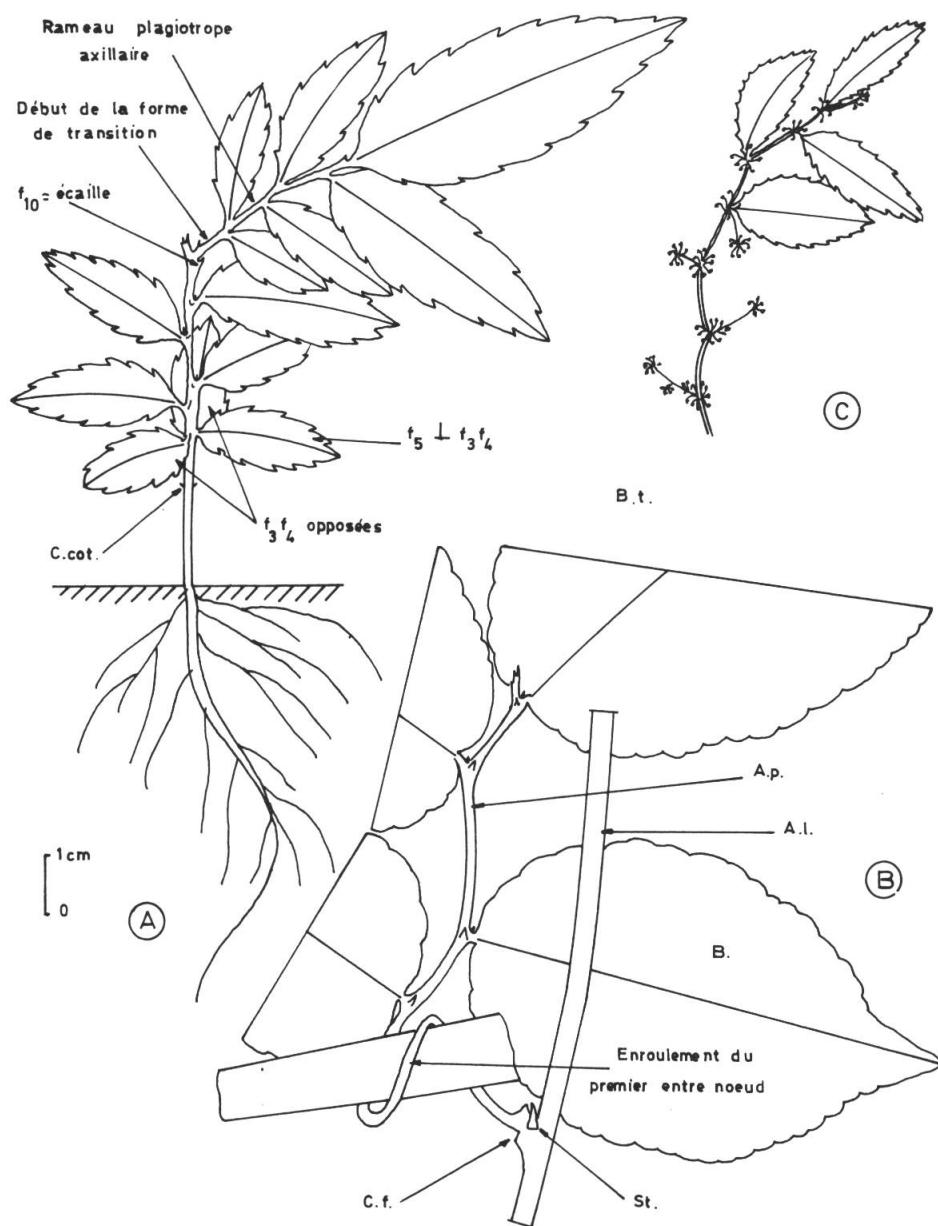


Fig. 7. — *Ventilago africana* Exell
a, forme de jeunesse (plantule de 6 mois); b, forme lianesciente; c, rameaux plagiotropes portant les glomérules floraux. A.l.: axe lianescient; A.p.: axe plagiotope; B.: un bourgeon; B.t.: bourgeon terminal; c.f.: cicatrice foliaire; C.cot.: cicatrice des cotylédons.

