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

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 29 (1974)

Heft: 1

Artikel: Architecture de quelques lianes d'Afrique Tropicale. 2.

Autor: Cremers, G.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-880132

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: 02.10.2025

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

Candollea 29: 57-110. 1974.

Architecture de quelques lianes d'Afrique Tropicale. 2.

G. CREMERS

RÉSUMÉ

Faisant suite à sa précédente note[1] concernant les lianes dont l'architecture est très proche de celle des arbres, l'auteur décrit ici onze espèces ivoiriennes constituant les exemples d'un deuxième groupe de lianes, dont l'architecture originale ne se conforme pas à celle des arbres.

SUMMARY

The author, continuing his precedent study[1] concerning the lianas the architecture of which are similar to that of trees, describes eleven species of lianas from the Ivory Coast, Africa. The latter, forming a second group, have an appearance which is quite different from the former as they do not resemble trees.

ZUSAMMENFASSUNG

Im Anschluss an seine vorausgegangene Anmerkung[1] über die Architektur der Lianen beschreibt der Verfasser eine zweiter Gruppe von Lianen, deren eigenartige Architektur von der der Bäume abweicht. Es wurden 11 Lianen-Arten der Elfenbeinküste untersucht.

Lianes dont l'architecture est originale

Onze espèces ivoiriennes ont été prise comme exemples de ce deuxième groupe de lianes, dont l'architecture ne se conforme pas à celles des arbres. Il est à noter que deux familles sont exclusivement composées de lianes (Ancistrocladacées,

[1] Cf. Candollea 28: 249-280. 1973.

Dioncophyllacées), tandis que deux autres sont essentiellement lianescentes (Passifloracées, Ménispermacées).

1. Paullinia pinnata L. (Sapindacées).

Cette espèce vit partout dans les régions tropicales d'Afrique et de Madagascar, ainsi qu'en Amérique, seules les régions très humides font exception.
Herbier: SW Toumodi, *Dugerdil 204;* Adiopodoumé, *Cremers 811.*

Forme de jeunesse (fig. 1a)

Feuilles simples: la germination est hypogée, les cotylédons restent enfermés à l'intérieur du tégument séminal. Les deux premières feuilles, simples, à pétiole légèrement ailé, sont opposées ou sub-opposées. Il y a ensuite quelques feuilles simples de plus en plus longues, au pétiole de plus en plus fortement ailé. A l'aisselle de celles-ci on trouve un seul bourgeon. L'axe primaire est de section ronde.
Feuilles composées: les feuilles deviennent imparipennées, d'abord 2 à 3 feuilles comportant 3 folioles, puis 7 à 10 feuilles composées de 5 folioles, les entre-nœuds s'allongent considérablement. A l'aisselle des feuilles un seul bourgeon. La tige devient anguleuse, cannelée, plus ou moins triangulaire, bien qu'il y ait le plus souvent 5 nervures apparentes, renfermant les faisceaux primaires. La phyllotaxie est spiralée, d'indice 2/5.

Forme lianescente (fig. 1b)

Axe principal: dès le passage à la forme lianescente, à l'aisselle de la feuille composée, prend naissance un rameau axillaire portant deux vrilles. En plus de ce premier bourgeon, il y en a un deuxième qui peut donner naissance à un rameau de remplacement identique à celui dont il est issu, c'est une réitération (fig. 1f).
Les dimensions des feuilles composées restent les mêmes que chez la forme de jeunesse. La phyllotaxie reste aussi spiralée, d'indice 2/5, sur une tige plus ou moins triangulaire. Les nombreuses cannelures de la jeune tige font place à 3 lobes, seuls visibles dans la tige adulte (fig. 1e).
Axillums: il y a donc deux sortes d'axillums, l'un à vrilles, l'autre de remplacement ou de réitération.

– Axillums à vrilles (fig. 1c, d, g): ceux-ci ont une croissance rapide, atteignant leur taille maximum, lorsque les feuilles axillantes commencent leur developpement. Ils se composent d'un axe cannelé de 10 à 12 cm, les préfeuilles opposées sont des écailles, le bourgeon terminal reste à l'état latent et peut donner à maturité sexuelle, un rameau inflorescentiel. L'inflorescence est formée d'un court racème de petites fleurs blanches (fig. 2). A l'aisselle des deux préfeuilles se développent deux axes peu cannelés de 3 à 4 cm de long se recourbant en vrilles; la face convexe est pubescente, la concave est glabre. Les vrilles servent à la fixation de la liane lui permettant d'atteindre la cime des arbres support.

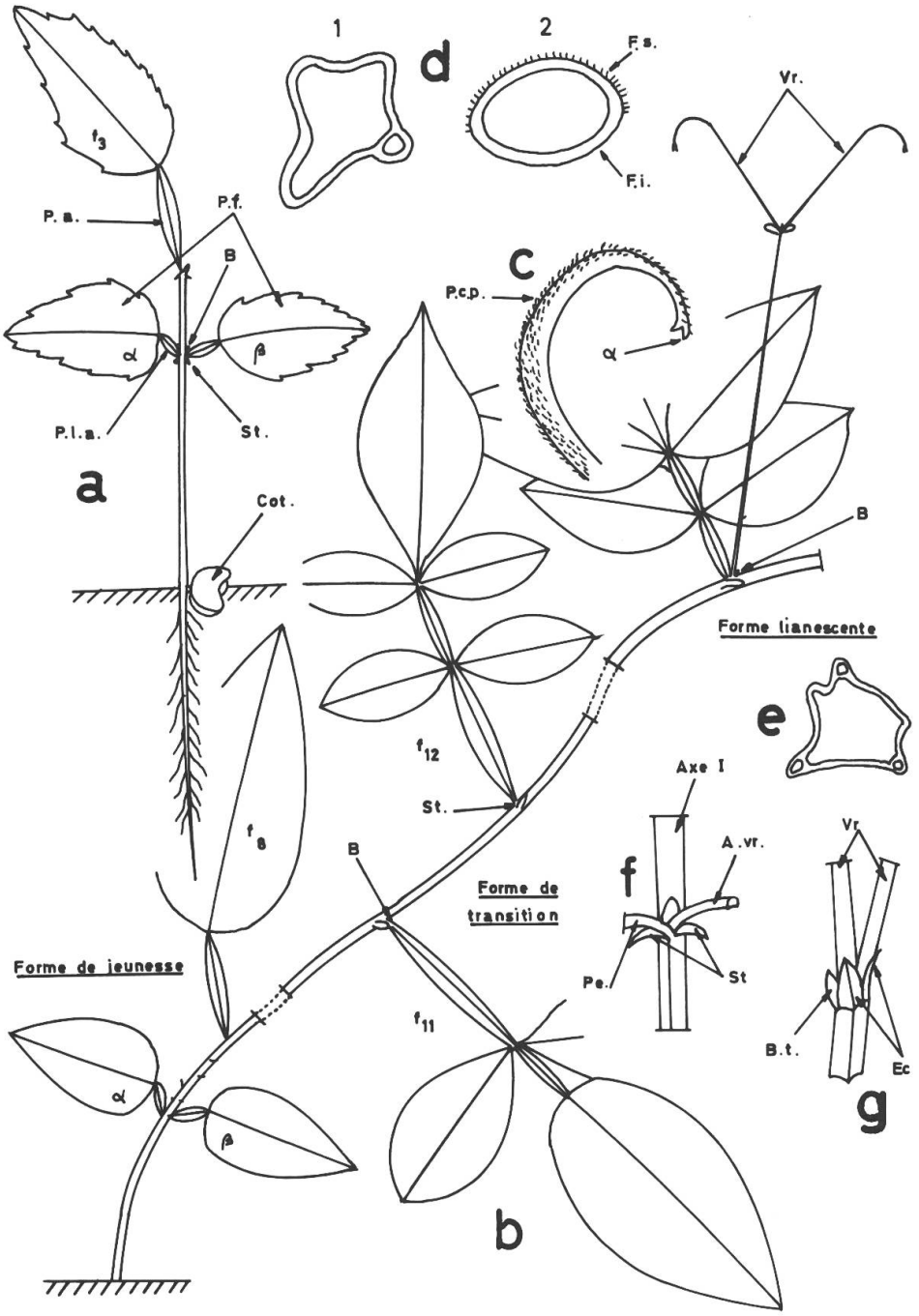

Fig. 1. – *Paullinia pinnata* L.

a, plantule d'un mois; **b**, morphologie de la plante; **c**, extrémité de la vrille; **d**, coupe du rameau à vrilles, 1 = 1er article, 2 = 2e article; **e**, coupe de la tige cannelée; **f**, nœud de l'axe primaire; **g**, partie apicale du premier article du rameau à vrilles. *A.vr.:* axe à vrilles; *B.:* 1er bourgeon; *B.t.:* bourgeon terminal; *Cot.:* cotylédons restant dans le tégument séminal; *Ec.:* écailles = préfeuilles opposées; *Pe.:* pétiole de la feuille; *P.a.:* pétiole ailé; *P.c.p.:* partie convexe pubescente; *P.f.:* première paire foliaire opposée ou subopposée; *P.l.a.:* pétiole légèrement ailé; *St.:* stipule; *Vr.:* vrilles apparaissant entre la f19 et la f22.

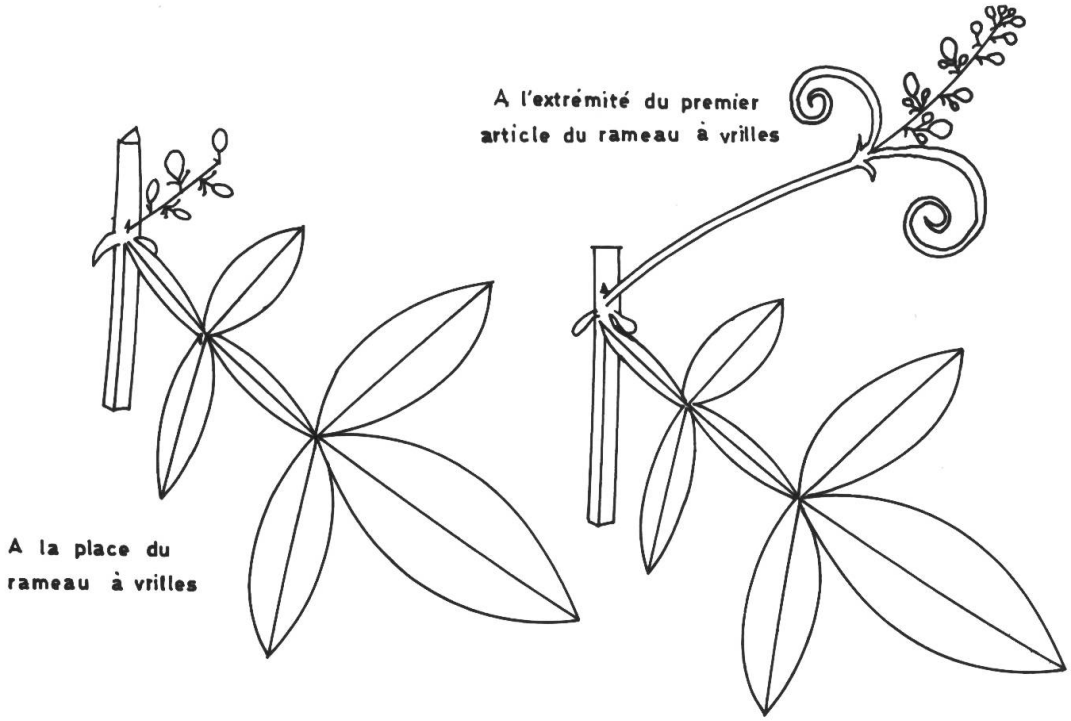

Fig. 2. – *Paullinia pinnata* L.
Position des inflorescences.

– Axillums de remplacement ou axes de réitérations: au-dessus de l'axe à vrilles, un bourgeon reste à l'état latent; il ne se développe que s'il y a un accident à l'axe primaire; cependant quand la plante atteint 5 à 6 m, un tel développement devient courant. Ces axillums ont leurs préfeuilles en écailles, les entre-nœuds sont très courts, elles se trouvent donc presque à l'aisselle de la feuille. Il y a ensuite 1 à 2 feuilles composées n'axillant pas de rameaux à vrilles. Les entre-nœuds sont courts; ce n'est qu'à l'apparition des rameaux axillaires à vrilles que les entre-nœuds s'accroissent beaucoup. Chez cette plante nous trouvons donc bien un passage par la forme de jeunesse à la base des rameaux, ceci est bien conforme à la définition de la réitération (Oldeman 1972).

Nous avons donc, pour cette espèce:

– une forme de jeunesse: le port est érigé et la croissance monopodique. Les feuilles s'agrandissent peu à peu et de simples deviennent composées. La phyllotaxie est spiralée;
– une forme lianescente: apparition à l'aisselle des feuilles d'un rameau porteur de 2 vrilles axillaires. Les inflorescences sont terminales sur ces rameaux. Les aisselles des feuilles contiennent maintenant 2 bourgeons.

On peut remarquer que cette architecture à une certaine analogie avec les *Hugonia* (Linacées).

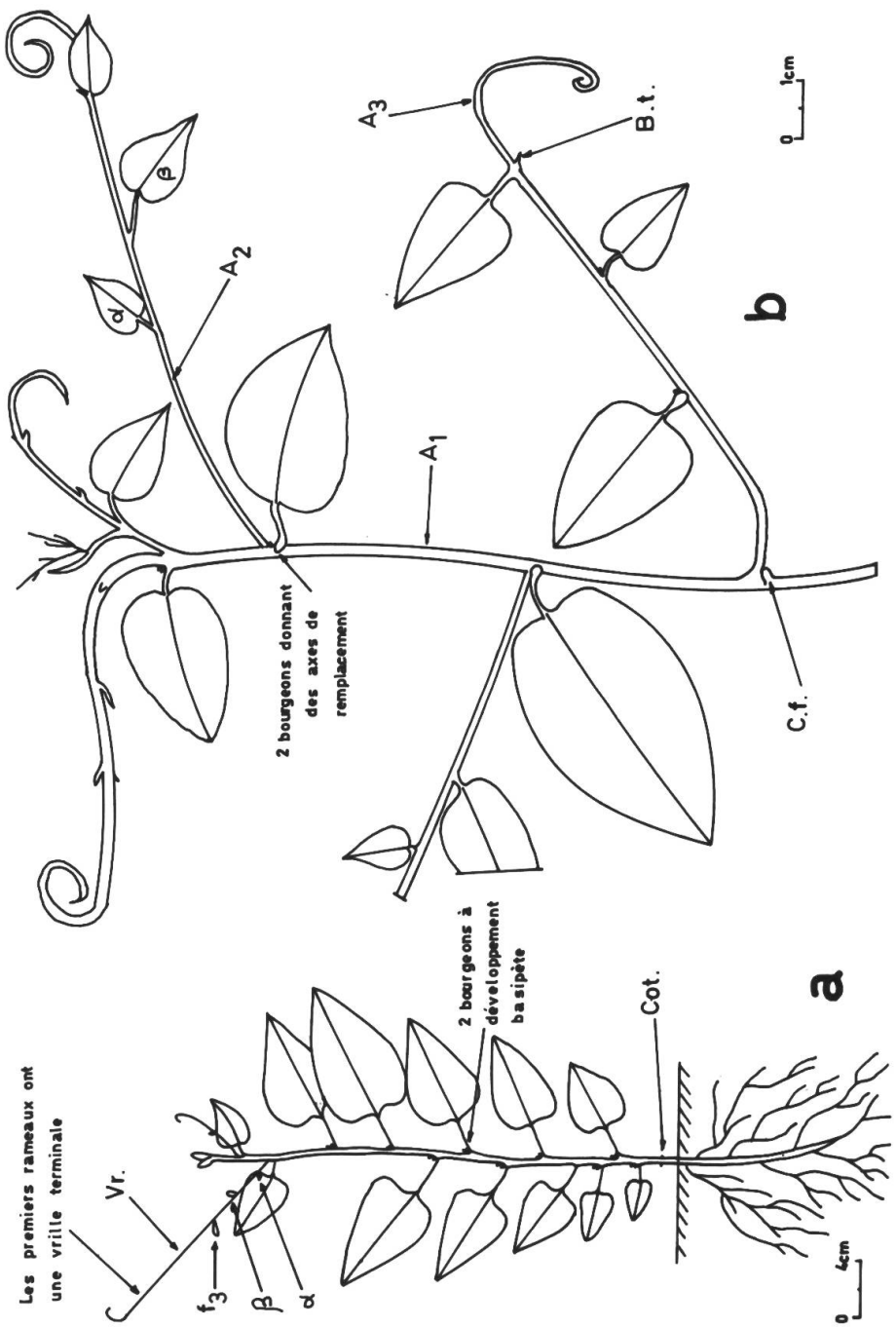

Fig. 3. – *Gouania longipetala* Hemsley
a, plantule de trois mois; **b**, extrémité d'un rameau lianescent. *B.t.*: bourgeon terminal; *C.f.*: cicatrice foliaire; *Cot.*: cotylédon; *Vr.*: vrille.

2. Gouania longipetala Hemsley (Rhamnacées).

De la Guinée au Zaïre, à l'est en Ouganda et en Ethiopie.
Herbier: Adoipodoumé, *Miège 176;* plantules, *Cremers 810A.*

Forme de jeunesse (fig. 3a)

Axe principal: après la germination épigée, la tige s'élève de 20 à 30 cm, les feuilles ayant à leur aisselle une série ascendante de 2 bourgeons. La phyllotaxie est spiralée, d'indice 2/5; 5 hélices foliaires bien visibles, matérialisées par 5 lignes de poils portés par l'axe. La croissance de la forme de jeunesse dure environ 3 mois.

Axillums: de l'aisselle des dernières feuilles, à partir du bourgeon le plus éloigné de la feuille, peut se développer un axe dont la préfeuille α est une écaille; à partir de β les feuilles sont assimilatrices et identiques à celles de l'axe primaire.

Forme de transition

C'est à ce niveau qu'apparaissent les premiers rameaux axillaires, qui se terminent par une vrille contrairement à ce que nous verrons pour la forme lianescente.

Axe principal: c'est environ à partir de la dixième ou onzième feuille que débute la métamorphose. Malgré la présence des rameaux secondaires, il y a toujours 2 bourgeons assurant le remplacement, il s'agit donc d'une série verticale de 3 bourgeons. Les feuilles diminuent de taille, la fonction assimilatrice passant peu à peu aux feuilles des rameaux à vrille. La phyllotaxie reste la même, spiralée, d'indice 2/5.

Axillums: il en existe de deux sortes, les uns identiques à l'axe primaire; qui sont des axes de remplacement ou réitérations, les autres portant des vrilles.

- Axes de remplacement ou réitérations: ces axes se développent naturellement, ils ont pour première préfeuille une écaille, la deuxième et les feuilles suivantes sont assimilatrices. C'est en f4 qu'apparaissent à nouveau les rameaux à vrille. Il y a donc un passage par la forme de jeunesse chez ces axes.
- Axes à vrille: ces axes ne comportent seulement que trois feuilles. De la forme de jeunesse jusqu'à la maturité sexuelle qui marquera le début de la forme lianescente, ces axes ont pour préfeuilles des écailles, f3 est la seule feuille assimilatrice. Sur ces axes apparaissent 5 lignes de poils bien visibles. Après f3, l'axe se transforme en une vrille comprenant deux parties distinctes: la première, basale, d'un centimètre environ, pubescente sur toute sa surface; la deuxième, distale, partagée longitudinalement en 2 parties, l'une concave, d'un vert clair, non pubescente; l'autre convexe, vert foncé et pubescente. La partie concave correspondrait à la zone sensible de la vrille.

Forme lianescente (fig. 3b)

Le passage de la forme de transition à la forme lianescente est marqué par un changement de la morphologie des rameaux à vrilles, la vrille n'est plus terminale

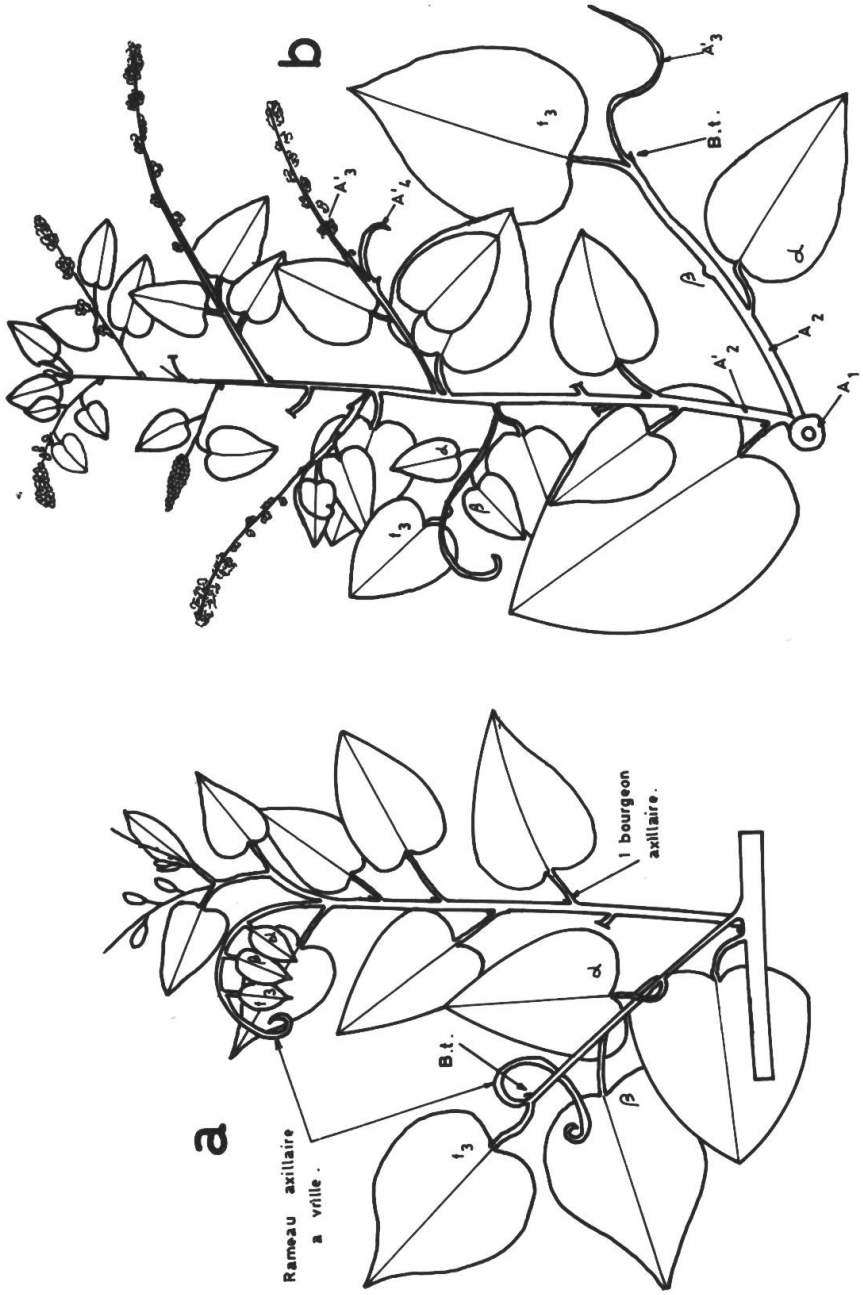

Fig. 4. – *Gouania longipetala* Hemsley
a, axe de remplacement chez la forme lianescente; **b**, axes florifères. *B.t.*: bourgeon terminal.

sur ces axes, mais axillaires en f3. Ceci se produit quand la plante a atteint un développement de 3 à 4 m et se trouve au sommet des arbustes environnants. Il y a maturité sexuelle et les fleurs apparaissent. La morphologie de l'axe principal et celle des axes de remplacement restent inchangées (fig. 4a).

Quant aux axes à vrille, les préfeuilles et f3 sont des feuilles assimilatrices de la taille de celles de l'axe primaire. En f3 une vrille axillaire identique à celle de la forme de transition. Mais à l'aisselle des préfeuilles peuvent apparaître de petits glomérules florifères, l'apex donne une grande inflorescence spiciforme, portant de petits glomérules multiflores (fig. 4b).

Nous avons donc chez cette espèce:

- une forme de jeunesse qui est érigée, non ramifiée, à croissance monopodique, les feuilles sont grandes. La phyllotaxie est spiralée;
- une forme de transition avec perte progressive du port érigé. Apparition de rameaux axillaires différenciés à vrille terminale. La croissance est monopodique;
- une forme lianescente dont les rameaux axillaires différenciés ne portent plus la vrille en position terminale, mais en position axillaire à f3. Les feuilles ont des dimensions plus réduites. Les fleurs groupées en glomérules sont axillaires aux préfeuilles de l'axe à vrille, et forment une inflorescence terminale à cet axe.

Il y a retour à la forme de jeunesse à la base des axes latéraux de remplacement, ce sont des réitérations.

3. **Afrobrunnichia erecta** (Ascherson) Hutch. & Dalz. (Polygonacées).

De la Sierra Leone au Zaïre.

Herbier: Divo, *Aké Assi 296;* Nzida, *Aké Assi 1743;* Adiopodoumé, *Cremers 812, 837.*

Forme de jeunesse (fig. 5a)

Le fruit, un akène ovoïde, est inclus dans le calice persistant et porté par un pédoncule ailé de 4 à 5 cm. A la germination, l'hypocotyle croît de 3 à 5 cm. Après l'enracinement les cotylédons font éclater le calice et le tégument séminal; ils sont petits, ovoïdes et rapidement caducs. Les premières feuilles s'agrandissent peu à peu de la f1 à la f15. Leur forme évolue légèrement, les 5-6 premières feuilles sont dépourvues d'acumen, les suivantes présentent un acumen plus prononcé. A l'aisselle des feuilles, il n'y a qu'un seul bourgeon, qui reste latent. La phyllotaxie est distique, comportant 2 hélices foliaires, très visibles au début de la forme de jeunesse.

Forme de transition

Le seul changement est l'extension des entre-nœuds, qui atteignent peu à peu la dimension de ceux de la forme lianescente.

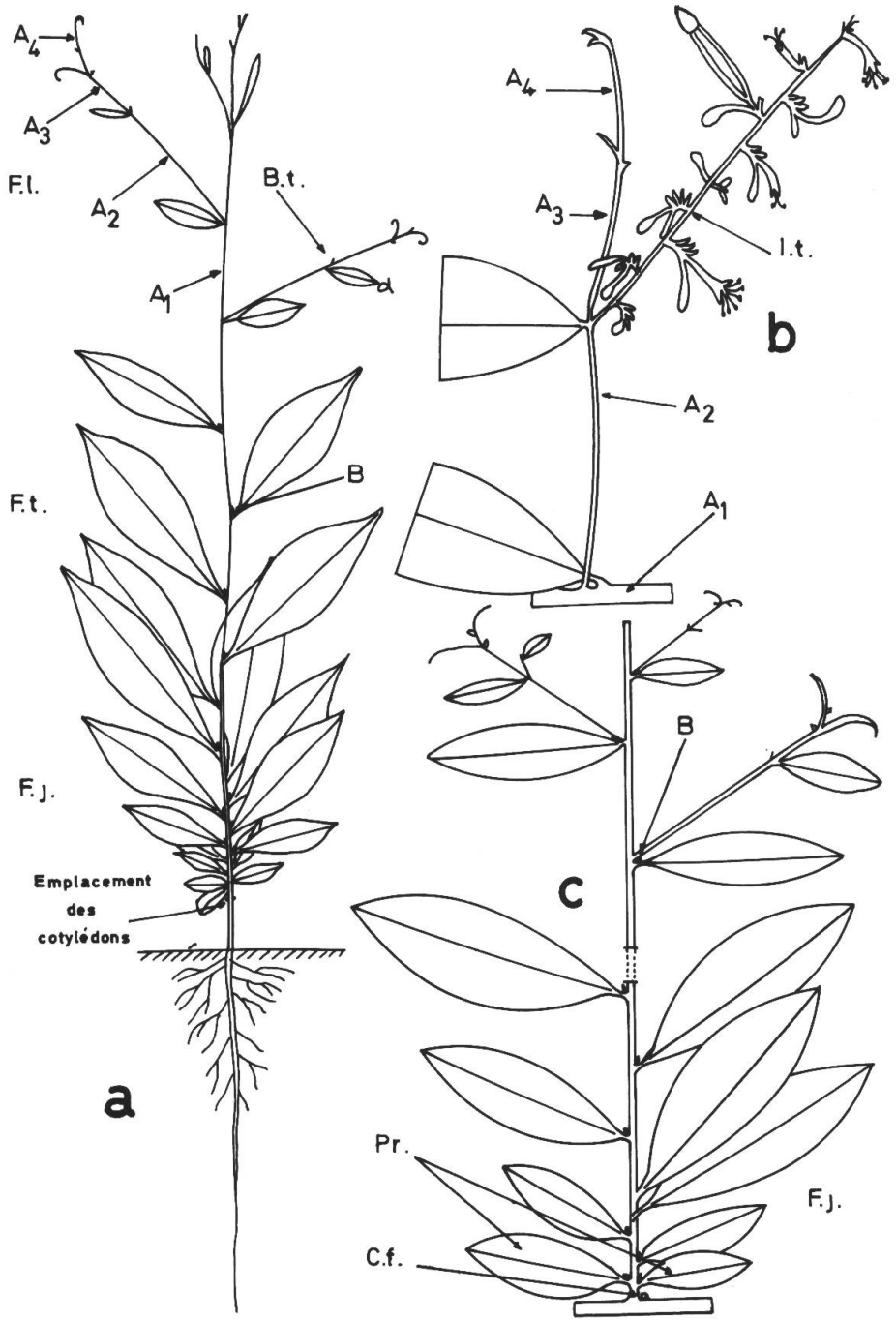

Fig. 5. – *Afrobrunnichia erecta* (Ascherson) Hutch. & Dalz.
a, jeune plante de six mois et demi; **b**, rameau inflorescentiel; **c**, axe de remplacement. *B.:* bourgeon; *Bt.:* bourgeon terminal; *c.f.:* cicatrice foliaire; *F.j.:* forme de jeunesse; *F.t.:* forme de transition; *F.l.:* forme lianescente; *I.t.:* inflorescence terminale sur A2; *Pr.:* préfeuilles.

Forme lianescente

Axe primaire: c'est entre la quinzième et la vingtième feuille qu'apparaît la forme lianescente, marquée par l'apparition de rameaux axillaires se terminant par une vrille. Les feuilles ont une taille inférieure à celle de la forme de jeunesse. La phyllotaxie est distique. Le système racinaire est pivotant avec très peu de racines secondaires, les plantes en serre, ne manquant pas d'eau, ont une racine pivotante de plus d'un mètre de long. A l'aisselle des feuilles se trouvent 2 bourgeons, l'un se développe immédiatement en un rameau à vrilles, l'autre reste latent, susceptible de donner un axe de remplacement.

Axillums (rameau à vrilles): ces rameaux ont deux fonctions, faciliter l'accrochage de la liane par ses vrilles et ainsi lui permettre d'atteindre le sommet des arbres, et donner des rameaux inflorescentiels. La morphologie du rameau à vrilles est plus complexe que celle de l'axe primaire de la plante, car c'est un sympode constitué de 3 articles. Le premier, dès l'apparition de la préfeuille α, s'arrête de croître; s'il se développe ultérieurement, il donnera un rameau inflorescentiel, mais ceci ne se produira qu'au moment où la liane aura pris une certaine ampleur et atteint le stade de maturité sexuelle. Le deuxième article, axillé par la préfeuille α du premier, ne porte qu'une préfeuille α' restant à l'état d'écaille et se termine par une vrille. Le troisième, issu de l'aisselle de l'écaille α', est semblable au précédent. Les inflorescences sont des racèmes ascendants de 15 à 20 cm; les glomérules floraux sont distants de 10 à 20 mm et comportent de 3 à 6 fleurs. Ces inflorescences peuvent apparaître en position terminale sur le premier article de l'axillum à vrilles, comme nous l'avons vu précédemment; ils peuvent aussi remplacer un axillum à vrilles, le premier entre-nœud étant alors très long (fig. 5b).

Axillums de remplacement ou réitérations (fig. 5c): issus du premier bourgeon se trouvant à l'aisselle des feuilles, ils passent par une forme de jeunesse à entre-nœuds courts, de 6 feuilles environ, puis portent 1 à 6 feuilles à entre-nœuds longs; vient ensuite la forme lianescente avec ses rameaux à vrilles et ses feuilles réduites. Ces axillums de remplacement ont donc un développement calqué sur celui de l'axe primaire, ce sont des réitérations. Ces axillums ne se développent, dans la partie basale de la forme lianescente, que s'il y a cassure de l'axe primaire. Mais quand la plante a atteint quelques mètres, la ramification se fait naturellement.

En résumé nous rencontrons:

- une forme de jeunesse qui est érigée et à croissance monopodique. Les feuilles sont grandes. La phyllotaxie est distique;
- une forme de transition qui est marquée seulement par l'extension des entre-nœuds;
- une forme lianescente dont les dimensions foliaires diminuent. La croissance reste monopodique, mais des rameaux axillaires sympodiques apparaissent, servant à l'accrochage de la plante et de support aux inflorescences.

Les axes latéraux de remplacement présentent un retour à la forme de jeunesse, ce sont des réitérations.

4. Crossostemma laurifolium Planchon ex Bentham (Passifloracées).

De la Guinée au Ghana.
Herbier: Duékoué, *Guillaumet 1665;* Niénokoué, *Guillaumet 1503;* Adiopodoumé, plantules, *Cremers 675.*

Forme de jeunesse (fig. 6a)

La germination est épigée. Après les cotylédons, la jeune tige porte des feuilles fortement découpées. A mesure de la croissance des feuilles suivantes, leur taille s'accroît beaucoup, et leur forme devient peu à peu entière. Les feuilles découpées sont au nombre de 4 à 10. Rares sont les plantes dont les formes foliaires se simplifient au cours de l'ontogénèse. On peut cependant en citer quelques exemples, comme les *Ficus aspera* (Moracées) et *Jatropha multifida* (Euphorbiacées). A leur aisselle deux bourgeons peuvent donner des rameaux de remplacement identiques à l'axe primaire. Les entre-nœuds sont très courts. La phyllotaxie est spiralée, d'indice 2/5, il y a 2 hélices foliaires.

Forme de transition (fig. 6b)

Les feuilles sont entières, plus grandes que celles de la forme précédente. Les entre-nœuds s'accroissent jusqu'aux dimensions de ceux de la forme lianescente, mais le port érigé persiste. A l'aisselle des feuilles, il y a deux bourgeons, le supérieur pouvant donner éventuellement des fleurs, l'inférieur pouvant donner un rameau de remplacement; ces deux bourgeons restent généralement latents. Le nombre des feuilles pour cette forme est de 7 à 10. La phyllotaxie reste la même.

Forme lianescente

Cette forme est marquée par l'apparition d'une différenciation raméale, et par la perte du port érigé. Elle est d'abord stérile, puis fertile, et ces deux stades doivent être étudiés séparément.

Forme lianescente stérile: les feuilles, entières, ont à leur aisselle 2 bourgeons, l'inférieur donne une vrille croissant en même temps que la feuille; le supérieur évoluera en un axe identique au primaire, si ce dernier est rompu, ou s'il n'a pu trouver un support lui permettant de se diriger vers la lumière. La phyllotaxie est toujours spiralée, d'indice 2/5. Les vrilles sont des axes de 15 à 20 cm de longueur. Elles ne portent que des préfeuilles en écailles, situées en position distale. Elles servent à la fixation de la plante au support. Nous n'avons pu mesurer le temps pendant lequel persiste cette forme stérile. Les plantes ont été conservées pendant près de 3 ans et, bien qu'ayant un développement important, elles n'avaient toujours pas fleuri.

Forme lianescente fertile: la phyllotaxie reste inchangée. A l'aisselle des feuilles, la destinée des deux bourgeons reste la même qu'au premier stade, mais dorénavant les vrilles portent des inflorescences. La vrille porte deux préfeuilles en écailles, mais qui ne se trouvent plus en position distale; à leur aisselle se forment les axes

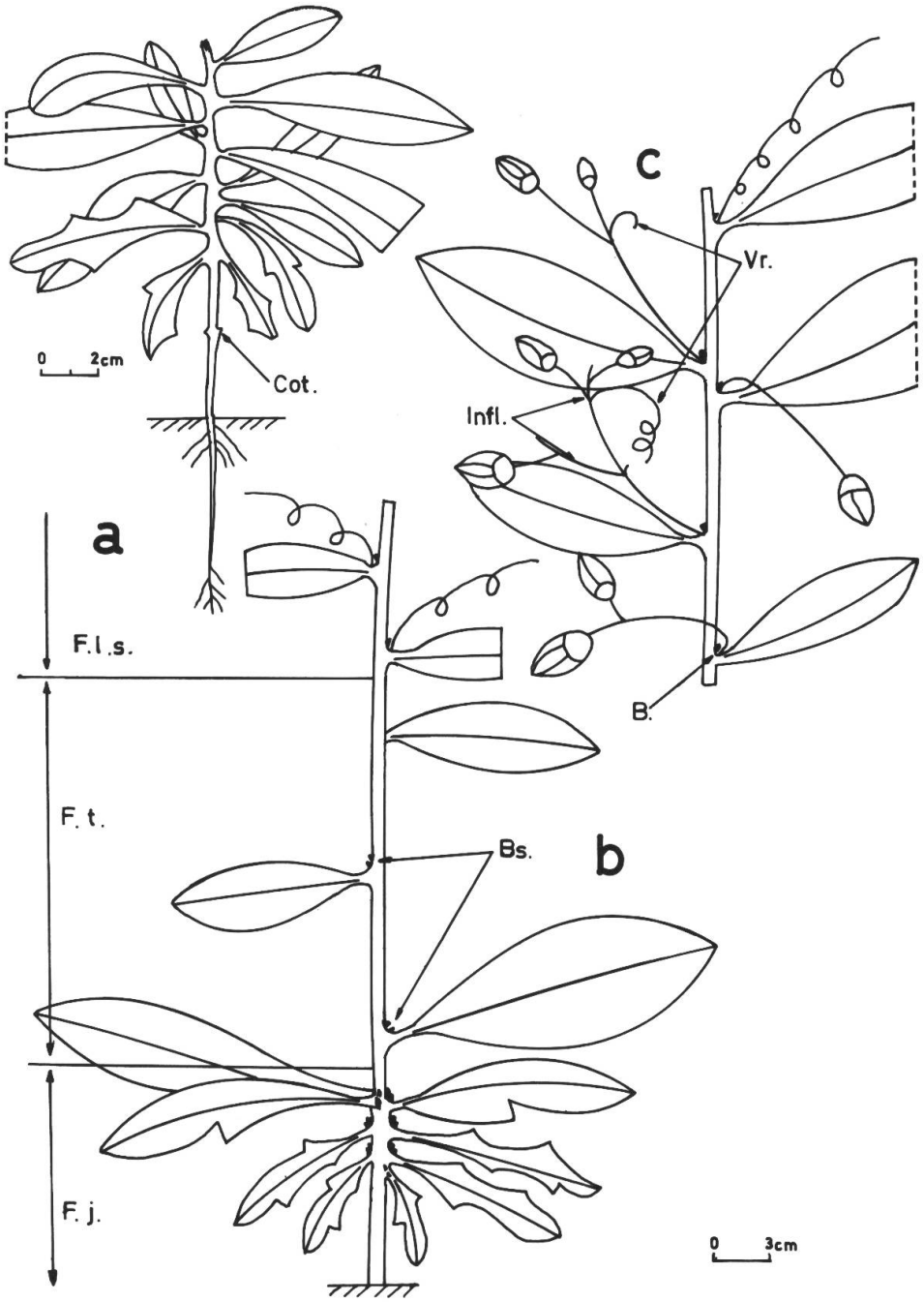

Fig. 6. – *Crossostemma laurifolium* Planchon ex Bentham
a, plantule de cinq mois et demi; **b**, morphologie de la plante; **c**, rameau portant des inflorescences. *B.:* bourgeon donnant un axe de remplacement; *Bs.:* 2 bourgeons à l'aisselle des feuilles; *Cot.:* emplacement des cotylédons; *F.j.l.:* forme de jeunesse; *F.t.:* forme de transition; *F.l.s.:* forme lianescente stérile; *Infl.:* inflorescence; *Vr.:* vrille.

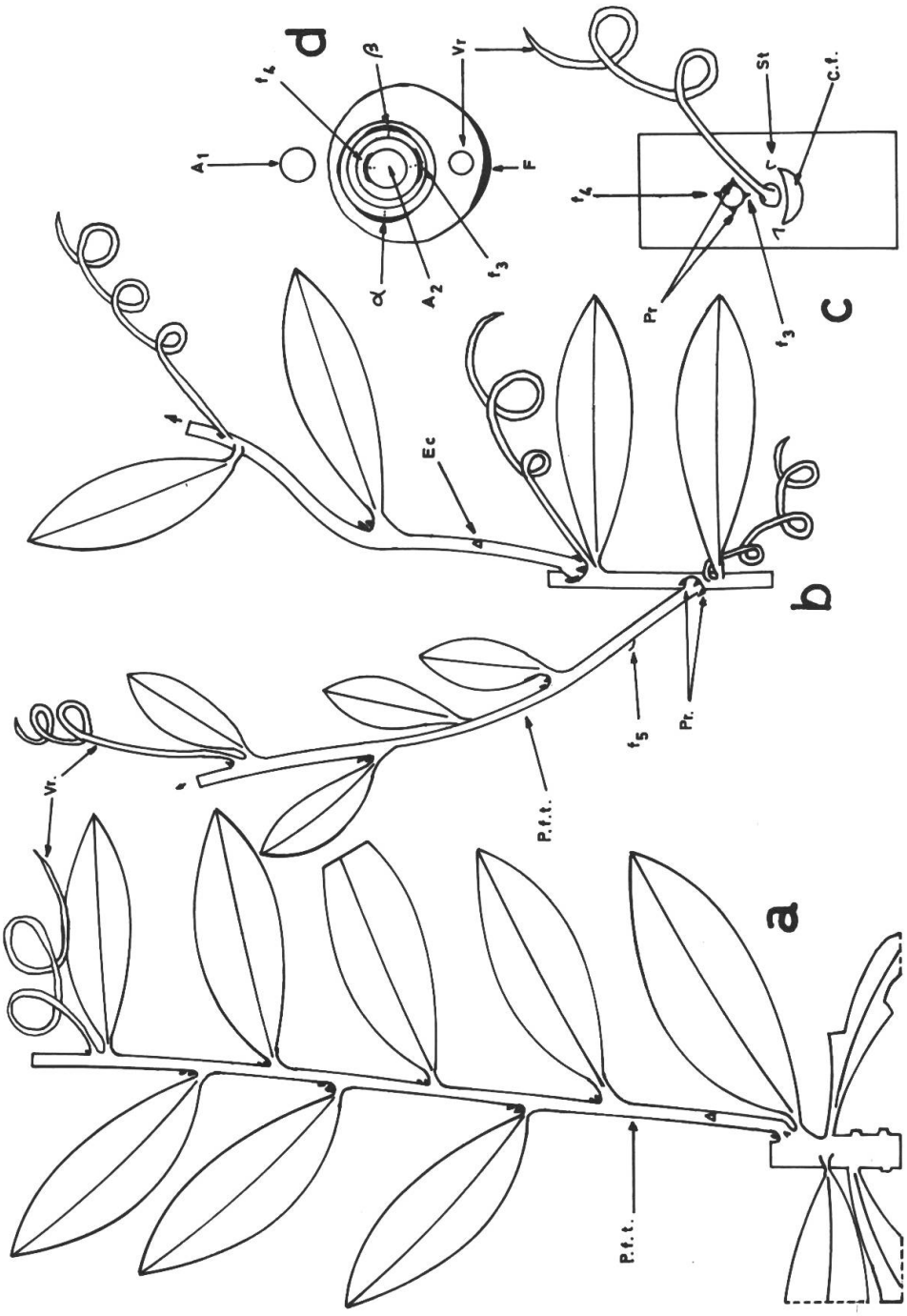

Fig. 7. – *Crossostemma laurifolium* Planchon ex Bentham
a, axillum de la forme de transition; **b**, axillums de la partie lianescente; **c**, détail d'un nœud; **d**, détail de l'emplacement des quatre premières écailles chez un axillum. *C.f.*: cicatrice foliaire; *Ec.*: écaille; *F.*: feuille; *P.f.t.*: passage par la forme de transition; *Pr.*: préfeuilles; *St.*: stipules; *Vr.*: vrille.

florifères portant 3 à 4 fleurs au maximum. Au moment de la croissance des axes florifères, la partie terminale de la vrille avec les écailles correspondant aux feuilles 3 et 4 se dessèche et meurt rapidement. Des axes florifères apparaissent parfois, non plus sur les vrilles, mais sur l'axe primaire, au départ du bourgeon qui donne généralement un rameau de remplacement: 2 à 3 fleurs apparaissent en ligne perpendiculaire à l'axe primaire (fig. 6c).