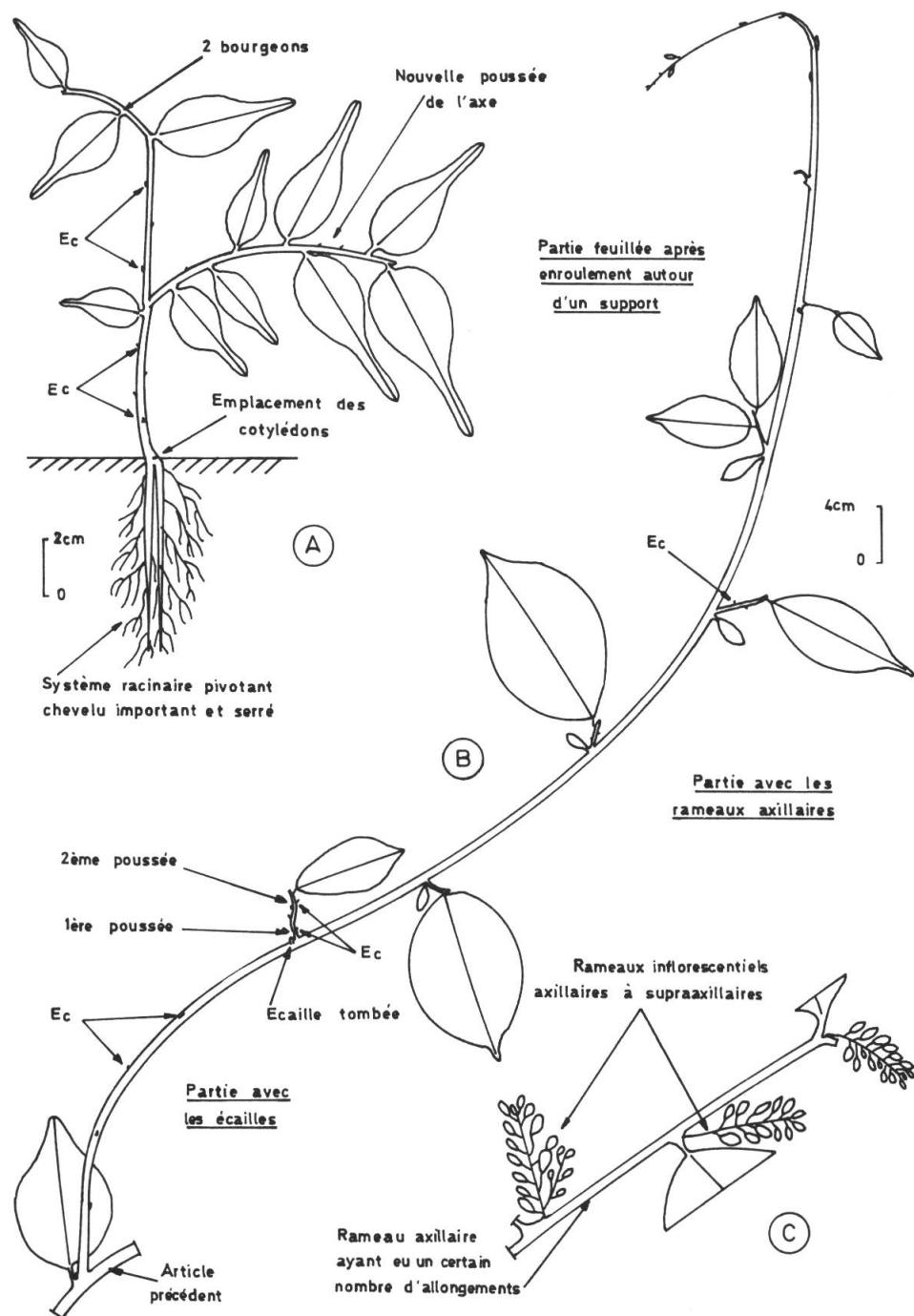


Fig. 8. — *Atroxima liberica* Staph
a, forme de jeunesse; b, article de la forme lianescente; c, rameaux inflorescentiels. Ec.: écailles; Cot.: emplacement des cotylédons.

Axes de remplacement ou de réitération: si l'axe primaire n'a pas trouvé de support ou est brisé, il est remplacé par un ou plusieurs secondaires. Sur ceux-ci il y a d'abord de 3 à 5 écailles, puis de petites feuilles assimilatrices, les premières correspondant à la forme de jeunesse, les dernières axillent un rameau plagiotrope et correspondent donc à la forme de transition. Ensuite les feuilles sont des écailles, l'axe devient lianescents, c'est la forme adulte.

Cette architecture est identique à celle de nombreuses herbacées du genre *Phyllanthus* (Euphorbiacées), surtout le *P. niruroides* (Bancilhon, Nozeran & Roux 1963) et *P. amarus* (Bancilhon 1966). Elle est conforme au modèle de Cook (Hallé & Oldeman 1970).

Dans cette espèce, la forme de jeunesse est érigée, à croissance monopodique et rythmique. L'axe orthotrope non ramifié porte des feuilles assimilatrices. La forme de transition est caractérisée par un port érigé, mais ramifié. La fonction assimilatrice est reportée sur les rameaux axillaires plagiotropes. Dans la forme lianescents, il y a perte du port érigé et la croissance est continue. Les rameaux axillaires servent à la fixation de la liane par enroulement du premier entre-nœud et portent des axes inflorescentiels. Il y a un retour à la forme de jeunesse à la base des axes de remplacement, ce sont des réitérations.

6. *Atroxima liberica* Stapf (Polygalacées).

Du Libéria au Gabon.

Herbier: Banco, Aké Assi 2516, 2591; Anguédédou, (plantules) Cremers 404.

Forme de jeunesse (fig. 8a)

La germination est hypogée; les cotylédons restent à l'intérieur du tégument séminal et se détachent de la plantule 2 à 3 mois après la germination. L'axe primaire comporte d'abord une partie verticale, sur laquelle se trouvent environ 6 feuilles en écailles; puis une partie plagiotrope portant des feuilles assimilatrices. Au niveau de la partie plagiotrope, il peut y avoir des ramifications; sur chacune d'elles, les préfeuilles sont des écailles. L'axe primaire s'allonge peu, et d'une façon rythmique, tant pour la partie verticale que pour la partie plagiotrope. A l'aisselle des feuilles, on trouve une série ascendante de 3 bourgeons. La phyllotaxie, spiralée sur la partie orthotrope, devient distique sur la partie plagiotrope. La forme de jeunesse comporte ainsi 2 ou 3 articles du même genre. Chaque nouvel article prend naissance au niveau de la courbure du précédent, c'est-à-dire entre la dernière écaille et la troisième feuille assimilatrice.

Forme lianescente (fig. 8b)

C'est à partir du troisième article que peut se produire le départ de la forme lianescente. L'axe érigé porte d'abord 3 écailles puis 2 à 4 petites feuilles assimilatrices; à leur aisselle croissent rapidement de courts rameaux. Pendant la croissance

de ces derniers, l'axe continue à pousser, portant des feuilles qui ne se développeront qu'après l'enroulement de cette tige volubile autour du support.

Les axillums courts sont issus du bourgeon supérieur de la partie verticale. Les préfeuilles sont des écailles, puis il y a 2 feuilles assimilatrices. La croissance s'arrête à ce stade et pourra reprendre alors que l'axe orthotrope aura terminé de croître et sera lignifié. L'autre bourgeon de la série reste latent, cependant au niveau de la courbure, 1 ou 2 se développent afin de donner l'article suivant. La phyllotaxie est aussi identique. La floraison a lieu à l'aisselle des feuilles des rameaux plagiotropes courts, qui ont eu une croissance par poussées successives (fig. 8c).

Durant la forme de jeunesse, cette espèce comporte une partie basale verticale, puis une partie distale horizontale. La croissance est sympodique. La forme de jeunesse est parfaitement conforme au modèle de Mangenot (Hallé & Oldeman 1970). La forme lianesciente n'a pas de différence majeure avec la forme de jeunesse. La croissance est aussi sympodique. Par contre la forme lianesciente ne se conforme pas au modèle de Mangenot; elle appartient à un modèle différent, encore non précisé.

7. *Strychnos congolana* Gilg (Loganiacées).

De la Sierra Leone à la Côte-d'Ivoire, Nigéria, Cameroun, République Centrafricaine, Zaïre, mais aussi l'Est africain.

Herbier: Adiopodoumé, Leeuwenberg 3701, 4467, plantules, Cremers 824.

Forme de jeunesse (fig. 9a)

La germination est épigée.