La croissance rapide de cette plante, rendant aisé l'expérimentation morphologique, nous a permis d'étudier la croissance des axes latéraux à partir de différents niveaux de l'axe primaire. Ce dernier a été sectionné à des niveaux plus ou moins élevés, afin d'obtenir l'entrée en fonctionnement des méristèmes latéraux latents.

Section de la forme de jeunesse: de l'aisselle de la feuille lobée la plus haute, apparaît un axe de remplacement. Celui-ci pourra donner deux ou trois feuilles lobées, mais ceci n'est pas une règle générale. Un certain nombre de pieds ont directement des feuilles entières. Les entre-nœuds sont très courts. Les rameaux axillaires de la forme de jeunesse passent donc par la même forme de transition.

Section de la forme de transition (fig. 7a): la première préfeuille est une écaille, à partir de β on a des feuilles entières, mais ce n'est que vers f7 à f9 qu'elles axillent des vrilles. Donc pour ces rameaux axillaires on a un passage par la forme de jeunesse ou de transition.

Ces deux expériences ont été faites sur des plantes mesurant 50 cm et se trouvant au stade de la forme lianescente stérile.

Section de la forme lianescente (fig. 7b, c, d): sectionnons l'axe dressé dans sa forme lianescente stérile, les bourgeons axillaires des deux dernières feuilles se développent, en produisant d'abord 5 ou 6 écailles, puis 1-5 feuilles entières sans vrilles, puis des feuilles accompagnées d'une vrille. Dans la nature un axe primaire se ramifiant aura des axillums de ce type. Le nouvel axe passe par la forme de transition. Les sections de l'axe au début de la forme lianescente, peuvent donner des résultats différents. Il y a, mais rarement, apparition de fleurs à l'aisselle des feuilles de la forme de transition; parfois même il y a formation d'un rameau florifère à 4-5 entre-nœuds (fig. 8a). Ces axes ayant porté des fleurs sont courts et se terminent par une vrille. D'autres axillums apparaissent, après la chute des fleurs, de l'aisselle des feuilles basales et assureront le relai. La maturité sexuelle est donc virtuellement acquise très tôt, puisqu'elle apparaît chez une forme de transition, à la faveur d'un traumatisme.

Des expériences de bouturage d'axe lianescent ont apporté quelques données nouvelles concernant la croissance des axes latéraux. Dans beaucoup de cas, les axes issus de la bouture portent des feuilles lobées dans leurs parties basales; le retour à la forme de jeunesse est alors particulièrement net (fig. 8b, c).

Cette espèce présente donc les formes.

- de jeunesse qui a un port érigé, une croissance monopodique, et des feuilles lobées, plus complexes que celles de la forme adulte;
- de transition qui a une perte progressive du port érigé. La croissance est monopodique. Les feuilles sont entières;
- lianescente qui comporte une différenciation raméale par apparition de rameaux préhensibles ou vrilles, celles-ci sont le support des inflorescences.

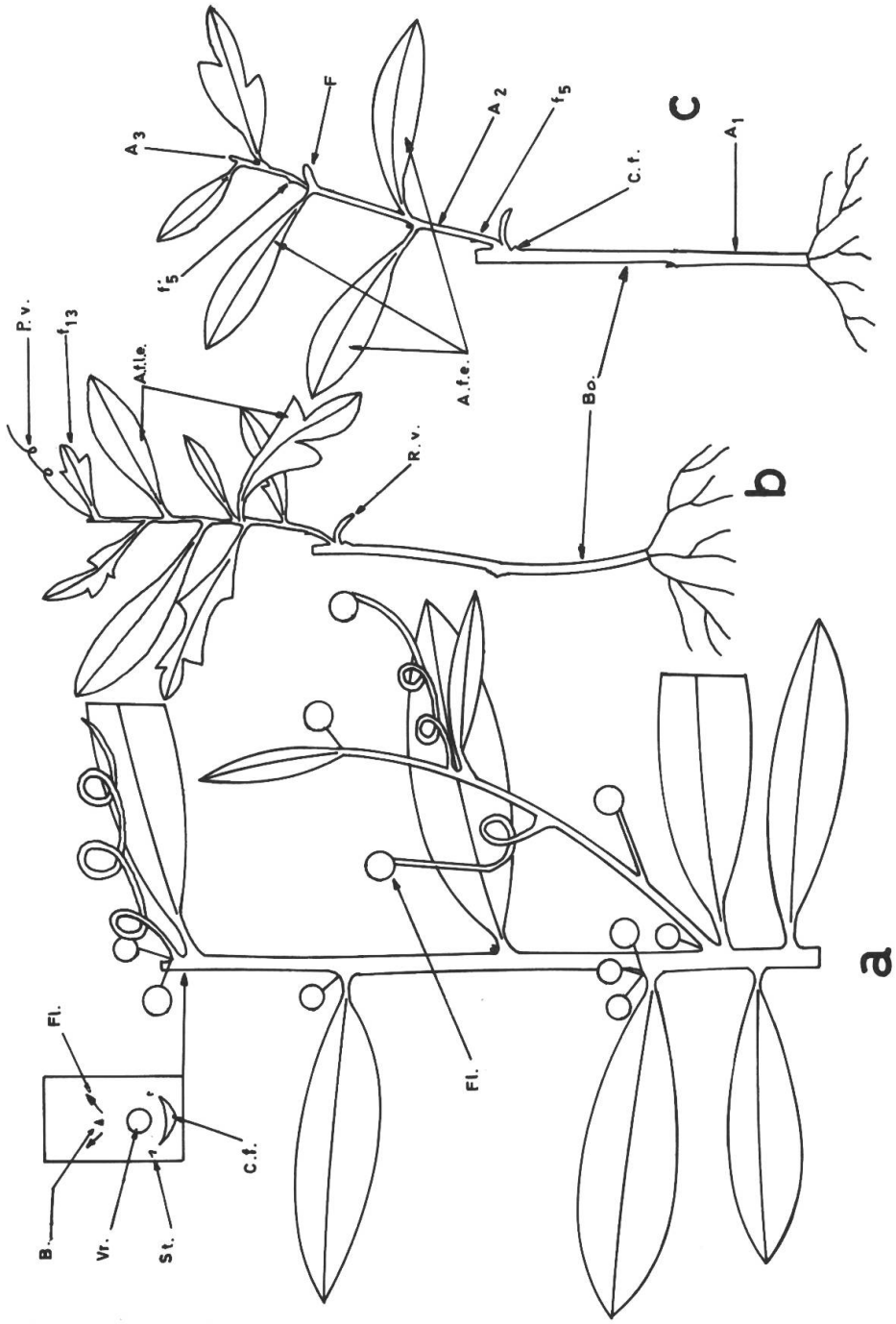

Fig. 8. – *Crossostemma laurifolium* Planchon ex Bentham

a, section d'un rameau primaire au-dessus de la première vrille, apparition d'un axillum portant de nombreuses fleurs; **b**, **c**, réapparition de la forme de jeunesse sur les axes issus de boutures. *A.f.e.*: apparition seulement de feuilles entières; *A.f.l.e.*: alternance de feuilles lobées et entières; *B.*: bourgeon; *Bo.*: bouture; *C.f.*: cicatrice foliaire; *F.*: fin de l'axe A 2; *Fl.*: fleurs; *P.v.*: première vrille; *R.v.*: restant de la vrille; *St.*: stipule; *Vr.*: vrille.

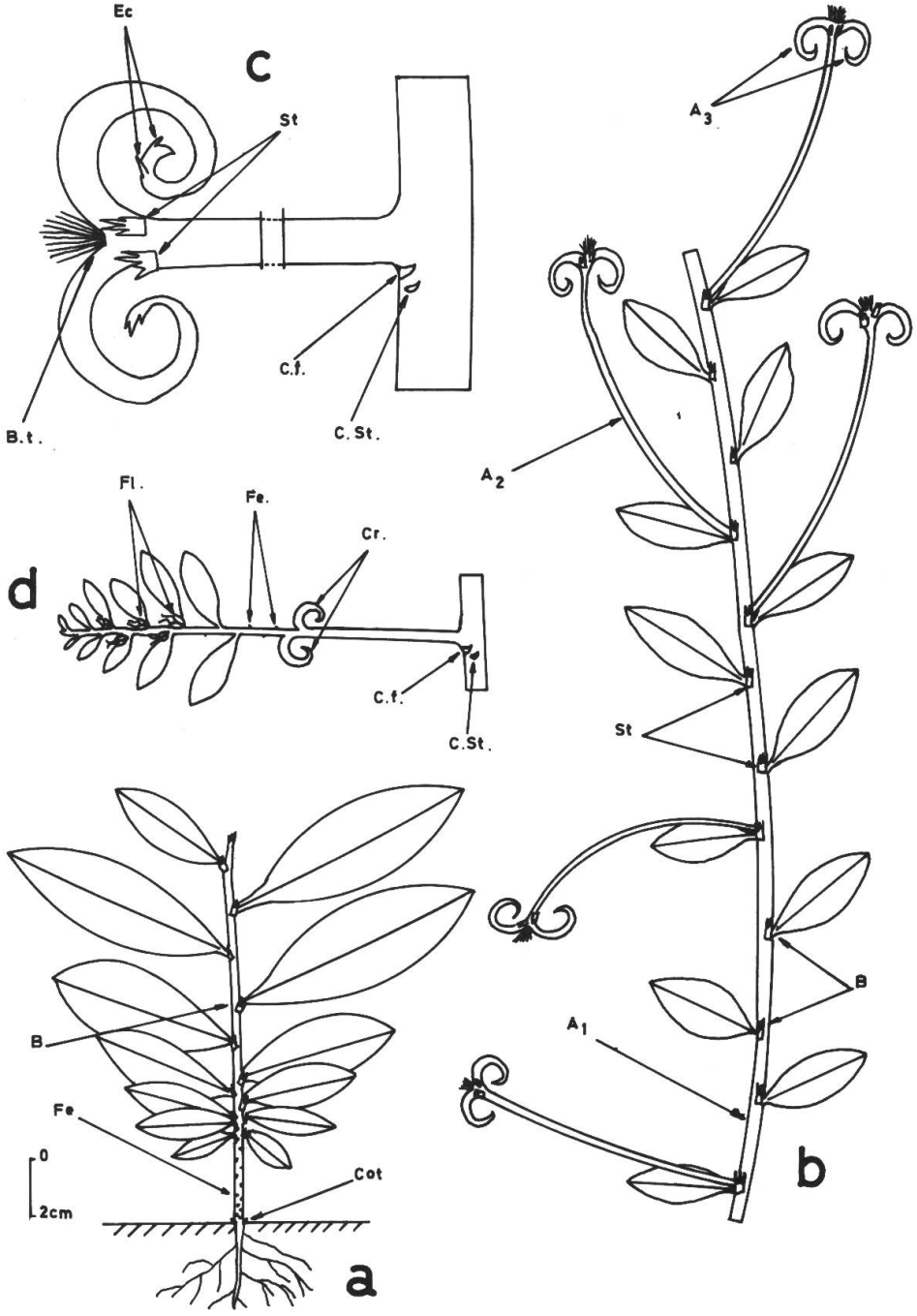

Fig. 9. – *Hugonia planchonii* Hooker fil.
a, forme de jeunesse (plantule d'un an); **b**, forme lianescente; **c**, crochets; **d**, rameau inflorescentiel. *B.:* 1 bourgeon à l'aisselle des feuilles; *B.t.:* bourgeon terminal; *C.f.:* cicatrice foliaire; *C.St.:* cicatrice de la stipule; *Cot.:* emplacement des cotylédons; *Cr.:* crochets; *Ec.:* écailles; *Fe.:* feuilles tombées après l'aoûtement; *Fl.:* fleurs; *St.:* stipules.

5. Hugonia planchonii Hooker fil. (Linacées).

De la Guinée au Nigeria, du Cameroun à l'Angola, et du Soudan à la Tanzanie. Herbier: Adiopodoumé, *Cremers 741;* plantules, *Toilliez 343.*

Forme de jeunesse (fig. 9a)

La germination est hypogée. Les feuilles ainsi que les entre-nœuds s'agrandissent progressivement; l'aisselle des feuilles contient un bourgeon, assurant le remplacement de l'axe primaire si ce dernier est brisé. De part et d'autre des feuilles se trouvent des stipules persistants, pennés, divisés ou subulés. La phyllotaxie est spiralée; d'indice 2/5. La plante reste sous sa forme juvénile pendant un temps très long; à un an et trois mois, les plantules ne mesurent que 18 à 25 cm, tandis qu'au passage à la forme lianescente, elles peuvent atteindre 7 m. Dès que l'aoûtement de l'axe est effectué, il y a abscission des feuilles.

Forme lianescente (fig. 9b)

La forme lianescente est marquée par la formation de rameaux latéraux à crochets.

Axe primaire: les entre-nœuds s'agrandissent; les feuilles par contre, sont beaucoup plus petites que celles de la forme juvénile. A leur base se trouvent les mêmes stipules. La forme lianescente perd également ses feuilles au moment de l'aoûtement de l'axe. Les feuilles ont à leur aisselle un bourgeon qui peut, soit rester latent et donner éventuellement un axe orthotrope de remplacement, soit se développer immédiatement en rameau à crochet, assurant la fixation de la liane et portant les inflorescences. Il y a une périodicité dans l'apparition de ces différents bourgeons; après une période d'"hésitation", l'alternance s'établit: 2 rameaux à crochets, 2 bourgeons latents, 2 rameaux à crochets, etc...

Axillums (axes de remplacement): ils sont identiques à l'axe primaire. A leur base il y a une forme de jeunesse composée de quelques feuilles. Ensuite il y a apparition des rameaux à crochets; leur périodicité, comme au début de la forme lianescente de l'axe primaire, n'est pas bien établie, puis elle se fixe à l'alternance indiquée plus haut.

Axillums (axes à crochets) (fig. 9c): ces axes sont formés précocement et ont une croissance rapide, tout au moins jusqu'à la formation des crochets. Le premier entre-nœud mesure 15 à 20 cm, terminé par les préfeuilles qui sont subopposées et restent à l'état d'ébauches. A leur aisselle se forme un axe à croissance limitée qui se recourbe en crochet. Les préfeuilles sont à la partie apicale du crochet.

Si pour cette espèce le nombre de crochets est de 2, pour le *H. platysepala,* il est de 3, alternes et non subopposés. A part cette petite différence, l'architecture reste la même. Le bourgeon terminal reste à l'état latent, pendant un temps variable, puis il continuera sa croissance en un axe feuillé stipulé. Ce n'est pas un passage par la forme de jeunesse, la phyllotaxie étant ici distique, et non spiralée. Cependant, par suite d'une rupture de l'axe au-dessus d'un rameau à crochet, celui-ci peut se dédifférencier en un rameau de remplacement, qui après un court passage par la forme de jeunesse, sera à nouveau porteur de rameaux axillaires à crochets. La phyllotaxie

redevient spiralée. S'il n'y a pas rupture de la tige principale, l'axe à crochets poursuit lentement sa croissance, qui est indéfinie, et donne à l'époque de la floraison des inflorescences axillaires (fig. 9d).

En résumé les deux formes que l'on rencontre chez cette plante sont:

- la forme de jeunesse qui est érigée, à croissance monopodique et peut atteindre une hauteur de 7 m. Les feuilles sont grandes;
- la forme lianescente dont la croissance est aussi monopodique, les feuilles sont beaucoup plus petites et séparées par des entre-nœuds beaucoup plus longs. Elle présente une différenciation raméale, les rameaux plagiotropes présentent des crochets axillaires, et sont porteurs des inflorescences.

Les axes de remplacement présentent un retour à la forme de jeunesse à leur base, ce sont des réitérations.

6. Triphyophyllum peltatum (Hutch. & Dalz.) Airy Shaw (Dioncophyllacées).

De la Sierra Leone à la Côte-d'Ivoire.
Herbier: Forêt de Taï, *Aké Assi 4035;* rive droite du Sassandra à Tapéguhé, *Guillaumet 1760.*

Forme de jeunesse

Le tégument séminal renferme les cotylédons et est entouré d'une grande aile, permettant une meilleure dissémination de la plante. La germination est épigée. La radicule et l'hypocotyle sortent de la partie basale renflée de la graine, les cotylédons restent enfermés; ce n'est qu'après un bon enracinement que l'épicotyle se développe. La plantule à des nœuds très rapprochés, distants de 2 à 3 mm. La phyllotaxie de cette liane est spiralée, d'indice 2/5, formant 5 hélices foliaires, bien visibles quand on établit le diagramme de la position des feuilles.

On rencontre, chez la forme de jeunesse, deux types de feuilles: d'abord les "feuilles entières" qui sont les plus nombreuses; de temps en temps on voit apparaître les "feuilles à glandes". C'est la forme lianescente qui porte le troisième type de feuilles, les "feuilles à crochets" dont nous parlerons plus loin. Schmid (1964) étudie le développement des feuilles des trois types et leur homologie. Menninger (1965) montre l'utilité particulière de chacune des trois sortes de feuilles chez le *Triphyophyllum.* Enfin, Cusset (1970) donne une étude très approfondie de ces différents types foliaires de *Triphyophyllum,* que nous allons maintenant examiner successivement. Le système racinaire peu important chez les jeunes plantes, est formé d'une racine pivotante noire, ne portant que quelques racines secondaires.

Les "feuilles entières" (fig. 10a): au cours de la croissance, les "feuilles entières", successivement formées sont de plus en plus grandes. Les premières formées sont oblongues, oblancéolées, mais les suivantes sont peu à peu acuminées. Cusset, dans ses "Remarques sur des feuilles de Dicotylédones" (1970) a étudié le pétiole du *Triphyophyllum.* Il note qu'il ne s'agit pas d'un véritable pétiole, mais d'une

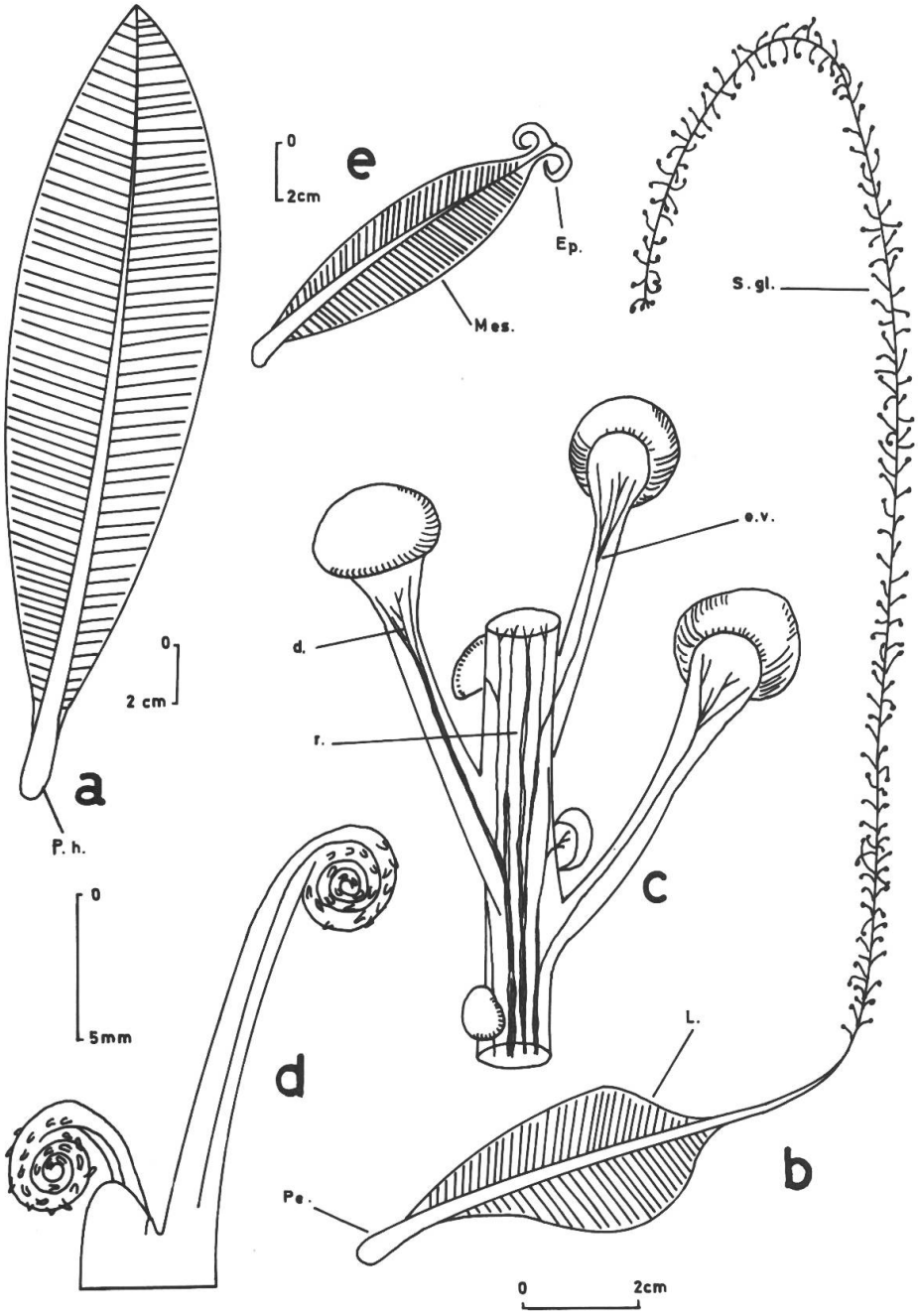

Fig. 10. – *Triphyophyllum peltatum* (Hutch. & Dalz.) Airy Shaw
a, feuille entière; **b**, feuilles à glandes; **c**, système glandulaire (d'après C.R. Metcalfe); **d**, jeunes feuilles à glandes (d'après R. Schmid); **e**, feuilles à crochets. *d.:* éléments vasculaires se divisant en fines branches dans la tête de la glande; *e.v.:* éléments vasculaires dans le pédoncule; *Ep.:* épilimbe; *L.:* limbe à géotropisme nul; *P.h.:* production hypopodiale; *P.e.:* pétiole; *r.:* rassemblement des éléments vascularisés dans la nervure médiane; *S.gl.:* système à géotropisme négatif.

production hypopodiale, homologue d'une base foliaire, ce qui explique le niveau de l'articulation foliaire (entre les hypo- et mésopodium).

Toutes les jeunes feuilles sont colorées en rouge, probablement par des anthocyanes; cette coloration persiste tant qu'il y a allongement du limbe, et à mesure qu'il se termine, apparaît un changement vers le vert. C'est ainsi que l'on voit la teinte verte gagner peu à peu de la base du limbe à l'apex, l'allongement se faisant par l'apex de la feuille. La durée de la vie de ces feuilles est d'environ un an. A l'aisselle des feuilles entières se trouve une série verticale de 3 bourgeons, le médian étant le plus développé; c'est celui qui donnera un rameau axillaire, en cas de rupture de l'axe primaire; si ce dernier est vigoureux, 1 ou 2 axes secondaires peuvent se former. Les autres bourgeons restent à l'état latent.

Les "feuilles à glandes" (fig. 10b, c, d): elles n'apparaissent parmi les premières que rarement, sans que nous ayons pu déterminer les règles qui président à leur apparition. Il ne paraît pas y avoir de rythme dans l'apparition de telles feuilles, leur nombre peut varier de 1-2 à 5-6 entre deux séries de "feuilles entières". Il y a seulement une tendance à l'apparition en groupe, qui suggère un déterminisme externe. Elles apparaissent plus facilement quand la plante est dans un endroit ombragé. Ce doit être une des raisons pour lesquelles nous les rencontrons chez les formes de jeunesse qui poussent en sous-bois et rarement chez les formes lianescentes qui sont héliophiles. En ce qui concerne les bourgeons axillaires des "feuilles à glandes", en raison du très petit nombre de pieds en notre possession, il ne nous a pas été possible de vérifier si ces bourgeons sont fonctionnels.

Ces feuilles sont formées d'après Cusset (l.c.), de la base au sommet, par un "pétiole" hypopodial, une région plus ou moins aplatie et un axe orthotrope, porteur de nombreuses glandes vascularisées (Metcalfe 1952). Il paraît assuré que la région élargie est homologue d'un "néo-limbe", la région glandulaire correspond aux "crochets" distaux du type des "feuilles à crochets". Ce type de feuilles peut atteindre 35 cm de long. Mais si les feuilles entières et la partie du limbe de la feuille à glandes ont un géotropisme nul, celui de la partie glandulaire est négatif.

Schmid (1964) montre la constitution du système glandulaire. "Ce dernier est formé d'un axe qui est la nervure médiane du limbe, support des glandes rouges placées au bout d'un court pédoncule. Elles sont vascularisées, et peuvent être sessiles et multicellulaires". Les glandes sont insérées tout autour de l'"axe", il y a perte de la dorsiventralité. La préfoliaison est circinée, à l'image des frondes de fougères, mais l'enroulement est dirigé vers l'extérieur, contrairement aux fougères, De ces glandes sort un liquide gluant, sur lequel viennent se coller les insectes; ceux-ci ne sont pas digérés, mais restent intacts. La nervure se divise souvent en donnant un apex bifide. Leur abscission, plus rapide que celles des autres types de feuilles, se fait environ 3 mois après, l'émission. Sur les parties âgées défeuillées de la forme de jeunesse, on ne peut distinguer la cicatrice foliaire des deux types de feuilles, les pétioles étant identiques et ayant le même mécanisme d'abscission. Il serait fort utile d'étudier plus précisément la position de ces feuilles à glandes. Pour cette étude il conviendrait de marquer les emplacements de ce type de feuilles à mesure qu'elles apparaissent. A la fin de la forme de jeunesse, on déroulerait l'écorce et on aurait un schéma des différents emplacements. Il serait alors possible de voir si les 5 hélices foliaires sont capables de porter des feuilles à glandes, et comment se présentent les groupements de feuilles à glandes.

Forme de transition

Après la forme de jeunesse, dont la croissance dure environ 3 ans, il y a une courte forme de transition. Les feuilles sont entières, au nombre de 4 ou 5, de dimension réduite à 25-30 cm. A leur aisselle se trouve une série verticale de 3 bourgeons. Les entre-nœuds grandissent fortement pour atteindre les dimensions de ceux de la forme lianescente.

Forme lianescente

L'axe principal et ses feuilles: l'axe porte des entre-nœuds distants de 10 à 20 cm; un nouveau type de feuilles, les "feuilles à crochets", caractérise la forme lianescente (fig. 10e). Cusset (1970) a étudié ce type de feuilles et surtout sa nervation: après la production hypopodiale (ce qui semble être le pétiole), la feuille est divisée en régions, une région basale ou mésolimbe et une région distale, homologue d'un épilimbe. C'est cette dernière partie qui s'élargit, formant les "crochets" caractéristiques, situés de part et d'autre de la nervure médiane, qui forme un apex bien visible.

Axillums: à l'aisselle des feuilles, il y a 3 bourgeons en série verticale; c'est le deuxième qui donnera le rameau axillaire. Chez les différents axillums, le développement commence par une forme de jeunesse (fig. 11a), ce sont des réitérations. D'abord chez ceux de la forme de jeunesse; ils ont un début de croissance identique à celui de l'axe primaire, mais de moindre longueur, 10 à 20 cm. Cette ramification est normale, bien que non constante, car il n'est pas nécessaire qu'il y ait rupture du premier axe. D'autre part, c'est par une forme de jeunesse typique mais brève, que commencent les axillums de la forme de transition et lianescente; elle aura au maximum 10 cm de longueur et généralement beaucoup moins. Le nombre de feuilles peut varier de 3-4 à une vingtaine. L'axillum commence son développement, puis reste stationnaire à 2-4 feuilles, si l'axe porteur poursuit son ascension vers la cime des arbres. Si au contraire, il retombe sur le sol, ce sont des axillums qui à leur tour tenteront de grimper et poursuivront alors leur développement. Durant ce retour à la forme de jeunesse, au départ des axillums, on rencontre parfois des "feuilles à glandes", elles peuvent être aussi bien une préfeuille que située entre quelques feuilles entières. Chez ces rameaux axillaires, le sens des hélices foliaires n'est pas fixe, on rencontre aussi bien homodromie qu'antidromie.

Pour favoriser la croissance des bourgeons axillaires 1 et 3 restant généralement latent, sectionnons un rameau lianescent, puis enlevons le second bourgeon de chaque nœud. Dans ce cas, c'est le bourgeon 1, le plus proche de la feuille, qui fonctionne. Sur cet axe la préfeuille α est soit une écaille, soit une feuille entière; β est une feuille entière. Dès f3, on a des feuilles à crochets. En éléminant les deux premiers bourgeons, le troisième va croître, donnant un axe sur lequel les préfeuilles et f3 sont des écailles, f4 une feuille entière, f5 et les suivantes des feuilles à crochets. Donc pour ces axillums, il n'y a pas un retour à la forme de jeunesse caractéristique, mais plutôt un retour à la forme de transition. De plus, la forme lianescente s'établit très rapidement, cependant cette forme de transition comporte plus de feuilles chez le rameau issu du troisième bourgeon.

Sexualité (fig. 11b): la plante n'atteint sa maturité sexuelle que vers 7-8 ans dans les conditions de l'abri d'Adiopodoumé. Les rameaux inflorescentiels ne présentent pas de retour à la forme de jeunesse, sauf quelques exceptions dues au

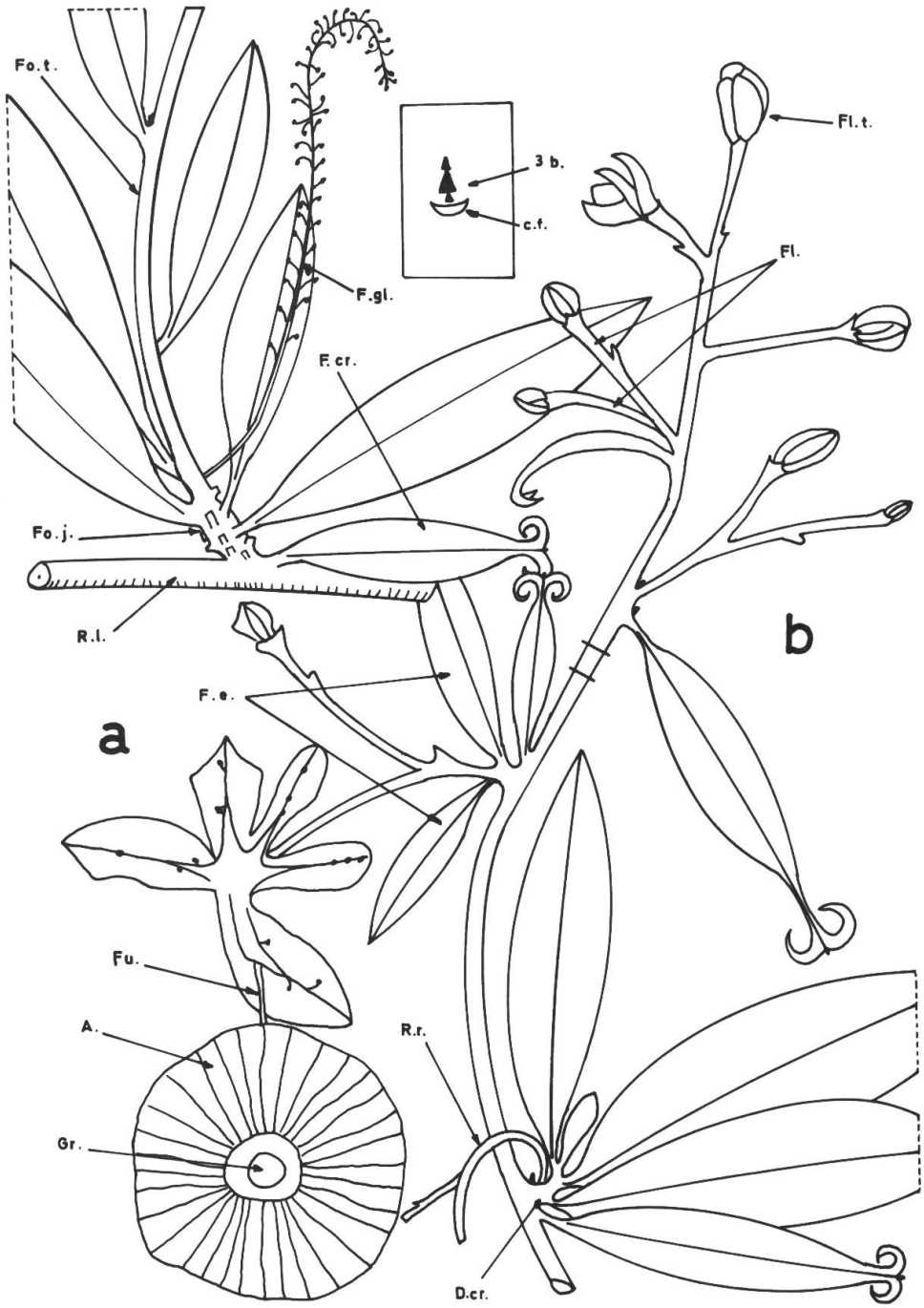

Fig. 11. – *Triphyophyllum peltatum* (Hutch. & Dalz.) Airy Shaw.
a, passage par la forme de jeunesse chez les axillums; **b**, rameau inflorescentiel. *A.:* aile; *b.:* bourgeons; *c.f.:* cicatrice foliaire; *D.cr.:* début de croissance du premier bourgeon après la fructification; *F.cr.:* feuille à crochets; *F.e.:* feuilles entières tombées avant la différenciation en rameau inflorescentiel; *F.gl.:* feuille à glandes; *Fl.:* fleurs issues des premier et deuxième bourgeon à l'aisselle des feuilles à crochets; *Fl.t.:* fleur terminale; *Fu.:* funicule; *Fo.j.:* forme de jeunesse; *Fo.t.:* forme de transition; *Gr.:* graine; *R.l.:* rameau lianescent; *R.r.:* restant du rameau inflorescentiel.

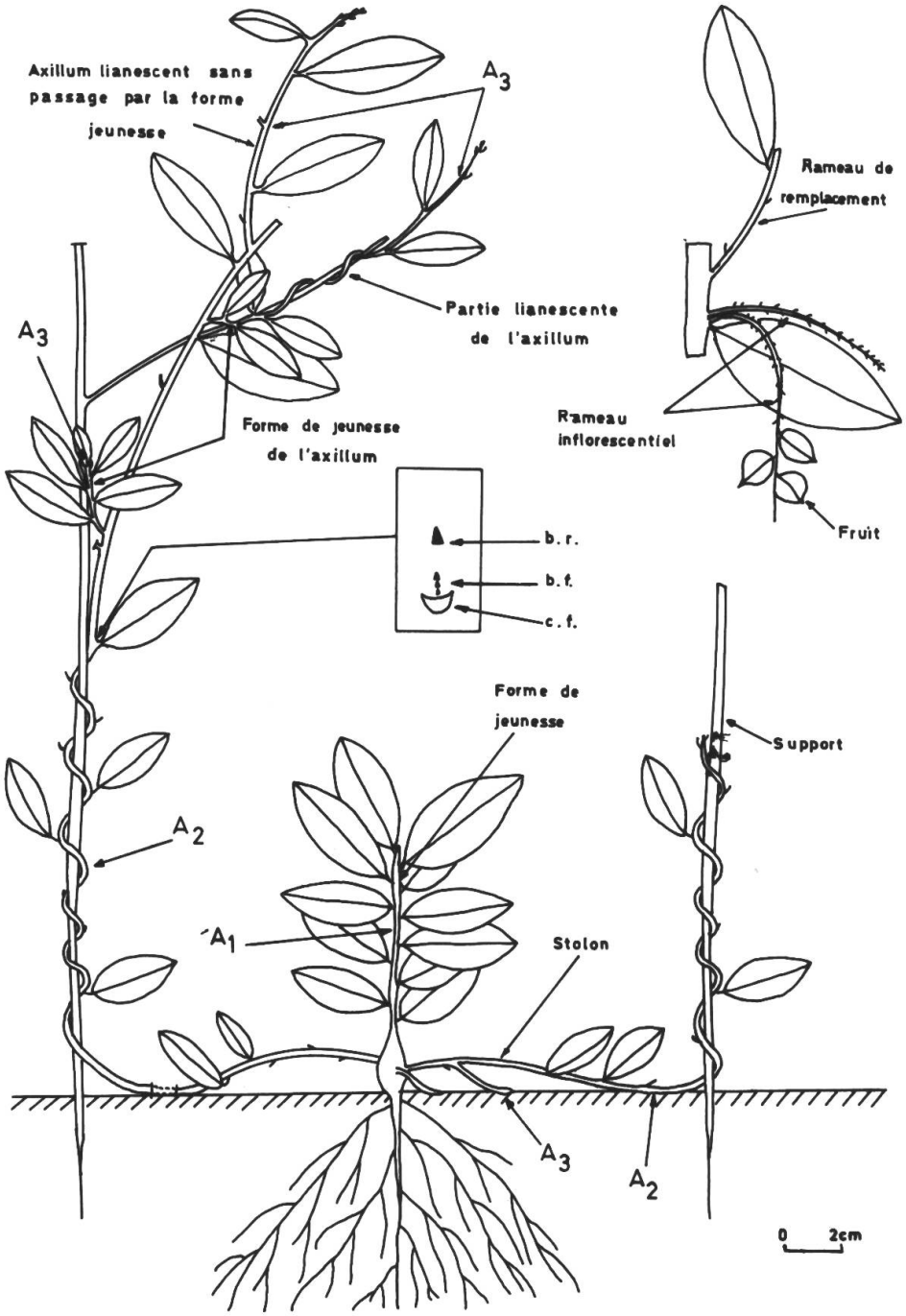

Fig. 12. – *Neostachyanthus occidentalis* Keay & Miège
Morphologie de la plante
B.f.: bourgeon florifère; *B.r.:* bourgeon donnant un rameau de remplacement; *c.f.:* cicatrice foliaire.

fait que le bourgeon s'était déjà développé avant la différenciation en rameau florifère. L'inflorescence axillaire se développe au départ du bourgeon médian de la lignée verticale, mais parfois une autre inflorescence se formera à partir du bourgeon situé le plus près de la feuille. Elle comporte de 2 à 4 fleurs. L'inflorescence peut être aussi terminale sur des axes au moins d'ordre IV. Les feuilles axillant les rameaux florifères sont à "crochets", mais l'axe, comme les feuilles, sont de taille plus petite, et il en est de même pour les entre-nœuds. A la fin de la floraison et de la fructification, à l'aisselle de presque chaque feuille à crochet du rameau, ayant porté des axes florifères, le bourgeon le plus près de la feuille s'il n'a pas donné une inflorescence, ou si oui, alors le plus éloigné, commence à se développer pour donner un axe végétatif.

Pour cette plante curieuse par ses différentes feuilles, nous rencontrons les formes:

- de jeunesse qui est érigée et en général non ramifiée. Elle possède de grandes feuilles entières très peu espacées. La croissance est monopodique. On remarque la présence de feuilles spéciales ou feuilles à glandes;
- de transition qui possède les feuilles de la forme de jeunesse, mais l'espacement est celui de la forme lianescente et elle perd progressivement le port érigé;
- lianescente dont la croissance est monopodique. Les entre-nœuds sont longs. Les feuilles sont plus petites que dans les formes précédentes et d'un type différent. Les inflorescences sont axillaires et quelques fois terminales.

Il y a un passage par la forme de jeunesse à la base de tous les rameaux axillaires.

7. **Neostachyanthus occidentalis** Keay & Miège (Icacinacées).

De la Côte-d'Ivoire au Nigeria.
Herbier: Tiassalé, *Aké Assi 4412;* plantules, *Cremers 608.*

Forme de jeunesse (fig. 12)

La germination est épigée; les cotylédons sont de forme arrondie. Il se forme de 8 à 13 feuilles durant la première phase de croissance de la plante. Les deux premières feuilles sont décussées par rapport aux cotylédons. Il arrive souvent que des feuilles ne se développent pas et restent à l'état d'écailles. A l'aisselle des feuilles, il y a une série verticale ascendante de 4 bourgeons. La phyllotaxie est spiralée, d'indice 2/5. Le système racinaire, important, est formé d'une racine pivotante et d'un chevelu de très nombreuses racines fasciculées. La forme de jeunesse atteint une hauteur d'environ 10 cm et 7 mois, en moyenne, lui sont nécessaire pour atteindre cette dimension.

Forme de transition (fig. 12)

Pour le *Neostachyanthus occidentalis* la forme de transition n'apparaît que rarement. Les feuilles de la forme de jeunesse axillent plus généralement un certain

nombre de rameaux lianescents. Ce n'est que chez deux pieds sur la trentaine observée, que l'on voit l'axe primaire se transformer en axe lianescent; on peut alors observer une courte forme de transition dont les feuilles diminuent de taille, tandis que les entre-nœuds s'agrandissent. L'apex primaire, s'il ne se différencie pas en axe lianescent, se nécrose et meurt.

Forme lianescente (fig. 12)

Les rameaux lianescents sont quelquefois des prolongements de l'axe juvénile, mais la plupart sont des axillums, qui ont pris naissance à l'aisselle des cotylédons ou des premières feuilles de la forme de jeunesse. Par sa ramification basitone, le *Neostachyanthus* a plus un port de buisson que de liane. Comme nous le verrons les rameaux lianescents sont courts et la plante n'atteint pas le sommet des arbres.

Axillums secondaires ou tertiaires: ce sont des rameaux qui rampent jusqu'à ce qu'ils aient trouvé un support. Environ tous les trois mois apparaissent 1 à 3 nouveaux axes rampants qui sont de véritables stolons. Il arrive parfois qu'ils prennent naissance aux nœuds inférieurs de rameaux rampants formés antérieurement. Peu à peu à la hauteur des cotylédons et de la première paire foliaire l'axe se renfle, et c'est à ce niveau que partiront la plupart des axillums. La phyllotaxie est aussi spiralée, d'indice 2/5. A l'aisselle des feuilles, il y a une série verticale ascendante de 4 bourgeons. Le premier, légèrement séparé des autres, donnera naissance aux axes tertiaires et quaternaires. Les autres bourgeons donnent des axes floraux, à maturité sexuelle de la plante, et quand le bois est bien aoûté. Les stolons peuvent avoir une longueur de 10 mètres avant de s'enrouler sur une plante support. Ils ne s'enracinent pas, sauf si une blessure vient à se produire, mais il n'y a pas d'enracinement de l'axe au moment où il grimpe sur la plante support.

Axillums d'ordre supérieur aux précédents: ces axillums se trouvent sur des axes déjà installés dans la plante support. Ils sont, comme les précédents, éminemment variables. Si l'axe porteur est sectionné ou s'il ne trouve pas de support lui permettant de s'élever, les axillums, au lieu d'avoir un début de croissance par allongements successifs, sont d'emblée lianescents; les préfeuilles et f3 sont des écailles. Les deux types d'axillums lianescents sont différents par leur lieu d'émission et par leurs destinées.

1. Les rameaux lianescents issus de la base de la plante sont d'ordre II ou III, rampent sur le sol, jusqu'au moment où ils rencontrent un support. Leur destinée est donc d'accroître latéralement la touffe formant la plante.

2. Les rameaux lianescents issus des parties adultes sont d'ordre III, IV et plus. Ils sont plus courts, et de ce fait, restent sur le support auxquels ils sont accrochés.

Les inflorescences sont axillaires sur les rameaux lianescents, elles sont issues des 3 bourgeons se trouvant près des feuilles et restés latent jusqu'à l'époque de floraison.

Les différentes formes de cette liane sont:

– de jeunesse qui est érigée et porte de grandes feuilles. La croissance est monopodique, avec émission de nombreux stolons basilaires;

– de transition: dans quelques cas, l'axe juvénile poursuit sa croissance et passe par une forme où les feuilles diminuent de taille et les entre-nœuds s'allongent;
– lianescente dont les feuilles sont petites, et il y a de nombreuses ramifications portant des inflorescences axillaires.

Il y a un retour à la forme de jeunesse à la base des rameaux latéraux.