Axe principal: les feuilles sont opposées; les 1 ou 2 premières paires sont des écailles, ensuite des feuilles rondes longuement acuminées. Au niveau du nœud, on trouve 2 bourgeons à l'aisselle des feuilles et 4 stipules linéaires entre celles-ci, plus ou moins persistantes chez cette espèce (fig. 9b). Quand la plante a environ 2 mois, l'axe se courbe et devient horizontal, seuls les 2 ou 3 premiers nœuds forment la partie verticale de l'axe. Cet ensemble constitue un article; la forme de jeunesse comporte 2 ou 3 articles.

Axes secondaires: quelques axes secondaires peuvent se former à l'aisselle des feuilles, mais sans périodicité précise. Ici aussi à chaque nœud l'on trouve 2 bourgeons à l'aisselle des feuilles et 4 stipules linéaires entre elles (fig. 9c, d, e).

Forme de transition (fig. 10a)

Axe principal: entre la base et la courbure de l'axe, prennent naissance 1 à 2 axes nouveaux qui auront à leur tour une croissance orthotrope puis plagiotrope.

Partie orthotrope: les feuilles sont en position décussée, mais les bourgeons qui sont à leur aisselle, n'ont pas la même destinée. Certains donnent des rameaux plagiotropes, d'autres des rameaux orthotropes suivant une périodicité précise. Les axes secondaires plagiotropes n'apparaissent que tous les 3 nœuds. Cette

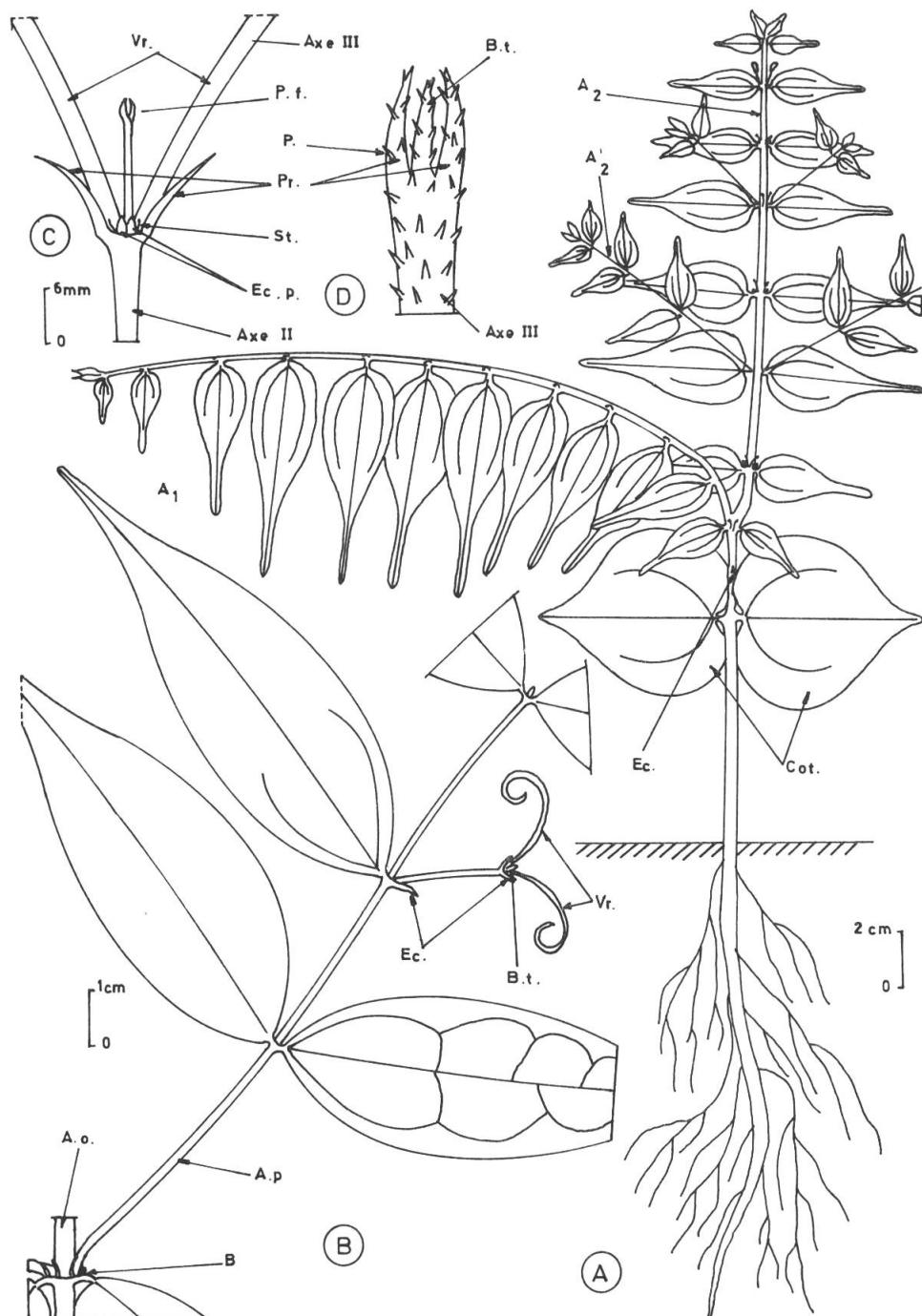


Fig. 9. — *Strychnos congoiana* Gilg
a, forme de jeunesse (plantule de 3 mois et demi); **b**, rameau plagiotrope portant la paire de vrille axillaire chez la forme lianescente; **c**, nœud axillant les vrilles; **d**, extrémité d'une vrille.
A.o.: axe orthotrope; *A.p.*: axe plagiotrope; *B.*: un bourgeon de remplacement entre l'axe plagiotrope et le pétiole de la feuille; *B.t.*: bourgeon terminal; *Cot.*: cotylédons; *Ec.*: écailles; *Ec.p.*: écailles ayant protégé le bourgeon terminal; *P.*: poils rougeâtres; *p.f.*: deuxième paire foliaire; *Pr.*: préfeuilles; *St.*: stipules; *Vr.*: vrilles.