8. Pyrenacantha mangenotiana J. Miège (Icacinacées).

En Côte-d'Ivoire, aussi du Gabon au Zaïre.
Herbier: Adiopodoumé, *Aké Assi 4220.*

Forme de jeunesse (fig. 13)

Axe primaire: la germination est hypogée. La forme de jeunesse pousse par accroissements successifs. Le bourgeon apical peut se dessécher au cours d'un arrêt de croissance, un bourgeon axillaire croît alors et le remplace. Les préfeuilles de ce nouvel axe sont égales à des écailles. A l'aisselle des feuilles se trouvent 2 bourgeons. La forme de jeunesse atteint une quinzaine de centimètres et est composée de 1 à 3 articles portant au total de 8 à 15 feuilles. La phyllotaxie est spiralée, d'indice 2/5.

Axillums: de nombreux rameaux axillaires peuvent croître sur l'axe juvénile, mais cela ne se produit qu'au moment où la plante est lianescente et atteint 2 à 3 m. Ces axillums seront étudiés ci-dessous.

Forme lianescente (fig. 13)

Axe principal: après la forme de jeunesse, le passage à la forme lianescente se fait par accroissement progressif des entre-nœuds, sans qu'il y ait de forme de transition. La croissance est monopodique. La liane atteint 3 à 4 m et n'arrive pas à la frondaison des arbres. Les feuilles (c. f.) ont à leur aisselle une série verticale ascendante de 4 bourgeons, le premier donnant un axe de remplacement (b. r.), les 3 autres des bourgeons florifères (b. f.). La liane est volubile mais la pilosité des tiges et des feuilles dirigée vers la partie inférieure de la plante, permet un meilleur accrochage sur le support. Cette pilosité existe aussi chez la forme de jeunesse, mais elle ne sert pas à l'accrochage de la plante.

Rameaux axillaires: dès que la plante a atteint sa forme lianescente, qui marque aussi sa maturité sexuelle, des rameaux axillaires apparaissent aussi bien à partir de la zone de jeunesse, qu'à partir de la zone adulte.

a) Rameaux axillaires de la forme de jeunesse: quand la plante a atteint une longueur de 2 à 3 m, à l'aisselle de la forme de jeunesse, se développent des feuilles des stolons; il ne nous a pas été possible de savoir s'ils se développaient aussi à l'aisselle des cotylédons. Les stolons, au nombre de 1 à 4, se redressent après avoir trouvé un support. Sur ces axes secondaires la majorité des feuilles se développent, mais quelques unes restent à l'état d'écailles. A leur aisselle se trouvent une série ascendante de 4 bourgeons. Les stolons se ramifient beaucoup, les axillums

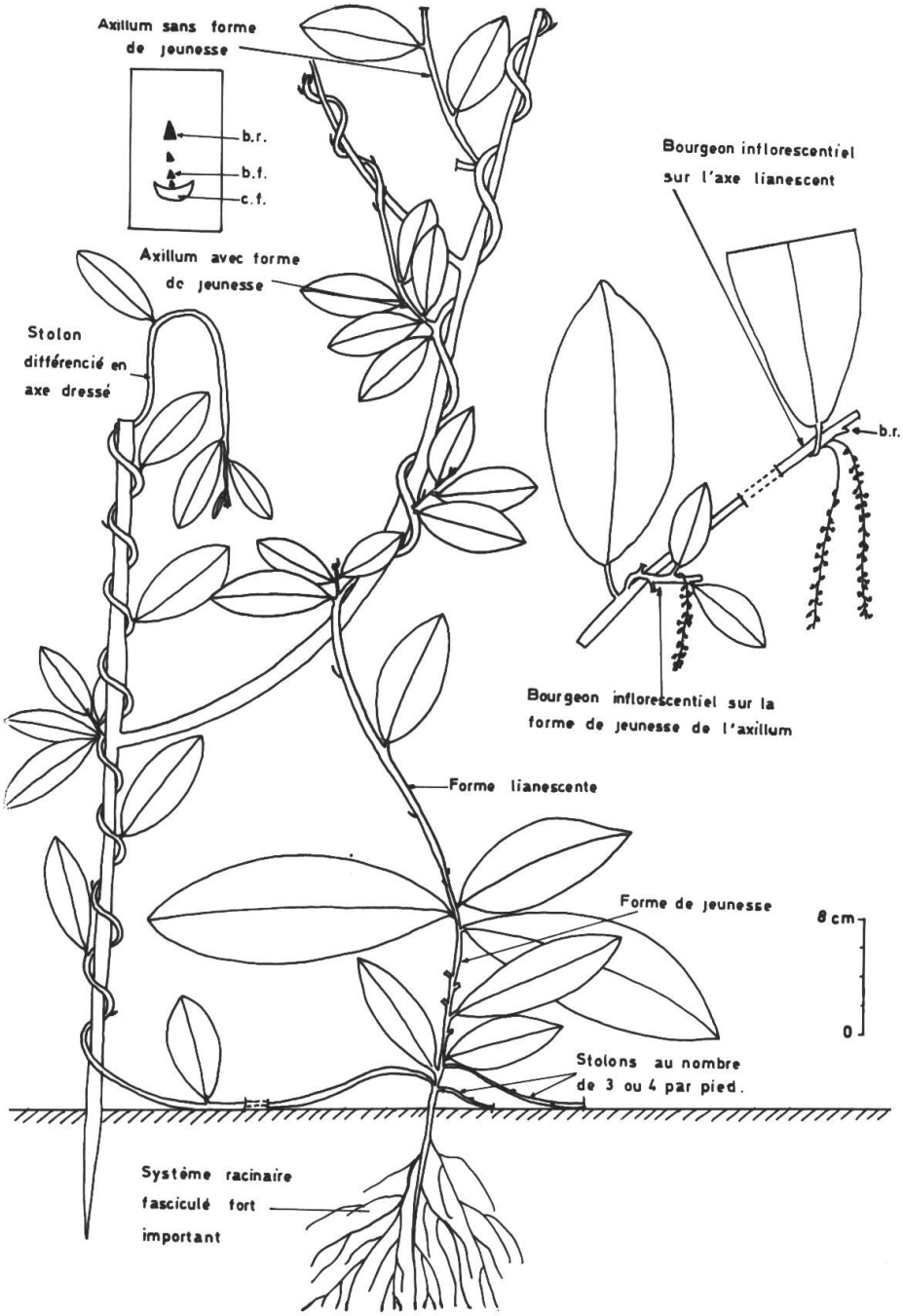

Fig. 13. – *Pyrenacantha mangenotiana* J. Miège
Morphologie de la plante
b.f.: bourgeons florifères; *b.r.:* bourgeon de remplacement; *c.f.:* cicatrice foliaire.

ont leurs préfeuilles, et souvent la f3, en écailles. Ces rameaux peuvent suivre 2 modes de développement:

- soit rester courts et ne comporter que 3 à 4 feuilles assimilatrices; l'arrêt de croissance est inexpliqué;
- soit croître de façon ininterrompue, en rameau lianescent.

b) Rameaux axillaires de la forme lianescente: ceux-ci sont de deux sortes, les uns donnant des rameaux de remplacement, les autres des rameaux inflorescentiels.

Rameaux de remplacement (b. r.): les préfeuilles, même parfois f3 et f4, restent à l'état d'ébauches chez ces rameaux issus du premier bourgeon de la série verticale. Ceux-ci sont lianescents dès le départ. Mais dans certains cas, il y a croissance d'un rameau portant 2 à 3 feuilles, puis un arrêt de croissance, durant un temps variable; ce n'est qu'ensuite que l'apex donnera un axe lianescent. Dans ce cas il y a un retour à la forme de jeunesse à la base de l'axe, cet axe est alors une réitération.

Rameaux inflorescentiels (b. f.): ils sont issus des trois derniers bourgeons. Le premier croît en un axe court à 2 feuilles. Après un arrêt de croissance, l'inflorescence terminale apparaît. Pour les deux derniers, l'inflorescence apparaît à l'aisselle de la feuille sans qu'il y ait d'abord de croissance végétative. La maturité sexuelle de la plante est atteinte dès la deuxième année. Les inflorescences sont axillaires et apparaissent aux aisselles des premières feuilles de la forme lianescente; toutefois il n'a pas été observé d'inflorescences chez la forme juvénile.

Nous rencontrons donc chez cette liane:

- une forme de jeunesse qui est érigée et possède de grandes feuilles, la croissance est en général monopodique, mais parfois, par dessèchement apical, elle est sympodique. Les stolons ne commencent leur croissance qu'au moment où la plante atteint une taille de 2 à 3 m;
- une forme lianescente dont les feuilles sont plus petites. La croissance reste monopodique. Les inflorescences sont axillaires et ceci très précocement, dès les premières feuilles de la forme lianescente.

En comparant les morphologies des *Neostachyanthus* et *Pyrenacantha* on s'aperçoit qu'elles sont proches. Cependant il y a deux différences:

- la croissance de l'axe juvénile ne se poursuit pas au-delà de la forme de jeunesse, dans la majorité des cas chez le *Neostachyanthus.* Elle se poursuit toujours chez le *Pyrenacantha;*
- la croissance des stolons se fait quand la plante est à l'état juvénile chez le *Neostachyanthus,* et seulement quand le pied est devenu lianescent chez le *Pyrenacantha.*

9. Dioscoreophyllum cumminsii (Stapf) Diels (Menispermacées).

De la Guinée au Zaïre, et même au Soudan.
Herbier: Youkou, *Guillaumet 1825;* Guiglo, *Miège 3082;* Guiberoua, *Cremers 774.*

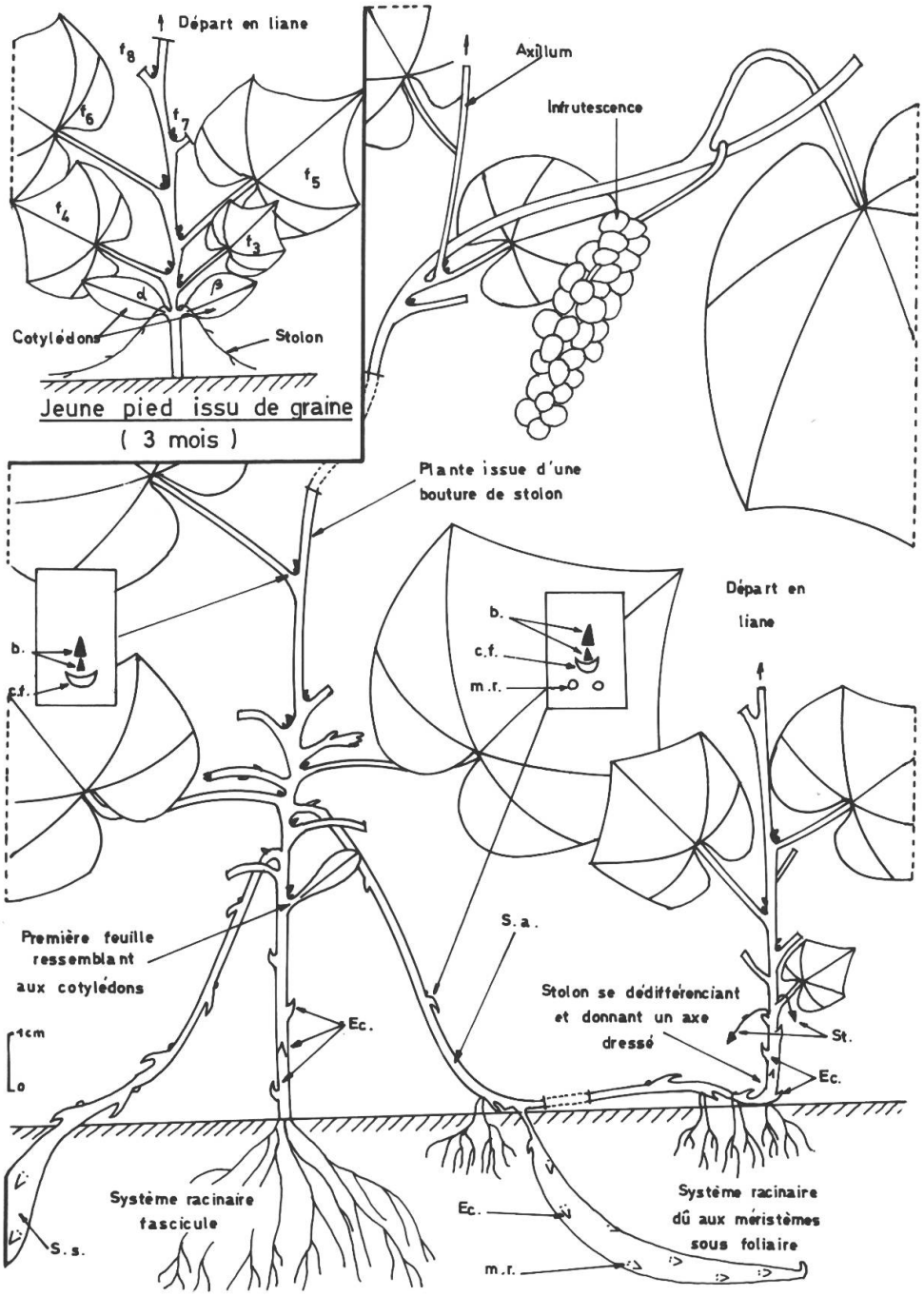

Fig. 14. – *Dioscoreophyllum cumminsii* (Stapf) Diels
Morphologie de la plante
b.: bourgeon; *c.f.:* cicatrice foliaire; *Ec.:* écaille; *m.r.:* méristème racinaire; *S.a.:* stolon aérien; *S.s.:* stolon souterrain; *St.:* stolon.

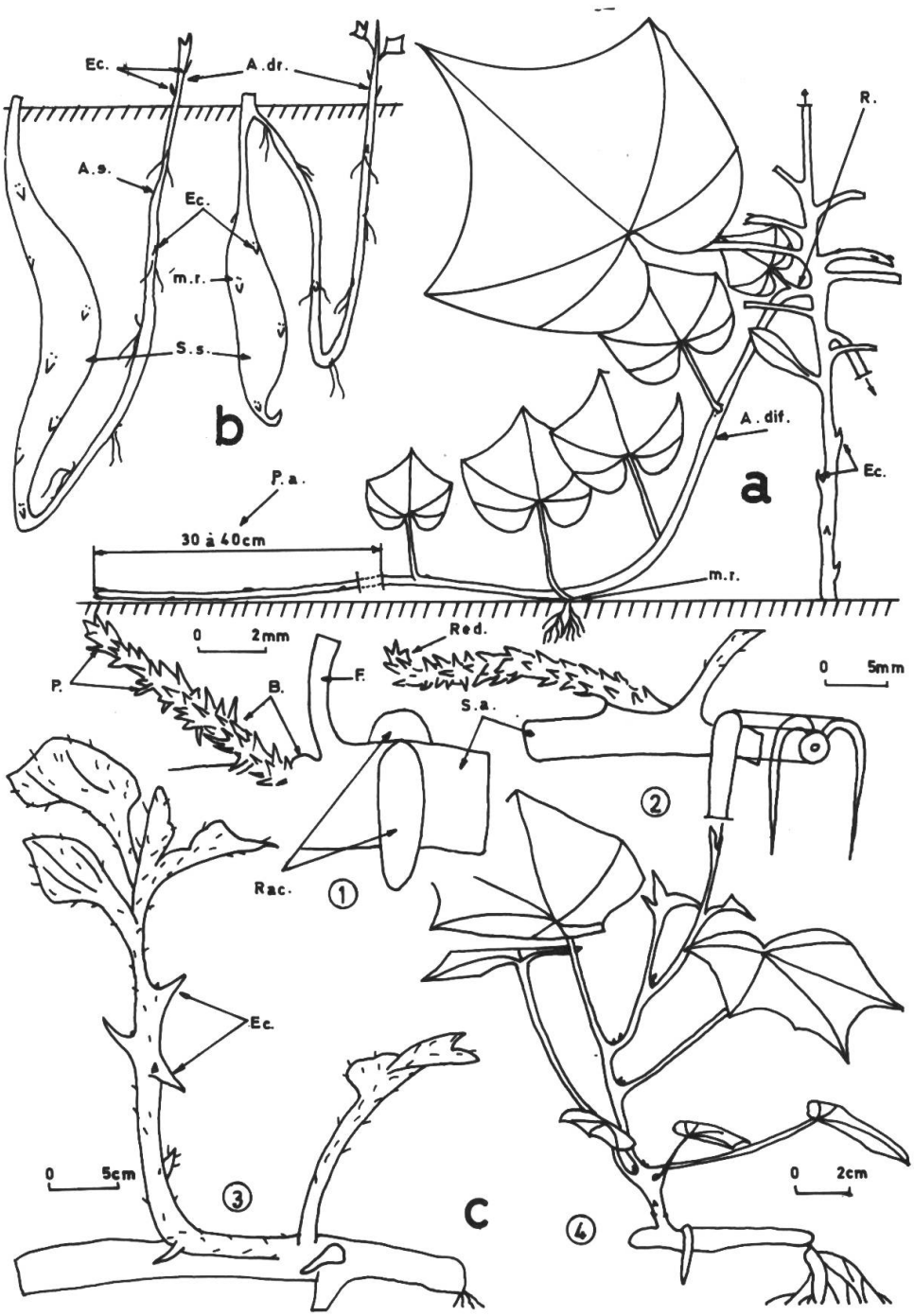

Fig. 15. – *Dioscoreophyllum cumminsii* (Stapf) Diels
a, stolons aériens; **b**, boutures de stolons souterrains; **c**, évolution d'une bouture de stolon aérien: 1 = à la plantation, 2 = à 8 jours, 3 = à un mois, 4 = à un mois et demi. *A.dif.*: axe différencié en stolon aérien; *A.dr.*: l'axe sortant de terre se transforme en un axe dressé; *A.s.*: axe ressemblant aux stolons aériens; *B.*: bourgeons; *E.c.*: écailles; *F.*: feuille; *m.r.*: méristèmes racinaires; *P.*: poils; *P.a.*: sur la partie apicale du stolon les feuilles restent à l'état d'ébauches; *R.*: rameau axillaire dressé; *Rac.*: racines issues des méristèmes sous-foliaires; *Red.*: redressement de l'axillum; *S.a.*: stolon aérien; *S.s.*: stolons souterrains = tubercules.

La germination est épigée. Les cotylédons sont de forme entière. On peut distinguer deux stades dans la croissance de cette liane, différents par l'aspect et la fonction.

Forme de jeunesse (fig. 14)

Axe principal: les entre-nœuds y sont d'abord très courts, puis s'allongent à mesure que la plante grandit. Les feuilles trilobées ont un limbe de 4.5 cm. La phyllotaxie est spiralée, d'indice 2/5. Aux aisselles des feuilles se trouvent deux bourgeons en série verticale ascendante. Dans le développement normal, ces bourgeons donnent naissance à des stolons, l'apparition de ces stolons pouvant être considérée comme une caractéristique stable de la forme de jeunesse. Lorsque l'axe primaire est rompu, ces mêmes bourgeons se développent en axes de remplacement, dressés, identiques à l'axe primaire, et émettent des stolons à partir de leur zone basale. Il y a donc un retour à la forme de jeunesse à la base des axes latéraux.

Stolons: les stolons sont au nombre de 3 à 5 par plante et peuvent être aériens ou souterrains, d'après la terminologie de Maige (1900).

a) Stolons aériens (fig. 15a): au début de sa croissance, le stolon aérien est un court rameau dressé axillaire; la croissance lente au départ, devient ensuite rapide (40 cm en 6-10 jours), tandis que le géotropisme positif s'installe. Les feuilles, trilobées comme celles des axes dressés, ne s'épanouissent qu'à une distance de 30 à 40 cm en arrière de l'apex. Le stolon peut atteindre 6 m de long. Dès qu'une nouvelle ébauche foliaire se forme à l'apex du stolon, il apparaît, sous cette ébauche, deux petites bosses, dans un plan perpendiculaire à l'axe du stolon, qui donneront naissance à des racines si l'humidité du sol est suffisante. Ces méristèmes racinaires sont de véritables marqueurs des stolons. Les axes dressés n'en possèdent pas. Les feuilles des stolons présentent deux bourgeons axillaires dont le plus élevé est susceptible de se développer en stolon latéral, aérien ou souterrain. Ces stolons assurent la multiplication végétative de la plante. Après un allongement proportionnel à la vigueur du pied-mère, l'apex de ces stolons va se dédifférencier et donner un axe dressé. Cette dédifférenciation est brusque, car la disparition des méristèmes racinaires se fait d'un nœud à l'autre. Les derniers méristèmes racinaires formés avant la dédifférenciation vont donner un important système racinaire fasciculé, libérant ainsi le nouvel axe dressé de la dépendance du pied-mère. Cette nouvelle plante passe à son tour par une forme de jeunesse qui peut donner un certain nombre de stolons de type aérien ou souterrain.

Il existe une similitude avec les stolons du *Cyathea manniana* étudiés par Hallé (1966). Ceux-ci sont issus de bourgeons hypophylles qui donnent des axes latéraux se différenciant rapidement et le géotropisme devient positif. Les stolons pénètrent dans le sol, mais à 10 cm de profondeur, leur croissance devient horizontale et après 1 à 2 m, l'apex se redresse, sort de terre et donne un nouveau tronc.

b) Stolons souterrains: ils peuvent avoir une origine identique à celle des stolons aériens, leur apex pénétrant dans le sol dès qu'il arrive au contact de ce dernier; ils peuvent aussi provenir d'un bourgeon du stolon aérien, qui s'est développé en terre. Ils sont blancs, tubérisés et peuvent atteindre un diamètre de 2 cm et une longueur de un mètre. Les nœuds possèdent les deux méristèmes racinaires sous foliaires. Les feuilles restent à l'état d'écailles et axillent deux bourgeons en série ascendante. Le rôle principal de ces stolons souterrains est de permettre la survie

de la plante, au cas où le pied-mère serait détruit. Ils servent aussi à la multiplication de la plante par voie végétative. Ces stolons peuvent se ramifier, mais tous les axes formés sont souterrains et tubérisés. Bien que nous ayons obtenu des stolons souterrains de plus d'un mètre, aucune dédifférenciation n'est apparue, tant que le stolon est relié au pied-mère. Mais s'il y a rupture entre les parties aériennes et souterraines, au bout d'un mois ou deux, le bourgeon terminal, ou parfois un bourgeon axillaire, croît en un axe orthotrope. Il est grêle et porteur de méristèmes racinaires durant sa vie souterraine; ces méristèmes donnent naissance au système racinaire de la nouvelle plante. Dès l'apparition à la lumière, l'axe ne porte plus de méristèmes racinaires. Il y a passage par une forme de jeunesse pouvant porter des stolons, avant de devenir une liane.

Forme lianescente (fig. 14)

Le passage à la forme lianescente de l'axe primaire est marqué par l'apparition d'entre-nœuds mesurant 10 à 20 cm. L'axe est volubile et permet à la liane de monter dans la frondaison des plantes support. La phyllotaxie est spiralée, d'indice 2/5. La liane peut atteindre une longueur de 5 à 10 m, portant des feuilles de dimension légèrement plus grandes que celles de la forme de jeunesse. Les inflorescences sont axillaires. La floraison a lieu pendant la saison des pluies; les inflorescences sont généralement issues de la croissance du bourgeon basal et rarement du premier bourgeon de la série ascendante. Les fruits sont mûrs en octobre en Basse Côte-d'Ivoire. Les graines ne peuvent germer qu'après un certain temps de repos et le pourcentage de germination est faible. Les axillums de cet axe primaire lianescent lui sont identiques, le passage par la forme de jeunesse n'est pas très marqué, il ne comporte qu'un entre-nœud de quelques millimètres (fig. 16).

Données expérimentales

Le *Dioscoreophyllum cumminsii* est une plante vigoureuse, à croissance rapide, et présentant une exceptionnelle aptitude au bouturage. Cela nous a permis l'étude expérimentale d'un certain nombre de problèmes morphologiques posés par cette espèce. Nous avons ainsi cherché à déterminer dans quelles mesures le bouturage pouvait permettre de multiplier végétativement cette plante; nous avons ensuite tenté de déterminer les facteurs responsables de la différenciation et de la dédifférenciation des axes latéraux en stolons, et de préciser les différences qui existent entre les deux types de stolons.

Bouturage

N'importe quel axe végétatif de la plante est susceptible de se bouturer.

1. Bouturages des axes dressés: l'absence des méristèmes racinaires sous-foliaires fait de ce bouturage une opération délicate. Cependant, après une quinzaine de jours, des racines adventives s'étant développées à partir de la base de la bouture, la croissance aérienne commence.

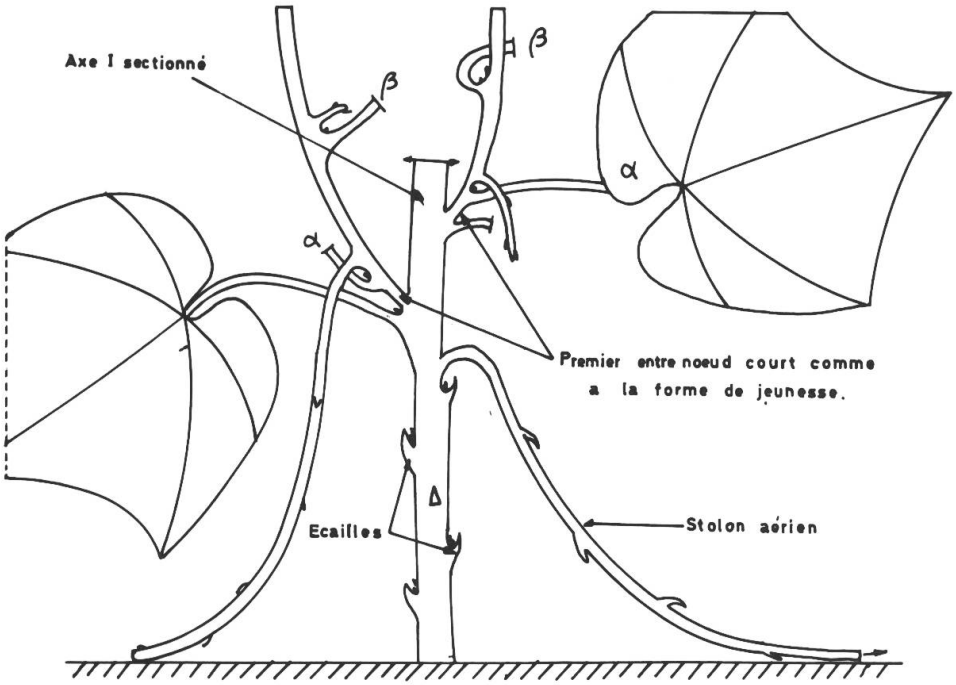

Fig. 16. – *Dioscoreophyllum cumminsii* (Stapf) Diels
Section de l'axe primaire après les deux premières feuilles assimilatrices.

2. Bouturage de stolons aériens (fig. 15c 1 à 4): le stolon est sectionné nœud par nœud et chaque fragment est utilisé comme bouture; à certains nœuds le bourgeon axillaire s'est développé avant le fractionnement. Huit jours après la mise en pot, les axes qui auraient donné des stolons se dédifférencient en axes dressés. Les bourgeons non développés à la mise en bouture, auront eux aussi un début en stolon avant de se dédifférencier en axe dressé, mais la partie horizontale est beaucoup plus courte. Au bout de trois semaines, il y a 4 à 7 écailles sur l'axe formé et la partie basale de la bouture commence à s'enraciner. Moins d'un mois après le bouturage, apparaît une feuille assimilatrice entière, petite, ressemblant à un cotylédon; les suivantes sont trilobées, au nombre de 5 à 7 pour la partie juvénile. Un mois et demi après la plantation, la transformation en liane s'effectue. L'apparition des stolons se fait après un peu plus de deux mois, quand il y a environ quinze feuilles assimilatrices, développées.

3. Bouturage de stolons souterrains (fig. 15b); si on remet un tel stolon en terre après qu'il ait été séparé du pied-mère, un seul bourgeon se développe et donne une nouvelle plante. Les autres bourgeons sont inhibés par la croissance du premier. Le bourgeon qui croît n'est pas en position déterminée, son développement est lent et le débourrement n'a lieu que deux mois après la mise en bouture. Durant la formation du rameau enterré, les ébauches foliaires resteront à l'état d'écailles, et les méristèmes racinaires sous-foliaires se développeront en raison de l'humidité ambiante; dès que cet axe dressé sort de terre, il y a suppression des méristèmes racinaires. Si un stolon souterrain est sectionné nœud par nœud, et que chaque fragment est utilisé comme bouture on obtient, d'autant plus rapidement que le

stolon initial était plus fortement tubérisé, le développement d'un axe orthotrope présentant, dans sa partie basale, des caractéristiques juvéniles. Sur l'axe ainsi formé, les stolons apparaissent au bout de 4 à 5 semaines. Les expériences qui précèdent, permettent de conclure que n'importe quel axe feuillé peut être utilisé comme source de boutures pour la multiplication végétative du *Dioscoreophyllum cumminsii.* Nous n'avons constaté qu'une seule différence avec les pieds issus de graines: dans le cas du semis, la forme juvénile porte seulement 6-8 feuilles assimilatrices, tandis que le pied issu de bouture, présente une forme de jeunesse nettement plus longue, 4-7 écailles puis 3-7 feuilles étant émises avant la transformation en liane.

Différenciation et dédifférenciation des axes latéraux

Comme chez les *Cyathea manniana* étudié par Hallé (1966), les bourgeons axillaires ont un développement très court avant de se différencier. L'influence de l'axe primaire sur cette différenciation est vraisemblable, car en cas de suppression du méristème apical de cet axe, le bourgeon axillaire se développe en axe de remplacement et non pas en stolon. Plusieurs auteurs ont étudié expérimentalement la dédifférenciation apicale des stolons, chez diverses espèces: Booth (1959) obtient une croissance dressée des stolons de *Solanum andogena,* soit par décapitation et ébourgeonnement de la tige principale, soit par bouturage de ces stolons. Chez les *Mentha aquatica,* Pfirsch (1962) obtient des redressements de boutures de stolons d'autant plus rapide que les stolons, dont elles sont issues, étaient courts. De même chez les *Stachys sylvatica,* cet auteur obtient des redressements des boutures de stolons après 4 à 5 jours, indépendamment de la longueur initiale. Hallé (1966) obtient des "boutures de tête" d'axes latéraux de *Cyathea manniana,* à géotropisme positif, une dédifférenciation immédiate après un renversement de géotropisme. Pour le *Dioscoreophyllum cumminsii,* comme on l'a vu précédemment, les boutures de stolons aériens se redressent dès qu'elles sont séparées du pied-mère. Il y a donc une induction de la part du pied-mère, celle-ci étant peut être due aux feuilles. Sur de jeunes pieds ayant un ou plusieurs stolons de moins de 10 cm, effectuons une défoliaison de l'axe dressé durant sa croissance: au bout d'un mois, les stolons se dédifférencient et se redressent, leur longueur a triplé et leurs feuilles sont bien développées. Après la dédifférenciation 3-5 écailles apparaissent, puis des feuilles trilobées. Les premières d'entre elles axilleront à leur tour de nouveaux stolons. Les stolons de la plante défeuillée ont une croissance beaucoup plus lente que ceux de la plante non défeuillée. Sur les stolons, les feuilles se sont bien développées, alors que normalement elles restent à l'état d'ébauches. Il y a donc eu un transfert de la fonction assimilatrice de l'axe dressé aux stolons. La différenciation en stolon aérien est donc induite par la tige principale, et plus particulièrement par ses feuilles; libérés de cette induction, ces stolons se dédifférencient en axes dressés.

Comparaison des deux types de stolons

Maige (1900), Hegi (1906) et Raunkiaer (1934) sont les premiers à faire une distinction entre les stolons; Pfirsch (1962) a pu reproduire expérimentalement le passage d'un stolon aérien en un stolon souterrain, et vice versa, chez le *Stachys*

sylvatica. Pour le *Dioscoreophyllum cumminsii,* il en est de même: le passage de stolon aérien à stolon souterrain se fait couramment dans la nature, mais l'inverse est beaucoup plus rare. Expérimentalement il a été possible de reproduire ces transformations.

1. Transformation du stolon aérien en stolon souterrain: mettons l'extrémité du stolon aérien en terre, les méristèmes racinaires vont se développer immédiatement en donnant un important chevelu de racines fasciculées. La croissance de l'extrémité de l'axe dépend alors des obstacles rencontrés sur son chemin:

- il peut revenir à la surface et poursuivre son chemin comme auparavant. Pour cette partie enterrée, les axillums se développent et ont les mêmes possibilités que celui dont ils sont issus. De plus il y aura absence de chlorophylle et un accroissement de diamètre;
- il peut s'enfoncer dans le sol, la croissance en est alors ralentie, mais par contre son diamètre augmente. Le stolon se tubérise en 3 semaines environ.

2. Transformation du stolon souterrain en un stolon aérien: déterrons un stolon souterrain tubérisé, et remettons-le en terre de telle façon que l'apex soit à la lumière. Il se transforme en un stolon chlorophyllien aérien mesurant 2 à 3 mm de diamètre, ce qui démontre que la lumière a une action sur cette différenciation.

En résumé, pour cette liane nous trouvons les deux formes suivantes:

- une forme de jeunesse qui est érigée et a une croissance monopodique. Les feuilles sont petites. Des rameaux axillaires différenciés, ou stolons, assurent la multiplication végétative de la plante; ils apparaissent sur la forme de jeunesse de la plante, au moment où celle-ci est dans sa forme lianescente;
- une forme lianescente qui a une perte du port érigé, la croissance est monopodique. Les feuilles sont légèrement plus grandes. Il n'y a pas de formations de stolons sur les axes lianescents. Les inflorescences sont axillaires sur les rameaux lianescents. La réapparition de la forme de jeunesse à la base des axillums existe, mais elle est très peu marquée.

10. **Iodes liberica** Stapf (Icacinacées).

De la Guinée à la Côte-d'Ivoire et au Congo plus le Zaïre.
Herbier: Nzida, *Miège 1586;* Adiopodoumé, plantules, *Toilliez 306.*

Forme de jeunesse (fig. 17a)

La germination est épigée, l'hypocotyle mesure environ 3 cm. Les cotylédons tombent très vite, car la croissance, contrairement à celle des autres lianes, se fait d'emblée fort rapidement. La plante, à un mois, possède environ 3 paires de feuilles opposées ou subopposées. La première paire foliaire a une forme beaucoup plus

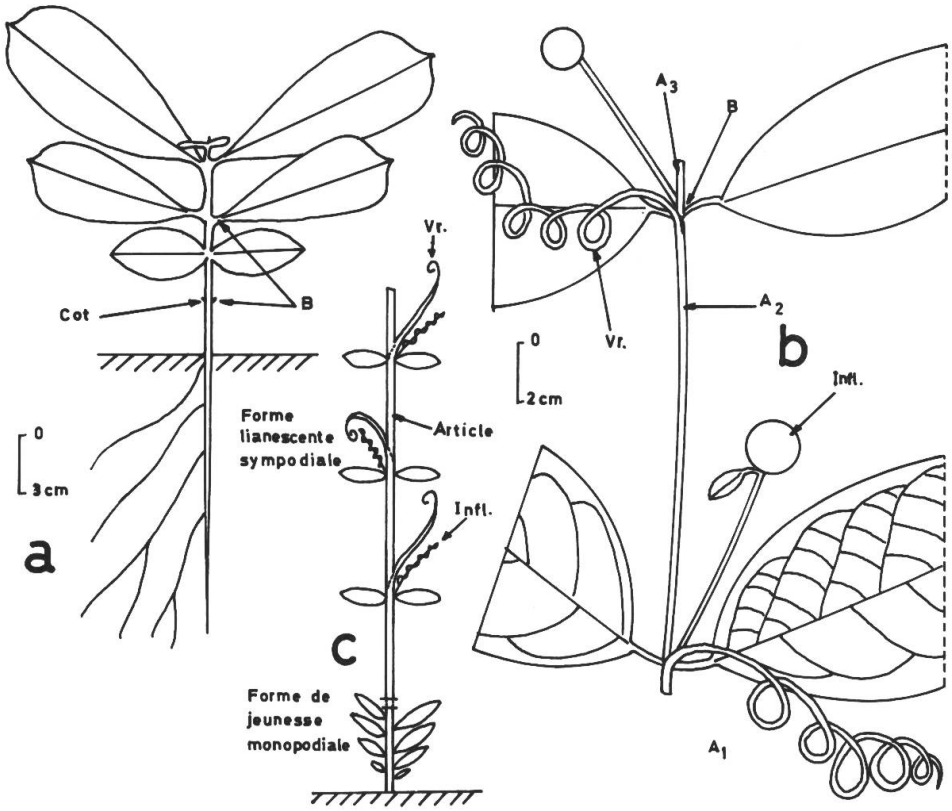

Fig. 17. – *Iodes liberica* Stapf
a, forme de jeunesse (plantules d'un mois); **b**, forme lianescente; **c**, schéma général de la plante d'après Hallé & Oldeman. *B.:* 2 bourgeons à l'aisselle des cotylédons et des feuilles; *Cot.:* emplacement des cotylédons; *Infl.:* inflorescence; *Vr.:* vrille terminale.

arrondie que les suivantes. A l'aisselle de ces feuilles, il y a une série verticale ascendante de 2 bourgeons.

Forme lianescente

Sympode principal (fig. 17b): le monopode de la forme de jeunesse se termine par un entre-nœud d'une longueur double de celle des précédents puis par une vrille. La forme lianescente est constituée d'articles très courts, ne comprenant que les préfeuilles et se terminant par une vrille. Les feuilles opposées ont à leur aisselle 3 bourgeons à développement basipète; c'est donc un des plus éloignés de la paire foliaire qui en croissant donnera l'article suivant; à mesure de la croissance de ce dernier, la vrille est rejetée sur le côté. Il est rare que les deux bourgeons se développent en même temps et c'est alternativement à gauche et à droite que se forme l'article suivant.

Axillums: la croissance d'axillums, qu'elle soit due à la vitalité de la plante, ou à la cassure de l'axe, ne passe pas par une nouvelle forme de jeunesse: la croissance sympodiale s'établit d'emblée. A la première paire foliaire, la vrille reste à l'état

d'ébauche, mais est visible, rejetée sur le côté. De plus, il y a bien deux bourgeons latents à l'aisselle d'une feuille, et 3 de l'autre. Si un article est sectionné, ce sont bien souvent deux bourgeons qui se développent. L'un, de la série descendante de la feuille opposée à celle ayant axillé l'article sectionné; l'autre, avec un certain retard, est le bourgeon suivant celui qui a donné l'article détruit. Les rameaux inflorescentiels sont axillaires. Ils sont issus d'un des bourgeons qui sont restés latents sur les 2 lignées verticales. Chez la forme lianescente, le feuillage assimilateur n'est constitué que de préfeuilles.

Hallé & Oldeman (1970) rapprochent provisoirement cette liane du modèle de Schoute, qui a une structure articulée, dans laquelle l'arrêt de croissance de chaque article n'est pas dû à la sexualité, celle-ci étant latérale (fig. 17c).

Nous rencontrons chez cette plante les formes:

- de jeunesse qui a une croissance monopodique, érigée, non ramifiée, rapide;
- lianescente qui a une croissance sympodique et se ramifie; les articles sont courts, ils ne possèdent que des préfeuilles, et se terminent par une vrille. La floraison est axillaire.

Pas de retour à la forme de jeunesse à la base des rameaux axillaires.

11. **Ancistrocladus abbreviatus** Airy Shaw, **Ancistrocladus barteri** Sc. Elliott (Ancistrocladacées).

Sierra Leone et Côte-d'Ivoire.
Herbier: Adiopodoumé, *Aké Assi 1029, Cremers 848.*

Forme de jeunesse chez l'A. abbreviatus Airy Shaw (fig. 18a)

Le fruit est un akène, couronné par le calice persistant. La graine cérébriforme a un volumineux albumen ruminé; la germination est hypogée. La radicule se développe très rapidement et donne un pivot noir, portant de courtes radicelles également noires. La tigelle porte, après les cotylédons, 4 à 6 écailles, les deux premières étant opposées ou subopposées. La première feuille assimilatrice est différente des suivantes, elle est spatulée, de taille inférieure à 2 cm. A 6 semaines, il y a 2 à 4 feuilles de 3 à 4 cm; à huit mois et demi, elles sont au nombre d'une vingtaine. Cette forme de jeunesse peut s'accroître pendant des années, durant lesquelles la tige atteint une hauteur de 60 cm à 1 m. A l'aisselle de ses feuilles, il y a un bourgeon qui reste toujours à l'état latent et ne se développera que si l'axe primaire se trouve brisé. La croissance de l'axe ne se fait pas d'une manière continue, mais par des poussées successives séparées par des arrêts plus ou moins longs. Le rythme des poussées est fonction de la qualité du sol et de l'humidité de celui-ci. Au moment de la poussée, il y a développement d'une quinzaine de feuilles; quand cet allongement est terminé, les feuilles poursuivent leur croissance, sauf les 3 ou 4 premières qui ne la continuent pas et tombent. Celles-ci s'étant formées lors de la précédente poussée et leur développement ayant été bloqué par l'arrêt de

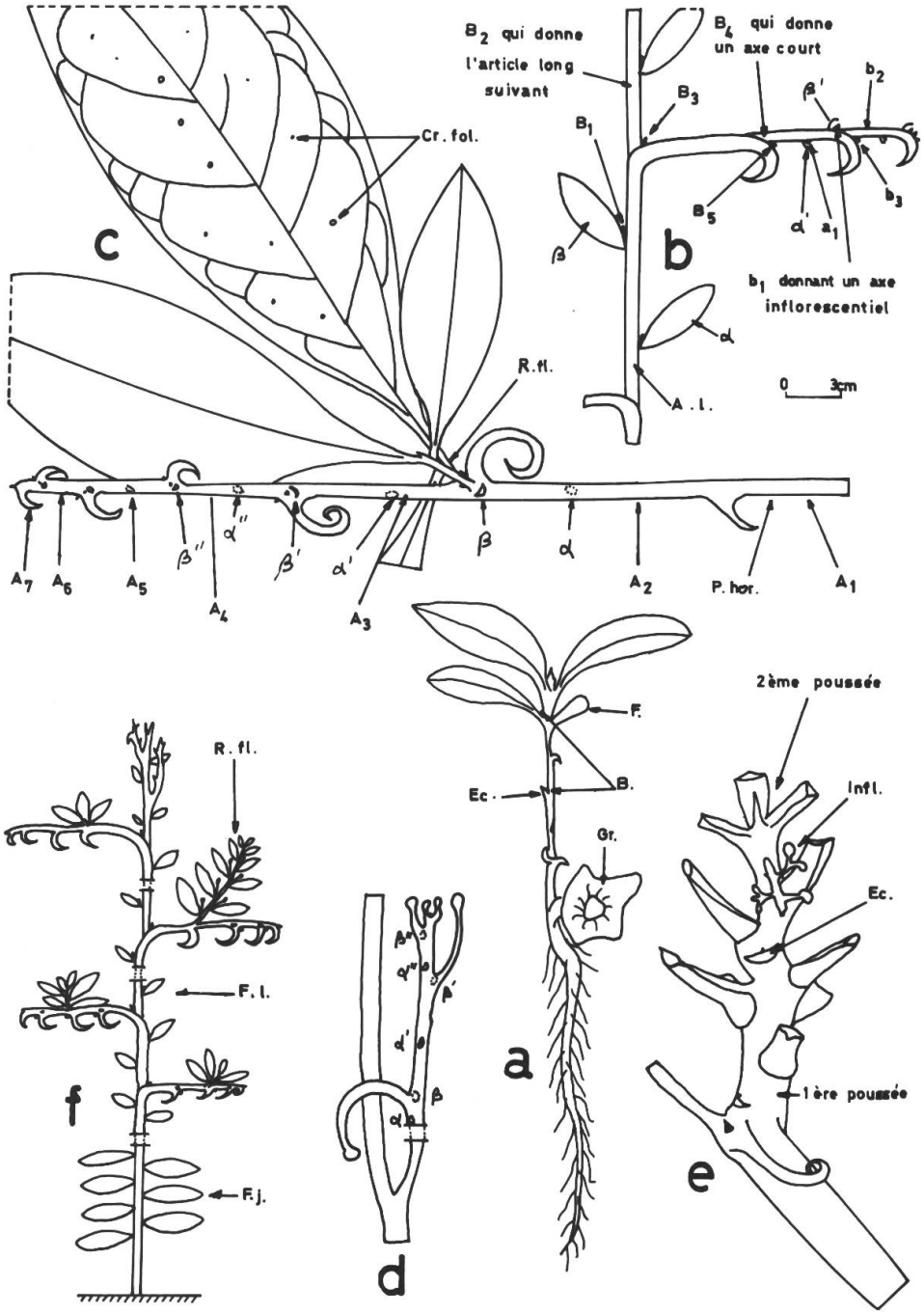

Fig. 18. – *Ancistrocladus barteri* Sc. Elliott
a, plantule de deux mois; **b**, schéma de rameaux sympodiques à crochets; **c**, sympode à crochets; **d**, vue centrale d'un jeune sympode à crochet parallèle à la partie orthotrope; **e**, rameau inflorescentiel; **f**, schéma général. *A.l.:* article long; *A.c.:* article court; *B.:* 1 bourgeon à l'aisselle des écailles et des feuilles; *Cr.fol.:* cryptes foliaires occupées par un poil écailleux; *Ec.:* écailles; *F.:* première feuille spatulée; *F.j.:* forme de jeunesse; *F.l.:* forme lianescente; *Gr.:* graine; *Infl.:* inflorescence.

croissance de l'axe, il ne reprendra pas. Elles servent seulement de protection au bourgeon terminal. Les feuilles assimilatrices atteignent une longueur de 25 à 35 cm et tombent à leur tour après 2 à 3 allongements de l'axe. Au bout de quelques allongements on a seulement une touffe de feuilles au sommet de l'axe. La phyllotaxie est spiralée, d'indice 2/5. Il est important de noter que la forme de jeunesse est édifiée par un seul méristème, il n'en est pas de même pour l'adulte comme nous le verrons plus loin.