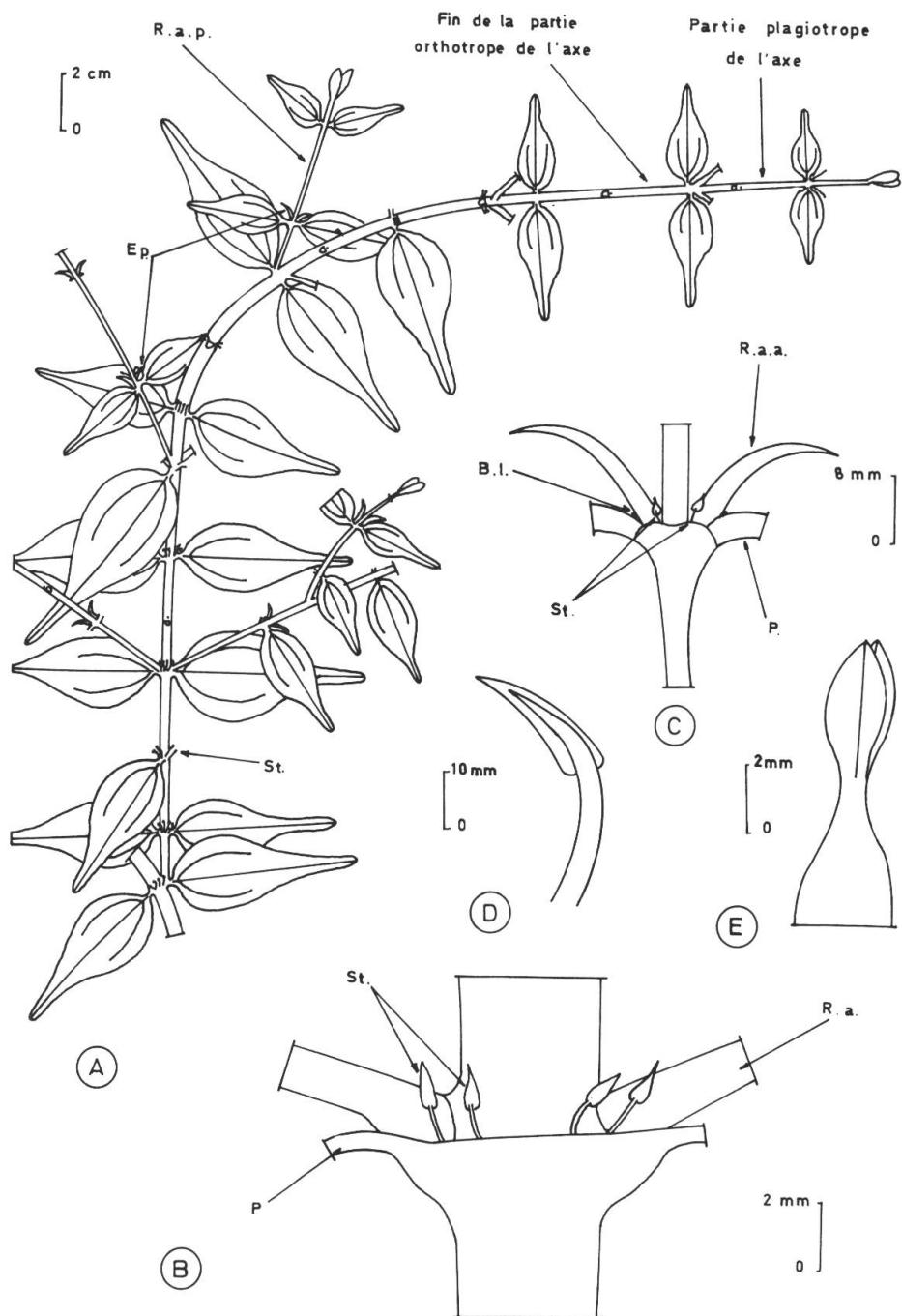


Fig. 10. – *Strychnos congolana* Gilg
 a, article de la forme de transition; b, nœud d'un rameau orthotrope; c, nœud d'un rameau plagiotrope; d, extrémité des stipules; e, extrémité du rameau axillaire. B.L.: bourgeon latent; Ep.: épine; P.: pétiole; R.a.: rameau axillaire; R.a.a.: rameau axillaire avorté; R.a.p.: rameau axillaire plagiotrope; St.: stipules.

périodicité se rencontre chez d'autres espèces de *Strychnos*, par exemple les *S. floribunda*, *S. johnsonii*, *S. usambarensis* (Leeuwenberg 1969). D'ailleurs les entre-nœuds ont une longueur croissante par série de 3. Un autre caractère de cette partie orthotrope, est le nombre des stipules linéaires, qui est de 8 à chaque nœud.

Partie plagiotrope: peu à peu l'axe perd sa position dressée, se courbe et devient horizontal, il y a torsion de l'axe à chaque entre-nœud, de sorte que les feuilles reçoivent un maximum d'éclairage. Cette dernière partie croît plus lentement et perd les caractères orthotropes pour les caractères plagiotropes, avec 4 stipules à chaque nœud et une périodicité des axes de type 2. Ce qui fait que nous trouvons dans cette partie horizontale, d'abord un segment de type 3, orthotrope, dû à la courbure de l'axe, puis un segment de type 2, plagiotrope.

Axes latéraux: ces axes peuvent soit pousser et donner un rameau feuillé, soit avorter et former de véritables épines, signalées par Bruce (1955) et Leeuwenberg (l.c.). Ces axes ont une périodicité de type 2, c'est-à-dire que tous les 2 nœuds apparaissent le plus souvent des épines. Ces épines sont des axes abortés, qui ont vu leur croissance arrêtée par leur rupture juste sous les préfeuilles. Les épines apparaissent dès le premier entre-nœud, c'est-à-dire au niveau des préfeuilles. Il correspond à celui où l'axe n'a pas subi de torsion et les feuilles sont naturellement dans un plan horizontal; il en sera de même tous les deux nœuds. Les entre-nœuds suivent la même alternance. A part l'hypoprophylle, qui est long de 5 à 8 cm, des entre-nœuds longs alternent régulièrement avec des entre-nœuds courts. Les feuilles suivent le même rythme, les petites feuilles précédant les entre-nœuds courts. Aux nœuds où les feuilles n'axillent aucune épine, seul le bourgeon supérieur parfois se développe. Sur ce nouvel axe, les épines n'apparaissent qu'au deuxième nœud.