Forme lianescente chez l'A. barteri Sc. Elliott (fig. 18b, c, d, e)

Elle est marquée par l'apparition de rameaux à crochets. Le début de la poussée, lianescent, est identique aux différentes poussées de la forme de jeunesse, c'est-à-dire que les 2 à 3 premières feuilles ont eu aussi leur développement bloqué et sont caduques; puis se forment 8 à 10 feuilles assimilatrices. Ensuite apparaissent les articles à crochet terminal. Sur ceux-ci la photosynthèse est assurée par les seules préfeuilles. Parmi les articles, on peut en distinguer deux sortes:

– les premiers sont longs, formant la partie orthotrope du sympode;

– les autres sont courts et portent des axes florifères.

Articles longs: ces articles comprennent deux parties, l'une verticale et l'autre horizontale terminée par un crochet. Les préfeuilles sont de taille inférieure aux feuilles de la forme de jeunesse et mesurent de 2 à 5 cm. Pour ces articles longs nous sommes en présence de 2 préfeuilles et de 2 bourgeons disposés à des niveaux différents. A l'aisselle de α il y a un bourgeon, et, en apparence, il en est de même pour l'aisselle de β. Notre hypothèse, cependant, est que l'aisselle de β contient, non pas un, mais 5 bourgeons dont certains ont été entraînés lors de l'allongement de l'axe. Le premier (B1) est resté en position ontogénique normale. Ensuite à quelques centimètres se trouvent deux bourgeons (B2 et B3); la croissance immédiate de B2 provoque la courbure de l'axe, B3 restant à l'état latent. On trouve enfin deux autres bourgeons (B4 et B5), la croissance de B4 favorisant la courbure de la partie terminale de l'axe long en crochet, celui-ci servant à la fixation de la liane; B5 reste à l'état latent, mais parfois se développe en axe feuillé; il y a alors un retour à la forme de jeunesse. Chez les 2 bourgeons dont le développement favorise la courbure de l'axe, l'un (B2) donne l'article long suivant, tandis que B4 se développe en un article court. Il va de soi que cette hypothèse devrait être testée à l'aide d'une étude histologique.

Articles courts: ces articles courts formés précocement sont, comme les crochets, verticaux au début de leur développement et c'est seulement par la suite qu'ils adoptent le port horizontal. Le nombre d'articles courts est de 5 à 7. Sur ces articles, seules existent les préfeuilles restées à l'état d'écailles. La préfeuille α à la partie inférieure axille un bourgeon (a1). La préfeuille β axille une série de 3 bourgeons (b1, b2 et b3). b1 donne, s'il se développe, un axe feuillé monopodial portant les inflorescences; b2 donne naissance à l'article suivant; b3 reste à l'état latent le plus souvent, sinon il donne un rameau feuillé du même type que l'axe portant les inflorescences, mais il ne nous a pas été possible de vérifier qu'il en portait au moment de la maturité sexuelle. Cependant on remarque que la préfeuille α et le

bourgeon b1 ne se trouvent pas dans le plan vertical formé par la série d'articles courts, mais déportés alternativement vers la gauche et la droite. Nous trouvons toujours la partie apicale des crochets renflés. Pour Treub (1883), ce renflement correspond chez *A. pinangianus* à des feuilles rudimentaires, souvent assez nombreuses, qui avortent constamment. Jamais le méristème terminal ne poursuivra son fonctionnement. D'après Massart (1896), une touffe de feuilles très réduites et dépourvues de bourgeons occupe l'extrême pointe des crochets. Keng (1970) dans son étude de l'*A. tectorius* démontre que le sommet élargi du crochet représente une fleur réduite avec un périanthe pourpre, une androcée avortée et un gynécée. Ces fleurs réduites sont le plus souvent formées et tombent très rapidement. Vahl (1810) affirme que le rameau à crochet provient d'une poussée feuillée, qui, après la chute de ses feuilles, allonge son extrémité et le recourbe en hameçon. Treub (1883) a bien reconnu la nature sympodique des "rameaux", ceci ayant été observé par Planchon (1850) et Thwaites (1852). Cependant Treub (l.c.) considère l'axe dressé comme un monopode. Massart (1896) montre que la destinée des bourgeons est fixée définitivement par l'hérédité. Il ne se range pas à l'opinion de Treub et considère la partie orthotrope comme un sympode. Cependant il voit deux sortes d'articles, les uns à 3 feuilles, dont les 2 premières forment la partie orthotrope, la troisième à la base du premier crochet, tous les deux autres n'ont que les deux préfeuilles. Van Thieghem (1903) décrit aussi la morphologie, mais n'arrive pas à l'interpréter: "Crochets ou pousses feuillées prenant naissance sur l'axe qui les porte sans aucune correspondance avec les feuilles et c'est là un des caractères les plus singuliers du mode de développement de cette plante". Léonard (1949) dans son article sur les différentes espèces d'*Ancistrocladus* du Zaïre reprend le travail de Massart (l.c.) comme base; il nous montre que la f3 des articles longs est absente, que le rameau feuillé florifère naît d'un troisième bourgeon appartenant à la préfeuille β.

N. Hallé (1973) nous a communiqué ses observations et son hypothèse quant à la morphologie des axes. Nous n'avons pu malheureusement en tenir compte, le présent travail étant en cours de publication. Nous renvoyons le lecteur à l'article: "Crochets de lianes du Gabon" de N. Hallé paru dans la revue *Adansonia* sér, 2, 13: 299-306. 1973.

Axillums florifères (fig. 18e). Pour Treub (l.c.) ces axes poussent à l'aisselle de la feuille rudimentaire supérieure du second crochet. Pour Massart (l.c.) se serait le bourgeon unique de la feuille inférieure (f1) qui dans la majorité des cas donnerait naissance au rameau florifère. Sur l'espèce étudiée, ces axes prennent naissance à l'aisselle de la préfeuille β d'un des articles courts. Les préfeuilles de ces axillums ont environ 1 cm et sont rapidement caduques; f3 atteint 14 cm, puis les feuilles suivantes atteignent une longueur de 40 cm. La croissance de cet axe se fait par poussées successives. Elles comportent 2 à 4 feuilles au début et atteignent une dizaine de feuilles. Les entre-nœuds portent aussi des feuilles. A leur aisselle il n'y a qu'un seul bourgeon. La phyllotaxie est spiralée, d'indice 2/5. La morphologie et la position des inflorescences posent aussi quelques problèmes: Treub (l.c.) ne précise pas la position des inflorescences, il indique seulement qu'elles se trouvent entre les feuilles de l'axe. Pour Keng (1967) elles sont en position subterminales sur de minuscules rameaux foliacés. Keng (1970) en un deuxième article sur l'*A. tectorius* précise:

– l'extrémité des crochets est élargie. "Un examen sérieux révèle que chacun de ces sommets élargis représente actuellement une fleur réduite, avec un périanthe pourpre, une androcée et un gynécée";
– "une inflorescence complètement développée est un "dichasium" abondamment branchu. Il est probable, pour cette raison, que les branches sympodiques représentent les pédoncules modifiés et pédicellés d'une inflorescence partiellement développée".

Chez l'*A. barteri,* on trouve les inflorescences dès la première ou la seconde poussée d'accroissement de l'axe. Leur position exacte n'a pu être précisée. Elles se trouvent comme Treub l'a remarqué entre les feuilles. La représentation diagrammique de la position des feuilles ne montre pas un changement dans les hélices foliaires au moment du développement de l'inflorescence. D'après Treub (l.c.) "le rameau feuillé peut s'allonger et ses feuilles supérieures devenir éparses jusqu'à ce que son sommet finisse par se transformer en une branche portant des sympodes à crochets". Ceci a été rencontré, mais très rarement. Il est rare de voir plusieurs de ces axillums se développer, le long de ces sympodes formés d'articles courts; en général un seul se développe, et la partie terminale du sympode se dessèche et tombe; sa position n'est pas fixe, il peut être aussi bien sur le deuxième crochet que sur les suivants.

Pour cette curieuse plante nous trouvons les formes:

– de jeunesse dont la jeune plante est dressée, avec de grandes feuilles et des entre-nœuds courts. Elle ne se ramifie pas, sauf accident au bourgeon terminal. Sa croissance est monopodique. Elle peut atteindre une dimension de 60 cm à 1 m. Elle est entièrement orthotrope.
– lianescente dont la plante a besoin d'un support; elle a de petites feuilles et des entre-nœuds longs. La croissance est sympodique. C'est sur cette forme qu'apparaissent les rameaux plagiotropes. Les inflorescences sont souvent partiellement développées, les branches sympodiques représentant les pédoncules et pédicelles modifiés.

Discussion

Après avoir ainsi analysé la croissance d'une vingtaine de lianes de la forêt sempervirente d'Afrique Tropicale, il devient indispensable de confronter nos résultats à ceux de quelques botanistes qui ont étudié les lianes du point de vue de leur croissance et de leur morphogénèse. Voyons d'abord quelques travaux qui ont été cités ci-dessus.

Au point de vue de la morphologie statique, Treub (1883) a étudié une catégorie de plantes grimpantes, celles dont le mode d'accrochage des axes se fait au moyen de crochets. Les genres sur lesquels a travaillé cet auteur sont au nombre de 7: *Uncaria* (Rubiacées), *Ancistrocladus* (Ancistrocladacées), *Artabotrys* (Annonacées), *Luvunga* (Rutacées), *Olax* (Olacacées), *Hugonia* (Linacées), *Strychnos* (Loganiacées). Mais toutes ont été étudiées pour leurs crochets, leur origine, leur croissance, leur

épaississement, leur enroulement, et leurs possibilités de porter des inflorescences. La même année, Treub (l.c.) expose ses observations sur un certain nombre de lianes, montrant l'aide que les plantes grimpantes peuvent retirer d'accidents de surface tels que des poils rigides, des épines ou des aiguillons sur les vrilles ou les tiges volubiles, des lenticelles, des racines adhésives ou adventives, des pétioles.

Keng (1967) expose ses observations sur l'*Ancistrocladus tectorius* (Ancistrocladacées); l'étude porte sur les fleurs, les fruits, les graines et les germinations, et se termine par quelques considérations phylogénétiques.

Au point de vue anatomique, Metcalfe (1951) étudie la structure des Dioncophyllacées en relation avec les affinités taxonomiques de la famille. Cette étude est faite sur les trois espèces *(Dioncophyllum thollonii, Habropetalum dawei* et *Triphyophyllum peltatum)* mais principalement sur *Triphyophyllum peltatum.* La comparaison a été faite avec *Drosophyllum* et *Drosera,* les Népenthacées, les Ancistrocladacées, les Linacées, mais aussi avec une Guttifère du genre *Kielmeyera.*

Obaton (1960) étudie les structures anatomiques anormales chez des lianes ligneuses des forêts denses d'Afrique Occidentale.

Schmid (1964) après Airy Shaw (1951) revoit les Dioncophyllacées en étudiant les caractères morphologiques, anatomiques et embryologiques chez les trois espèces, mais surtout chez le *Triphyophyllum peltatum.*

Au point de vue systématique, Van Thieghem (1903) dans son travail sur les Ancistrocladacées, énumère les onze espèces connues à son époque. En conclusion l'auteur essaie de préciser la position des Ancistrocladacées dans la classification.

Airy Shaw (1951) établit la monographie des Dioncophyllacées, il décrit la famille, l'historique et les affinités.

Corner (1966) dans "The natural history of Palms" montre d'abord l'importance des lianes chez les palmiers, leur taille très grande, le record étant le *Calamus ornatus* avec 190 m de long, mesure prise en Malaisie par Burkill en 1935. Il y aurait chez les Palmiers deux groupes distincts qui ont évolués dans deux parties du monde et donné des lianes. Il étudie en parallèle les caractéristiques des deux groupes et établit la clé des genres.

A notre connaissance la première étude de la croissance des lianes a été faite par Massart (1896) dans son travail sur la différenciation raméale ou hétérocladie chez ces plantes. Cette hétérocladie peut être, d'après la terminologie de l'auteur, occasionnelle, c'est-à-dire que: "les caractères des rameaux sont déterminés par les circonstances extérieures". Ou essentielle, c'est-à-dire que "la différenciation raméale, ..., n'est plus influencée par les facteurs externes. Chaque bourgeon qui nait sur le point végétatif a une destinée fixe et immuable:...". Massart (l.c.) donne aussi la première étude morphologique des *Ancistrocladus* (Ancistrocladacées).

Van Tieghem (1903) a propos des Ancistrocladacées décrit le mode de croissance et la structure de la tige.

Léonard (1949) présente les trois espèces congolaises d'*Ancistrocladus* (Ancistrocladacées), après un bref rappel des trois espèces africaines déjà connues. Il en étudie ensuite l'écologie et la morphologie. C'est l'étude de la ramification qui est la partie la plus importante, il expose les différentes hypothèses avancées jusqu'alors, puis explique sa propre théorie (voir p. 96).

Richards (1952) étudie le *Marcgravia,* la distribution et l'habitat de cette plante, sa morphologie et son anatomie, la place qu'elle occupe dans la structure de la forêt et la très grande différence entre les feuilles ombragées ou "bathyphylles" et les feuilles ensoleillées ou "macrophylles" (termes de Holttum, 1938). Ce même type

se retrouve chez quelques Aracées lianescentes (Goebel 1913), et quelques espèces lianescentes de *Ficus* (Corner 1939). Holttum (l.c.) note la même hétérophyllie chez les Fougères *(Lomariopsis, Lomagramma* et *Teratophyllum).*

D'après notre étude, contrairement à ce qu'indique Richards (1952), ce ne sont pas des feuilles d'ombre et des feuilles de soleil, mais des feuilles de la forme de jeunesse et celles de la forme adulte.

Doorenbos (1954) semble être le premier à reconnaître l'existence d'une forme juvénile distincte de la forme adulte chez une liane, *Hedera helix.* Dans son étude du rajeunissement de cette plante, il constate que la forme juvénile peut être greffée sur la forme adulte et vice versa; que sous l'influence du greffon juvénile, la partie adulte perd sa capacité de fleurir et redonne des caractères juvéniles. Il apparaît aussi par des expériences de greffage sur un porte-greffe adulte de greffons juvéniles, soit feuillé, soit défeuillé, que le processus de rajeunissement de la forme adulte est stimulé par les feuilles de la forme juvénile. C'est la première étude expérimentale consacrée au phénomène de la métamorphose chez une liane.

Robbins (1964) reprend les expériences de Doorenbos (l.c.) sur l'*Hedera helix,* refait les expériences de bouturage et de greffage sur les différentes formes de la plante, et obtient les mêmes résultats.

Millington (1966) fait une étude ontogénique des vrilles de *Parthenocissus inserta* (Vitacées).

Hallé (1967) montre que chez l'*Atractogyne bracteata* (Rubiacées, Gardéniées) l'axe primaire est susceptible de se ramifier en une série d'axes identiques à croissance monopodiale rapide. Ils portent des axes latéraux plagiotropes à croissance sympodiale. L'architecture de la plante se retrouve chez les Gardéniées arborescentes.

Dawson (1966, 1967 et 1968) décrit le mode de croissance de quelques plantes de la Nouvelle-Zélande. D'abord les *Griselina lucida* et *littoralis* (Cornacées), qui sont considérées par lui comme des arbustes épiphytes. Pour nous ils équivalent en une dimension, il est vrai plus grande, à la forme jeune de l'*Hedera helix.* Il montre ensuite que certains *Metrosideros* (Myrtacées) ont un habitat et une croissance similaire aux espèces lianescentes de *Ficus* (Moracées).

Roux (1968) étudie le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes, dont le *Phyllanthus muellerianus* (Euphorbiacées) liane d'Afrique Tropicale. Il montre que les ramifications plagiotropes, même si elles ont une morphologie commune, sont hétérogènes.

Oldeman (1972) introduit la notion nouvelle de "plantes mobiles": "ce sont des épiphytes sur des troncs d'arbres, qui ont la particularité de ne pas rester à la place où elles ont germé, mais de se déplacer le long de supports verticaux, ce mouvement se produit quand ces végétaux, généralement accrochés par des racines adventives, développent des parties jeunes vers le haut, tandis que les parties âgées meurent". L'exemple cité est le *Carludovica* sp. (Cyclanthacées). Le même auteur donne un exemple de transition entre les formes arborescentes et lianescentes: suivant le biotope, le *Mabea taquari* (Euphorbiacées) se présente comme un arbre, un arbuste lianescent ou une liane.

Les résultats des travaux antérieurs résumés ci-dessus, ajoutés à nos observations personnelles, confirment l'existence d'une opposition constante et très nette, dans la plupart des espèces, entre la forme juvénile et la forme adulte.

Description comparée des deux formes

Cette description est faite à partir des exemples étudiés plus haut, en y intégrant d'autres exemples, étudiés par nos prédécesseurs.

1. Port

Port érigé de la forme de jeunesse

Toutes les lianes étudiées, sans exception, ont au début de leur croissance un port érigé, dû en particulier à l'épaisseur de l'axe ainsi qu'à la brièveté des entre-nœuds.

Port lianescent de la forme adulte

Toutes les lianes perdent ensuite leur port érigé, elles deviennent souples, parfois volubiles (*Icacina mannii, Dioscoreophyllum cumminsii, Neostachyanthus occidentalis,* etc.). L'acquisition de ce port lianescent est due à la diminution du diamètre de l'axe et à l'augmentation de la longueur des entre-nœuds. Une étude anatomique comparée de la forme juvénile et de la forme lianescente, effectuée sur les espèces indiquées dans le présent travail, serait d'un très grand intérêt. On sait que les lianes présentent un certain nombre de dispositifs leur permettant d'accéder aux strates élevées de la végétation,

- crochets sur les rameaux: *Artabotrys insignis, Hugonia planchonii,* etc.;
- crochets sur les feuilles: *Triphyophyllum peltatum, Flagellaria indica,* etc.;
- vrilles: *Landolphia barteri, Vitis vinifera,* etc.;
- tiges volubiles: *Neostachyanthus occidentalis, Ipomoea* sp., etc.;
- rameaux plagiotropes: *Cuervea macrophylla, Pycnanthus dinklagei,* etc.

2. Dimensions

Petite dimension de la forme de jeunesse

La plupart sont de petite taille, environ 10 à 20 cm de hauteur pour les *Aristolochia ridicula, Iodes liberica, Neostachyanthus occidentalis, Pyrenacantha mangenotiana,* etc. Par contre d'autres sont de taille beaucoup plus importante, 60 à 100 cm chez l'*Ancistrocladus abbreviatus;* enfin chez un individu de l'*Hugonia planchonii,* une forme juvénile de 7 m de hauteur a été observée.

Grande dimension de la forme lianescente

La forme lianescente présente au contraire de très grandes dimensions. Il ne semble pas exister de relation entre les dimensions des deux formes au niveau de l'individu végétal. Spécifiquement, il y aussi une grande diversité; les *Pyrenacantha mangenotiana* et *Neostachyanthus occidentalis* restent en sous-bois et n'atteignent qu'une dizaine de mètres de hauteur. Les *Triphyophyllum peltatum* et *Ancistrocladus barteri* par exemples atteignent le sommet des arbres, et peuvent avoir une longueur de plusieurs dizaines de mètres. Comme nous l'avons vu, la taille maximum enregistrée est de 190 mètres chez un Palmier liane du genre *Calamus.*

3. Croissance

Croissance lente de la forme de jeunesse

Chez toutes les lianes la croissance de la forme de jeunesse se fait d'une façon très lente. Rappelons que chez le *Triphyophyllum peltatum,* par exemple, la métamorphose a lieu environ 3 ans après la germination, la forme juvénile n'atteignant à ce moment qu'une hauteur de 40 cm. Dans la plupart des cas observés cette transformation s'effectue vers la fin de la première année, lorsque la forme juvénile atteint 10 à 20 cm de hauteur.

Croissance rapide de la forme lianescente

Celle-ci est rapide chez toutes les lianes; la différence entre les vitesses de croissance de la forme de jeunesse et de la forme lianescente est toujours bien marquée; prenons par exemple le cas du *Dioscoreophyllum cumminsii,* qui met 8 semaines pour accroître sa forme de jeunesse de 6 cm, alors qu'après la métamorphose, 11 cm se sont formés en 1 semaine. Pour certaines lianes la croissance monopodique de la forme de jeunesse se maintient lors de la métamorphose, c'est le même méristème qui élabore la forme lianescente: *Artabotrys insignis, Triphyophyllum peltatum, Dioscoreophyllum cumminsii,* etc. Pour d'autres la croissance monopodique laisse la place, lors de la métamorphose, à une croissance sympodique: *Ancistrocladus barteri, Iodes liberica.* Un dernier groupe de lianes conserve la croissance sympodique qui était celle de la forme de jeunesse: *Icacina mannii, Rhaphiostylis beninensis, Strychnos congolana,* etc. Une étude histologique et cytologique comparée du méristème apical avant et après la métamorphose serait d'un extrême intérêt.

4. Dimensions foliaires

Grandes dimensions des feuilles de la forme de jeunesse

Chez la plupart des lianes, les feuilles de cette première forme sont plus grandes que celles de la forme lianescente; par exemple les premières feuilles du *Triphyophyllum peltatum* mesurent de 30 à 40 cm, tandis que les suivantes ont de 10 à 15 cm.