Forme lianescente

Cette troisième forme est marquée par l'apparition de rameaux axillaires porteurs de "villes" (fig. 9b, c, d). De nombreux auteurs dont Bentham (1869) se sont penchés sur la nature des viles de *Strychnos*, qu'on a nommé quelquefois: crochets recourbés en spirale. Treub (1883) considère les viles comme des rameaux transformés, présentant quelques points communs avec de véritables crochets, non seulement par leur forme, mais aussi par l'épaississement et la lignification qu'elles présentent peu de temps après s'être accrochées. Bruce (1955) et Leeuwenberg (1969) ont adopté aussi le terme de viles. Les viles apparaissent à partir du quatrième ou du cinquième article, quand la plante a de 16 à 20 mois et atteint une hauteur d'environ un mètre. Les axes à viles se forment à l'aisselle de la deuxième paire foliaire des axes secondaires de l'article; c'est-à-dire la première paire foliaire verticale. C'est toujours celle du bas qui les axille; par ailleurs, cette feuille ne se développe pas et reste à l'état d'écaille. La croissance est précoce et rapide, le rameau à viles est développé avant la croissance des 2 paires foliaires, il apparaît alors comme terminal; ensuite le bourgeon terminal poursuit sa croissance en donnant le rameau secondaire plagiotrope. Les viles ont à leur extrémité des écailles pour préfeuilles. Le bourgeon terminal se développe très peu, mais on aperçoit à son extrémité la paire foliaire suivante.

La morphologie foliaire est différente chez la forme de jeunesse et la forme liane. Chez la forme juvénile, les feuilles possèdent un acumen presque aussi long que le

limbe, tandis que chez la forme adulte l'acumen est peu important. A maturité sexuelle, les inflorescences sont terminales sur les rameaux axillaires plagiotropes. Il ne nous a pas été possible de vérifier s'il y avait une croissance sympodiale ultérieure de ces rameaux.

Hallé & Oldeman (1970) ont remarqué 2 architectures très proches chez les *Strychnos*, le modèle de Mangenot et le modèle de Troll. Chez le premier: "La croissance en hauteur se fait par juxtaposition indéfinie, d'axes végétatifs à structure mixte. Le méristème apical de chacun de ces axes, après avoir édifié une partie basale verticale, se différencie dans le sens plagiotope et édifie, dès lors, une partie distale horizontale". Chez l'autre: "La différenciation plagiotope atteint tous les axes aériens, soit à un stade très précoce, soit même dès l'origine".

L'espèce étudiée ici se conforme au modèle de Mangenot, puisque chaque article présente à sa base une partie orthotrope bien nette.

Chez cette espèce, la forme de jeunesse est donc érigée, à croissance monopodique. Chaque article est formé d'une partie basale orthotrope, et d'une partie distale plagiotope. Les feuilles ont un très long acumen. La forme de transition est aussi érigée et à croissance sympodique. La destinée de tous les bourgeons n'est pas la même: les rameaux axillaires apparaissent périodiquement; certains avortent et forment de véritables épines. Dans la forme lianesciente, il y a perte du port érigé, et apparition de rameaux axillaires à vrille permettant l'accrochage. Les feuilles ont un court acumen. La croissance est sympodique. Les inflorescences sont terminales sur les rameaux plagiotropes axillaires.

8. *Rhaphiostylis beninensis* (Hooker fil. ex Planchon) Planchon & Bentham (Icacinacées).

Du Sénégal à la République Centrafricaine, ainsi qu'en Angola, Rhodésie du Nord, Tanzanie et Zaïre.

Herbier: Adiopodoumé, Aké Assi 2594, plantules, Cremers 606; W. Soubré, Guillaumet 1008.

Forme de jeunesse (fig. 11a)

La germination est épigée, les cotylédons sont persistants fort longtemps. L'axe primaire possède d'abord des feuilles écailles au nombre de 2 à 5. Les feuilles suivantes sont assimilatrices et l'axe se courbe, il devient plagiotope. La phyllotaxie est distique, bien visible à l'apex, mais une torsion de la partie orthotrope de l'article apparaît ensuite; celle-ci peut être aussi bien dextre que senestre. Durant la croissance orthotrope de l'axe, ce sont les cotylédons qui assureront en grande partie l'assimilation chlorophyllienne de la plante. Cependant la croissance des feuilles assimilatrices sur la partie plagiotope n'entraîne pas la chute des cotylédons, ceux-ci ne tomberont que vers la formation du troisième article. A l'aisselle des feuilles et des écailles, il y a une série verticale ascendante de 3 bourgeons. C'est le bourgeon le plus éloigné de la première feuille assimilatrice qui va former un nouveau rameau plagiotope. Ces deux axes en se ramifiant formeront un véritable

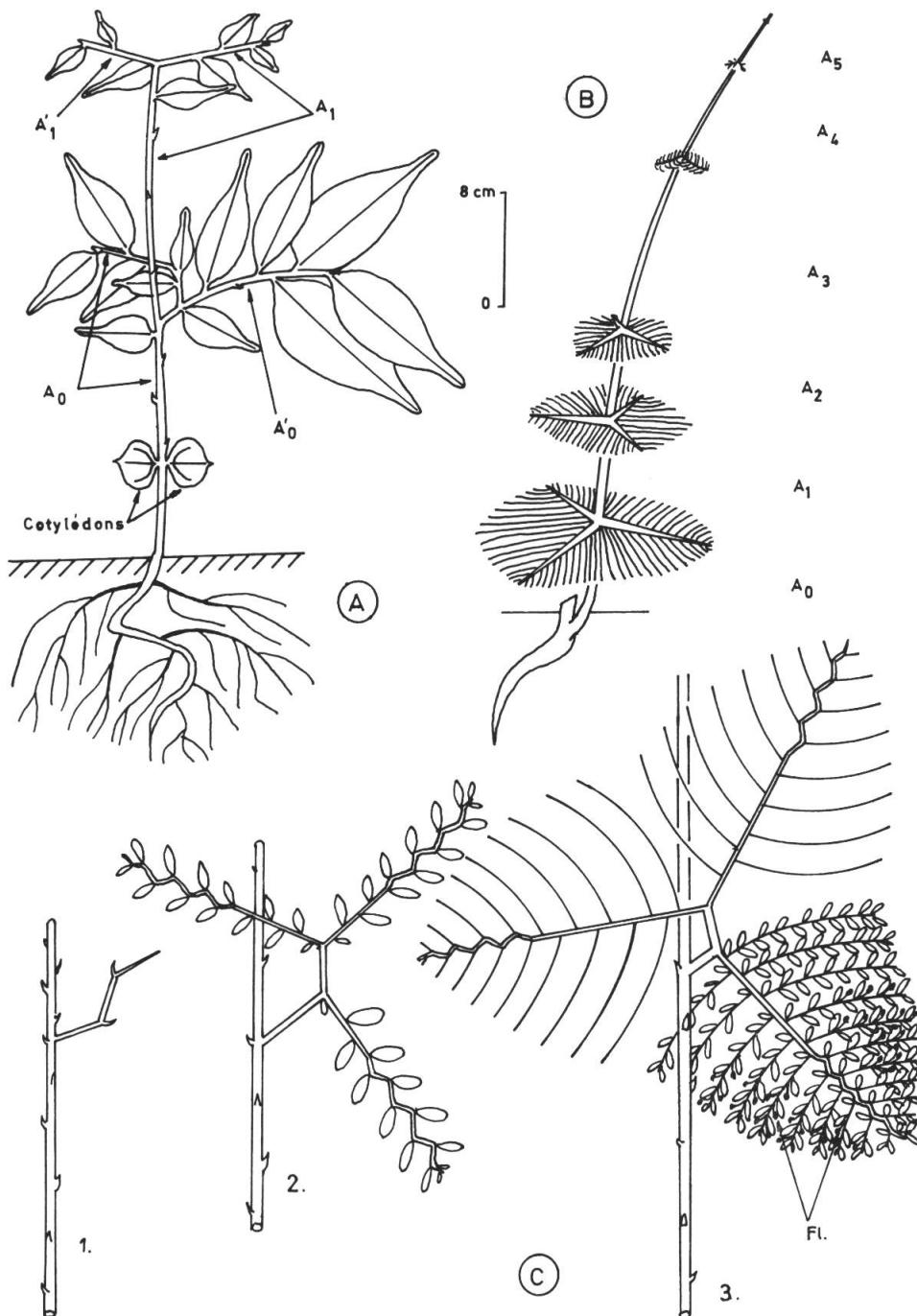


Fig. 11. — *Rhaphiostylis beninensis* (Hooker fil. ex Planchon) Planchon ex Bentham
a, forme de jeunesse (plante de 7 mois et demi); **b**, aspect général de la plante (d'après Hallé & Oldeman); **c**, formation de l'étage plagiotrope d'après Hallé & Oldeman. 1.: apparition de la différenciation plagiotrope à l'extrémité apicale de l'axe A_0 ; 2.: début de croissance de l'étage; 3.: étage complètement développé, A_0 , A_1 , A_2 , ...: différents articles de l'axe; *Fl.*: fleurs.

plateau (fig. 11c). Le nombre des écailles à la base des axillums diminue à mesure que l'on s'éloigne du pied de la plante, que cela soit sur les axes II ou III. La forme de jeunesse comprend ainsi 2 à 3 plateaux à 2 axes principaux. Il y a alternance entre la poussée orthotrope et l'élargissement des plateaux plagiotropes.

Forme lianescente

Sympode formant l'axe principal: au point de vue morphologique, le passage à la forme lianescente coïncide avec l'acquisition par le plateau plagiotrope, de 3 axes principaux au lieu de 2. De plus, la formation de l'article suivant n'est pas assujettie à l'établissement préalable du plateau, il y a croissance simultanée des deux, et même celle de la partie orthotrope du nouvel article se fait beaucoup plus rapidement. C'est toujours à l'aisselle de la dernière écaille, où se trouvent 4 bourgeons, que partent les articles successifs. Si cette série verticale de bourgeons est éliminée, en général aucun des bourgeons axillaires aux écailles inférieures ne se développe; si un de ces bourgeons croît, ce ne sera qu'avec beaucoup de retard. Il y a le plus souvent croissance d'un nouvel axe sympodique au départ de la souche de la plante. A mesure que la plante vieillit, les articles successifs présentent des parties orthotropes de plus en plus longues, portant des écailles de plus en plus nombreuses. C'est cette partie orthotrope qui en s'enroulant, assure la possibilité de monter vers le sommet des arbres, aidé des axes latéraux rigides qui forment un véritable plateau permettant un bon accrochage. Sur le plateau les ramifications sont très nombreuses et croissent par poussées successives; à chacune d'entre elles, les deux premières feuilles sont de simples écailles qui ont été formées lors de la poussée précédente et qui ont vu leur croissance bloquée par l'arrêt du développement de l'apex. Les fleurs se trouvent à l'aisselle des feuilles sur le bois plagiotrope de l'année, au départ du deuxième bourgeon de la série verticale ascendante.

Sympodes formant des axes latéraux: il apparaît des sympodes latéraux chaque année, en un nombre variable suivant la vigueur de la plante, ce sont des réitérations. Ils apparaissent au niveau de l'hypocotyle, la plupart au collet, mais certains prennent naissance entre le collet et les cotylédons. La position n'est pas précise et ils sont dus à la croissance de bourgeons hypocotylaires néo-formés.

Cette liane a été étudiée par Hallé & Oldeman (1970) et la croissance de cette plante est identique à celle du *Dicranolepis persei* (Thyméléacées), qui relève du modèle de Mangenot (fig. 11b).

En résumé, la forme de jeunesse est érigée, à croissance sympodique. Chaque article comportant une partie orthotrope et une partie plagiotrope. La forme lianescente est morphologiquement identique à la précédente, mais la partie orthotrope des articles est beaucoup plus longue et de ce fait le maintien du port érigé n'est plus possible. Les inflorescences sont axillaires sur les rameaux plagiotropes.

9. *Icacina mannii* Oliver (Icacinacées).

De la Sierra Leone au Zaïre.

Herbier: Adiopodoumé, Miège 1495, plantules, Cremers 760.

Forme de jeunesse (fig. 12a, b)

La germination de la graine est hypogée; les cotylédons restent enfermés dans le tégument séminal. La racine prend très vite un grand développement. En un mois, elle a près de 20 cm de long et 3-4 mm de diamètre, et ne se ramifiera qu'au début de la croissance de la tigelle. La croissance du début de la tigelle se fait rapidement, par suite des réserves séminales; les feuilles sont des écailles, au nombre de 7 à 12. Ensuite la vitesse de croissance diminue et il y a formation de 3 à 5 feuilles assimilatrices. Mais la croissance de cet axe s'arrête bientôt; la partie apicale de l'axe, d'environ 1 cm, voit son développement bloqué, elle comprend 5 à 6 feuilles à l'état d'ébauches. Cette partie va mourir, se dessécher et tomber au moment de la croissance de l'axe de remplacement au niveau de la dernière feuille assimilatrice. Ce phénomène n'est pas synchrone parmi les pieds en observation et il est donc vraisemblablement l'expression de phénomènes internes. Comme chez les *Cuervea* cette nécrose est comparable à l'abscission foliaire, qui a été étudiée par Tison (1905), Garrison & Wetmore (1961) et Millington (1963). A l'aisselle des feuilles se trouve une série verticale ascendante de 5 bourgeons; c'est donc le plus éloigné de la dernière feuille assimilatrice qui assurera le relais en formant le deuxième axe. Celui-ci aura une croissance identique à celle de l'axe précédent: d'abord un certain nombre d'écailles, variable d'une plante à l'autre en fonction de sa vigueur, le plus grand nombre étant chez les plantes vigoureuses; puis quelques feuilles assimilatrices, mais en nombre légèrement supérieur à celui de l'axe précédent. Cette liane a un développement sympodique; déjà la forme de jeunesse est formée d'axes, au nombre de 2 ou 3 seulement. Tous restent orthotropes; la phyllotaxie est distique, il y a torsion au niveau des pétioles, de sorte que les limbes reçoivent le maximum de rayonnement lumineux.

Forme de transition (fig. 12c)

C'est le troisième ou le quatrième axe, que l'on peut appeler forme de transition. Cet axe perd pour sa partie feuillée le port vertical, dès que les feuilles sont développées. Il est plus long que les premiers axes et les entre-nœuds s'agrandissent sans pour cela atteindre les dimensions de la forme lianescente. Le mode de croissance, au départ, est comparable à celui de la forme de jeunesse. D'abord l'axe est dressé et porte un certain nombre d'écailles. Puis il y a 6 à 8 feuilles qui atteignent 20 à 30 cm. L'axe se courbe et acquiert un port horizontal dès qu'apparaît la première feuille assimilatrice. Chaque axe ne s'aoûte qu'au moment de la croissance de l'axe suivant. Cet axe est vraiment une forme de transition, car il n'a plus le port dressé de la forme de jeunesse, mais il n'est pas encore volubile comme le sera la forme lianescente.

Forme lianescente (fig. 12c)

C'est au niveau de la courbure que croît le premier axe lianescent, qui est donc le quatrième ou le cinquième de la plante. Cette croissance a lieu à environ une

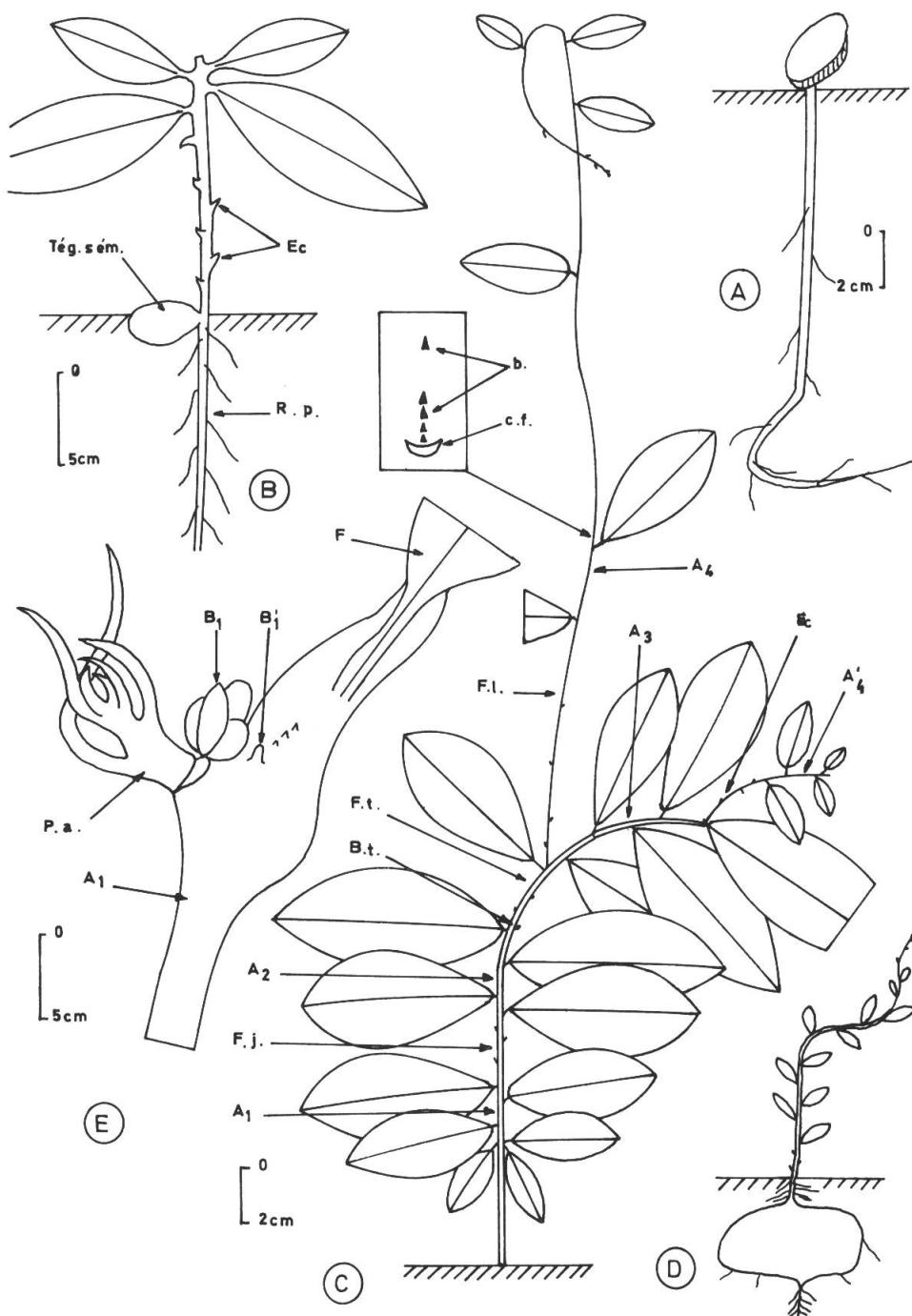


Fig. 12. – *Icacina mannii* Oliver

a, forme de jeunesse (plantule d'un mois); b, forme de jeunesse (plantule de 5 mois); c, plante d'un an; d, tubérisation de la plante; e, dessèchement de la partie apicale de la plante. *b.*: bourgeon; *B.t.*: bourgeon terminal; *c.f.*: cicatrice foliaire; *Ec.*: écaille; *F.*: feuille; *F.j.*: forme de jeunesse; *F.l.*: forme lianescente; *F.t.*: forme de transition; *P.a.*: partie apicale desséchée et prête à tomber; *Tég. sém.*: tégument séminal renfermant les cotylédons.

trentaine de centimètres du sol. Sur ce nouvel axe, les préfeuilles α et β puis parfois f3 et f4 restent à l'état d'écailles. Ensuite apparaissent un certain nombre de feuilles assimilatrices, puis, pour terminer, les feuilles à nouveau restent à l'état d'ébauches. La croissance s'arrête (fig. 12e). Si l'axe lianescent a pu trouver un support, il s'enroulera autour de celui-ci et atteindra une certaine hauteur; il y aura de nombreux départs d'axes, après l'arrêt du méristème terminal, et cela aussi bien à l'aisselle des feuilles assimilatrices que de celles restées à l'état d'ébauches situées dans la partie terminale de l'axe. Si par contre le support a manqué, l'axe retombe, et c'est à l'endroit de la courbure et plus bas que se développeront les axes de remplacement. Dans tous les cas la partie terminale ne portant que des ébauches se dessèche et meurt. A l'aisselle des feuilles, une série verticale ascendante de 5 bourgeons, le plus éloigné donnant un axe végétatif, les autres les inflorescences en cymes denses et pédicellées. La phyllotaxie reste distique.

Appareil racinaire: la tubérisation (fig. 12d)

Pendant la forme de jeunesse, comme nous l'avons vu, la croissance des racines est très rapide, avec de fortes ramifications. Chez la forme lianescente, quand la plante a 2 ans, le système souterrain comprend 3 parties, la partie centrale est tubérisée, d'un diamètre d'environ 25 mm, mais peut atteindre 40 mm chez certains pieds, et très peu ramifiée; elle est entourée de parties non tubérisées et fort ramifiées. Chez les plantes beaucoup plus âgées, la partie tubérisée peut avoir une très grande taille, atteignant 30 et même 50 cm de diamètre. Le tubercule est un organe de résistance, permettant à la plante de survivre aux feux de savane, aux coupes successives en forêts et en brousses secondaires. Chaque fois la partie aérienne est détruite, c'est au niveau du tubercule, ou d'un bourgeon existant sur un axe préformé, que partira le nouvel axe; et ceci presque toujours en fin de saison des pluies (juillet). La croissance de cet axe peut atteindre 2.5 m et plus. Si cet axe n'est pas recépé, il y aura formation de nouveaux articles, à partir du premier émis.

C'est du modèle de Mangenot (Hallé & Oldeman 1970) que cette architecture se rapproche le plus. Il faut noter qu'il y a quelques variations par rapport au modèle typique: notamment la partie feuillée qui correspond à la partie horizontale du modèle, est ici souvent verticale, si la plante a pu trouver un support. De plus dans le modèle, il ne croît qu'un article de remplacement, ce qui n'est pas le cas ici,

En résumé, la forme de jeunesse a une croissance sympodique et chaque axe reste entièrement dressé. La forme de transition est érigée, elle a une croissance sympodique. Chaque axe se décompose en deux parties, la première dressée où les feuilles sont des écailles, l'autre horizontale à feuilles assimilatrices. La forme lianescente est souple. La croissance est sympodique. Les axes deviennent très longs. Les fleurs sont à l'aisselle des feuilles assimilatrices.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bancilhon, L. (1966) Mise en évidence de gradients de différenciation lors du développement végétatif de *Phyllanthus amarus* Schum. & Thonn. (Euphorbiacées). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 262: 1228-1231.
- R. Nozeran & J. Roux (1963) Observations sur la morphogénèse de l'appareil végétatif de *Phyllanthus* herbacés. *Naturalia Monspel.*, Sér. Bot. 15: 5-12.
- Bentham, G. (1869) Revision of the Genus *Cassia*. *Trans. Linn. Soc. London* 27: 503-591.
- Blume, C. L. (1830) *Flora Javae*: Anonaceae. Fasc. 21-24, 28-33.
- Bruce, E. A. (1955) Notes on African *Strychnos*: I. *Kew Bull.* 1955: 35-44.
- Darwin, C. (1875) *The movements and the habits of climbing plants*. Ed. 2. London.
- Doorenbos, J. (1954) "Rejuvenation" of *Hedera helix* in graft combinations. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Ser. C.* 57: 99-102.
- Emberger, L. (1960) Les végétaux vasculaires. In: M. Chadefaud & L. Emberger, *Traité de botanique systématique*. Vol. 2. Paris.
- Frank, H. & O. Renner (1956) Über Verjungung bei *Hedera helix* L. *Planta* 47: 105-114.
- Garrison, R. & R. H. Wetmore (1961) Studies un shoot-tip abortion: *Syringa vulgaris*. *Amer. J. Bot.* 48: 789-795.
- Gatin, C. L. (1924) *Dictionnaire aide-mémoire de botanique*. Paris.
- Hallé, F. (1967) *Etude biologique et morphologique de la tribu des Gardénierées (Rubiacees)*. Mémoire ORSTOM n° 22. Paris.
- & R. A. A. Oldeman (1970) *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Monographie de Bot. et de Biol. Vég. 6. Paris.
- Hallé, N. (1962) *Monographie des Hippocrateacées d'Afrique Occidentale*. Mémoire IFAN n° 64. Dakar.
- Keng, H. (1970) Further observations on *Ancistrocladus tectorius* (Ancistrocladacées). *Gard. Bull. Straits Settlem.* 25: 235-237.
- Leeuwenberg, A. J. M. (1969) *The Loganiaceae of Africa VIII, Strychnos III*. Wageningen.
- Massart, J. (1896) Sur la morphologie du bourgeon. I. La différenciation raméale chez les lianes. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 13: 121-136.
- Millington, W. F. (1963) Shoot-tip abortion in *Ulmus americanus*. *Amer. J. Bot.* 50: 371-378.
- (1966) The tendril of *Parthenocissus inserta*: determination and development. *Amer. J. Bot.* 53: 74-81.
- Obaton, M. (1960) *Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d'Afrique Tropicale*. Paris.
- Oldeman, R. A. A. (1972) *L'architecture de la forêt guyanaise*. Thèse, CNRS 7787. Montpellier.
- Prévost, M. F. (1967) Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. *Bull. Soc. Bot. France* 114: 23-36.
- Robbins, W. J. (1960) Further observations on juvenile and adult *Hedera*. *Amer. J. Bot.* 46: 485-491.
- Tison, A. (1905) Remarques sur la chute des bourgeons terminaux chez certains arbres. *Bull. Soc. Linn. Normandie* ser. 5, 9: 1-19.

- Treub, M. (1883a) Sur une nouvelle catégorie de plantes grimpantes. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 3: 44-75.
- (1883b) Observations sur les plantes grimpantes du Jardin botanique de Buitenzorg. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 3: 160-183.

(A suivre.)