Petites dimensions des feuilles de la forme lianescente

En règle générale les feuilles de la liane sont nettement plus petites que celles de la forme juvénile (cependant le *Dioscoreophyllum cumminsii* présente des caractéristiques inverses). Dans bien des cas, les feuilles des axes orthotropes lianescents ne sont plus que des écailles. La photosynthèse est entièrement effectuée par les feuilles des rameaux plagiotropes (*Artabotrys insignis, Cuervea macrophylla,* etc.). Quant à la forme des feuilles, en règle générale, elle reste la même, mais nous avons rencontré quelques exceptions. Le cas le plus marqué est celui du *Crossostemma laurifolium:* cette plante a des feuilles découpées lorsqu'elle est jeune, et entières lorsqu'elle est devenue lianescente. Un autre exemple est celui du *Triphyophyllum peltatum* ayant des feuilles entières au début de son développement, puis les feuilles se transforment et portent à leur extrémité deux crochets servant à la fixation de la liane.

5. Entre-nœuds

Petits entre-nœuds de la forme de jeunesse

Pour toutes les lianes rencontrées, la forme de jeunesse présente toujours des entre-nœuds courts. Ils varient de quelques millimètres à quelques centimètres suivant les espèces.

Grands entre-nœuds de la forme lianescente

Les entre-nœuds deviennent très grands lors de la métamorphose, pouvant atteindre 10 à 15 cm et plus. Cette taille s'accentue peut-être encore avec l'âge de la plante, mais ceci demande à être contrôlé.

6. Ramifications

Forme de jeunesse non ramifiée

La plupart des lianes étudiées ont une forme de jeunesse non ramifiée. Cependant chez certaines on voit apparaître:

- des axes spécialisés ou stolons servant à la multiplication végétative de l'espèce *(Neostachyanthus occidentalis, Pyrenacantha mangenotiana, Dioscoreophyllum cumminsii);*
- des rameaux plagiotropes stériles *(Artabotrys insignis, Cuerva macrophylla, Pycnanthus dinklagei, Ventilago africana);*
- des ramifications apparaissent aussi sur les parties plagiotropes des axes primaires qui se courbent à un certain niveau, comme c'est le cas chez les *Rhaphiostylis beninensis* et *Strychnos congolana.*

Forme lianescente toujours ramifiée, 2 processus distincts:

Apparition d'axes différenciés: ils servent à fixer la liane, et émettent en outre des inflorescences. Ils peuvent être de plusieurs sortes:

- des vrilles terminales (*Landolphia dulcis, Iodes liberica,* etc.), ou axillaires (*Strychnos congolana, Crossostemma laurifolium,* etc.);
- des rameaux plagiotropes munis de crochets *(Artabotrys insignis, Hugonia planchonii);*
- des rameaux plagiotropes en verticille ou subverticille de 2 à 4 rameaux (*Cuervea macrophylla, Pycnanthus dinklagei,* etc.);
- des rameaux plagiotropes dont le premier entre-nœud s'enroule autour du support *(Ventilago africana).*

Réitération: comme nous l'avons vu plus haut, nous reprenons le terme de "réitération" donné par Oldeman (1972) à l'ensemble des axes qui ont une structure conforme au modèle spécifique.

7. Sexualité

Forme de jeunesse stérile

La sexualité ne se manifeste jamais au niveau de la forme de jeunesse. La seule exception est, jusqu'à présent, le *Crossostemma laurifolium;* chez cette plante à la suite d'un traumatisme sur l'axe primaire, les inflorescences sont apparues. Chez les autres lianes, malgré les traumatismes, la forme juvénile est toujours restée stérile.

Forme lianescente sexualisée

La sexualité se manifeste toujours, mais à des moments plus ou moins éloignés de la germination suivant les espèces. Elle a lieu dans la plupart des cas sur les axes plagiotropes, mais nous avons rencontrés quelques cas de cauliflorie chez les Aristolochiacées, Hippocratéacées, Légumineuses et Icacinacées.

8. Retour à la forme de jeunesse

On remarque un retour à la forme de jeunesse à la base des réitérations issues de façon naturelle ou provoquée de la liane. Ce retour à la forme juvénile a été remarqué dans la plupart des cas étudiés. Il s'agit là, sinon d'une constante, au moins d'une caractéristique très répandue chez les lianes d'Afrique Tropicale.

9. Remarque

La forme de transition ne constitue qu'un passage entre l'état juvénile et l'état adulte. Elle possède encore quelques traits du premier mais peu à peu apparaissent ceux du second. Les lianes ayant cette forme de transition sont les *Triphyophyllum peltatum, Icacina mannii, Neostachyanthus occidentalis, Strychnos congolana, Crossostemma laurifolium* et *Gouania longipetala.*

10. Racines

Bien que nous ne disposions pas d'indications précises concernant l'étude comparée du système racinaire avant et après la métamorphose, l'hypothèse d'une métamorphose racinaire ne peut être exclue. L'augmentation considérable des besoins hydriques de la liane par rapport à ceux de la forme juvénile nécessite au moins une croissance racinaire accrue.

Conclusion

Les modèles architecturaux chez les lianes

Comme nous avons pu le constater par les ouvrages antérieurs et par nos propres observations, les lianes peuvent être actuellement séparées en deux groupes, l'un conforme à l'architecture des arbres, l'autre à architecture originale.

Lianes à architecture d'arbre

Nous allons passer en revue les différents modèles architecturaux tels qu'ils ont été reconnus par Hallé & Oldeman (1970) et dont nous avons pu trouver des représentants lianescents.

Modèle de Corner:		
Lomariopsis guineensis		Afrique
Modèle de Tomlinson		
Calamus deeratus Mann.	Palmacées	Afrique
Modèle de Chamberlain		
Carludovica sp. (Oldeman 1972)	Cyclanthacées	Amérique
Modèle de Leeuwenberg		
Dictyophleba leonensis (Stapf) Pichon	Apocynacées	Afrique
Dictyophleba stipulosa (Moore ex Wernh.) Pichon	Apocynacées	Afrique

Gloriosa superba L. (Hallé & Oldeman 1970)	Liliacées	Afrique
Landolphia dulcis (R. Br. ex Sabine) Pichon var. *barteri* (Stapf) Pichon	Apocynacées	Afrique
Landolphia membranacea (Stapf) Pichon	Apocynacées	Afrique
Tecoma sp. (Oldeman 1972)	Bignoniacées	Amérique
Modèle de Schoute		
A rapprocher de ce modèle:		
Flagellaria indica L. (Tomlinson 1970)	Liliacées	Afrique
Iodes liberica Stapf	Icacinacées	Afrique
Modèle de Petit		
Atractogyne bracteata (Wernh.) Hutch. & Dalz. (Hallé 1967)	Rubiacées	Afrique
Modèle de Nozeran		
Mabea taquari Aubl. (Oldeman 1972)	Euphorbiacées	Amérique
Modèle de Massart		
Pycnanthus dinklagei Warb.	Myrtacées	Afrique
Modèle de Roux		
Artabotrys insignis Engler & Diels	Annonacées	Afrique
Cuervea macrophylla (Vahl.) R. Wilczek ex N. Hallé	Hippocratéacées	Afrique
Modèle de Cook		
Phyllanthus muellerianus (O. Kuntze) Exell (Rouy 1968)	Euphorbiacées	Afrique
Ventilago africana Exell	Rhamnacées	Afrique
Zizyphys papuanus Ltb. (Hallé, comm. pers.)	Rhamnacées	Australie
Modèle de Champagnat		
Allamanda sp. (Oldeman 1972)	Apocynacées	Amérique
Modèle de Mangenot		
Atroxima liberica Stapf	Polygalacées	Afrique
Icacina mannii Oliver	Icacinacées	Afrique
Raphiostylis beninensis (Hooker fil. ex Planchon) Planchon ex Bentham	Icacinacées	Afrique
Strychnos congolana Gilg	Loganiacées	Afrique
Modèle de Troll		
Bauhinia sp. (Oldeman 1972)	Légumineuses	Amérique
Lonchocarpus cf. *chrysophyllus* (Oldeman 1972)	Légumineuses	Amérique

Il a donc été trouvé actuellement 13 modèles sur les 24 décrits par Hallé & Oldeman en 1970. Mais le nombre des lianes, difficile à étudier, étant peu et mal connu, l'on pourra vraisemblablement y trouver par la suite d'autres modèles d'architecture arborescente.

Lianes à architecture originale

Il est prématuré de définir chez ces plantes, des modèles architecturaux spécifiquement lianescents. On peut cependant y distinguer 3 groupes dont les caractéristiques principales sont les suivantes (fig. 19):

- la forme de jeunesse est orthotrope; l'axe lianescent est un monopode; la sexualité est latérale *(Gouania longipetala, Hugonia planchonii, Triphyophyllum peltatum);*
- la forme de jeunesse est orthotrope; l'axe lianescent est formé d'un enchaînement sympode *(Ancistrocladus barteri, Iodes liberica);*
- la forme de jeunesse est plagiotrope, accrochée à l'arbre support par des racines adventives:

  Rhaphidophora celatocaulis (Troll 1938).
  Marcgravia sp. (Richards 1952; Robbins 1964).
  Hedera helix (Doorenbos 1954; Robbins 1964).
  Monstera sp. (Robbins 1964).
  Ficus repens (Robbins 1964).
  Metrosideros sp. (Dawson 1967; 1968).

Ce dernier groupe de lianes, constitue un modèle architectural bien individualisé dont l'étude se poursuit actuellement.

Le problème de la forme juvénile et de la métamorphose

Les lianes à architecture originale, non conforme aux modèles architecturaux connus chez les arbres, présentent une caractéristique d'un intérêt biologique particulier, la métamorphose, qui sépare la forme de jeunesse de la forme adulte lianescente. L'existence, chez certaines espèces végétales, d'une forme de jeunesse qualitativement différente de la forme adulte est connue depuis longtemps (Molisch 1915); elle a été reconnue chez des plantes lianescentes et les expériences de Doorenbos (1954) ont mis en évidence les caractères de la forme de jeunesse chez le lierre.

Aspect biologique de la métamorphose

Le problème de la coexistence dans un même individu végétal de deux stades morphologiquement et biologiquement différents a été discuté par Schaffalitzky de Muckadell (1954), Brink (1962) et Robbins (1964). Ce dernier cite plusieurs espèces de lianes à forme de jeunesse caractéristique, pouvant être multipliée végétativement. Brink (l.c.) suggère que les chromosomes sont le site des changements ontogéniques survenant lors de la métamorphose. Robbins (l.c.) d'après ses

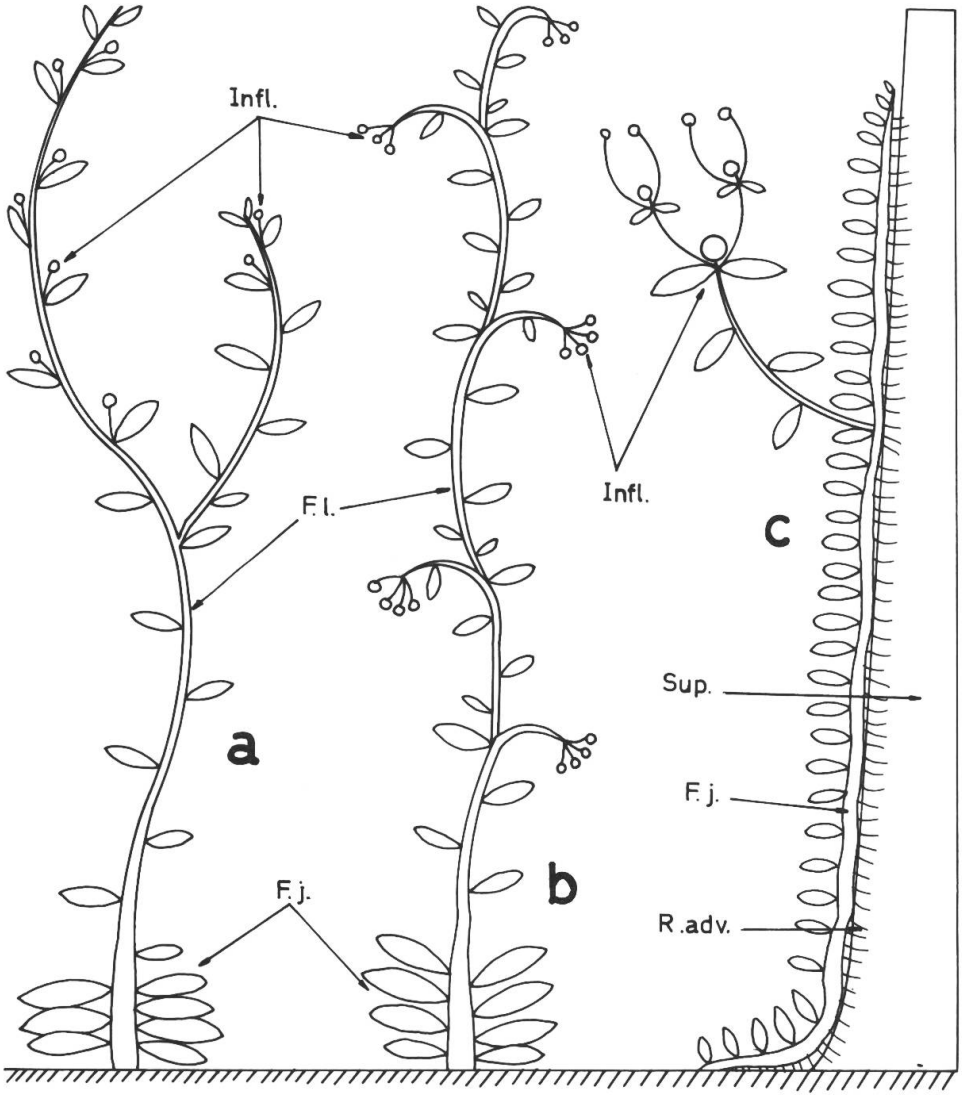

Fig. 19. – Groupe de lianes à architecture originale
a, la forme de jeunesse est orthotrope, l'axe lianescent est un monopode, la sexualité est latérale; **b,** la forme de jeunesse est orthotrope, l'axe lianescent est formé d'un enchaînement sympode; **c,** la forme de jeunesse est plagiotrope accrochée à l'arbre support par des racines adventives. *F.j.:* forme de jeunesse; *F.l.:* forme lianescente; *Infl.:* inflorescence; *R.adv.:* racines adventives; *Sup.:* arbre support.

expériences sur l'*Hedera helix,* mais aussi sur des arbres et des lianes, retrouve les résultats de Doorenbos (1954) donnés après des expériences de greffage sur l'*Hedera helix.* En greffant un morceau de partie jeune sur une partie adulte, cette dernière perd sa capacité de fleurir et redonne des feuilles juvéniles. Robbins est enclin à penser que le cytolpasme joue un rôle dans cette métamorphose, en particulier par des changements dans le système enzymatique. En conclusion, la question de la métamorphose est complexe et controversée, puisque pour Brink la métamorphose prendrait son origine au niveau chromosomique, tandis que pour Robbins, elle la prendrait au niveau cytoplasmique.

Aspect phylogénétique de la métamorphose

Pour bien des chercheurs, la forme de jeunesse renseigne sur les types primitifs, qui sont conservés dans les parties jeunes. Gaussen (1944) au début de son ouvrage sur les Gymnospermes nous donne quelques considérations sur la signification évolutive des formes de jeunesse. "L'opinion classique est que l'embryon puis la forme de jeunesse récapitulent l'évolution passée, c'est la loi de Serres et Fritz-Müller: l'ontogénie retrace la phylogénie. Cette opinion est vraie dans certains cas; on sait qu'elle est souvent en défaut. Elle n'est qu'une partie d'une loi plus générale". Il donne un certain nombre d'exemples de cas où la loi de Serres et Fritz-Müller n'est pas suivie; nous en avons retenu deux, l'un dans le monde végétal, l'autre dans le monde animal.

Bryophytes: "Les gamétophytes des Mousses et des Hépathiques à feuilles seraient des types primitifs. L'évolution se ferait vers la forme thalle. Chez les *Radula* et *Lejeunea,* les premiers rameaux de la plante sont thalloïdes, indiquant l'évolution future. Les *Zoopsis* et *Pteropstella* sont presque complètement thalloïdes; jeune et adulte ont le type évolué. Les seuls organes ayant conservé le type primitif de feuilles sont au voisinage des parties fertiles: ce sont les rameaux fertiles. Finalement les espèces complètement thalloïdes n'ont de souvenir feuillé que dans le "périanthe" [...] On voit très nettement que le type feuillé est primitif et le type thalloïde évolué et que l'évolution a commencé par le jeune".

Ammonites: C'est le groupe le mieux étudié dans ses formes successives. Mazenot (in Gaussen [1944]), a retracé l'histoire du groupe des *Perisphinctidae.* "On passe du type primitif à côtes ininterrompues, à un type évolué à côtes interrompues par un sillon. Ce caractère évolué apparaît d'abord chez le jeune, l'adulte conservant le caractère primitif. Dans les espèces plus évoluées, jeune et adulte sont évolués mais jamais les loges initiales de l'embryon. Enfin on voit une surévolution par atténuation du sillon et cette surévolution se manifeste d'abord chez l'adulte". De Ferre (1952) a étudié la signification des formes de jeunesse dans l'évolution et a pris comme exemple la famille des Abiétacées. Sa conclusion est que: "la forme de jeunesse est dans la majorité des cas, l'état évolué de l'individu, et ceci quel que soit l'état primitif, évolué ou surévolué de l'adulte".

Nous nous trouvons à nouveau devant une question controversée; pour certains auteurs la forme de jeunesse représente l'état ancestral, tandis que pour d'autres elle représente l'état évolué. Sans qu'il soit possible d'apporter une solution définitive, il nous paraît normal de considérer que chez les lianes, la forme de jeunesse,

érigée et à croissance lente, représente l'état arborescent ancestral. Il paraît hors de doute, en effet, que les lianes soient, phylogénétiquement, plus avancées que les arbres.

Nous espérons, en tout cas, que notre étude de la croissance et du développement de quelques lianes tropicales pourra contribuer à la compréhension des phénomènes de métamorphoses chez les végétaux supérieurs.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Airy Shaw, H. K. (1951) On the Dioncophyllaceae, a remarkable new family of flowering plants. *Kew Bull.* 1951: 327-347.

Booth, A. (1959) Some factors concerned in the growth of stolons in potalo. *J. Linn. Soc., Bot.* 56: 166-169.

Brink, R. A. (1962) Phase change in higher plants and somatic cell heredity. *Quart. Rev. Biol.* 37: 1-22.

Burkill, I. H. (1935) *A dictionary of the economic products of Malay Peninsular.* London.

Corner, E. J. H. (1939) A revision of Ficus, subgenus Synoecia. *Gard. Bull. Straits Settlem.* 10: 82-161.

– (1966) *The natural history of palms.* The World Naturalist. London.

Cusset, G. (1970) Remarques sur des feuilles de Dicotylédones. *Boissiera* 16.

Dawson, J. W. (1966) Vegetative features of Griselina lucida. A New Zealand shrub epiphyte. *Tuatara* 14: 121-129.

– (1967) A growth habit comparison of Metrosideros and Ficus. *Tuatara* 15: 16-24.

– (1968) The vegetative buds of the New Zealand species of Metrosideros. *New Zealand J. Bot* 6: 240-242.

Doorenbos, J. (1954) "Rejuvenation" of Hedera helix in graft combinations. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Ser. C.* 57: 99-102.

Ferre, Y. de (1952) *La signification des formes de jeunesse dans l'étude de l'évolution.* Coll. Int. CNRS sur l'évolution et la phylogénie chez les végétaux. Paris.

Gaussen, H. (1944) *Les Gymnospermes actuelles et fossiles.* Toulouse.

Goebel, K. (1913) *Organographie der Pflanzen. 1. Teil. Allgemeine Organographie.* Ed. 2. Jena.

Hallé, F. (1966) Etude de la ramification du tronc chez quelques fougères arborescentes. *Adansonia* 6: 405-424.

– (1967) *Etude biologique et morphologique de la tribu des Gardéniées (Rubiacées).* Mémoire ORSTOM n° 22. Paris.

– & R. A. A. Oldeman (1970) *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.* Monogr. Bot. Biol. Vég. 6. Paris.

Hegi, G. (1906) *Illustrierte Flora von Mitteleuropa.* München.

Holttum, R. E. (1938) The ecology of tropical Pteridophytes. In F. Verdoorn, *Manual of Pteridology.* The Hague.

Keng, H. (1967) Observation on Ancistrocladus tectorius. *Gard. Bull. Straits Settlem.* 22. 113-121.

– (1970) Further observations on Ancistrocladus tectorius (Ancistrocladaceae). *Gard. Bull. Straits Settlem.* 25: 235-237.

Léonard, J. (1949) Une nouvelle et curieuse famille pour la flore phanérogamique du Congo Belge: les Ancistrocladacées. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 82: 27-40.

Maige, A. (1900) Recherches biologiques sur les plantes rampantes. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 8, 2: 249.

Massart, J. (1896) Sur la morphologie du bourgeon. I. La différenciation raméale chez les lianes. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 13: 121-136.

Menninger, E. A. (1965) An african vine with three kinds of leaves for three different job. *Bot. Gard.* 15: 29-31.

Metcalfe, C. R. (1951) The anatomical structure of the Dioncophyllaceae in relation to the taxonomic affinities of the family. *Kew Bull.* 1951: 351-368.

Millington, W. F. (1966) The tendril of Parthenocissus inserta: determination and development. *Amer. J. Bot.* 53: 74-81.

Molisch, H. (1915) *Pflanzenphysiologie als Theorie des Gärtnerei.* Jena.

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.

Pfirsch, E. (1962) *Recherches sur le conditionnement plagiotropique chez quelques plantes à stolons.* Thèse. Strasbourg.

Planchon, J. E. (1850) Essai monographique d'une nouvelle famille de plantes proposées sous le nom d'Ancistrocladacées. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 3, 13: 316-320.

Raunkiaer, C. (1934) *The life forms of plants and statistical plant geography.* Oxford.

Richards, P. W. (1952) *The tropical rain forest.* Cambridge.

Robbins, W. J. (1964) Topophysis, a problem in somatic inheritance. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 108: 395-403.

Roux, J. (1968) Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes. Le concept de rameau plagiotrope. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 12, 9: 109-256.

Schaffalitzky de Muckadell, M. (1954) Juvenile stage in woody plants. *Physiol. Pl. (Copenhagen)* 7: 782-796.

Schmid, R. (1964) Die systematische Stellung der Dioncophyllaceen. *Bot. Jahrb. Syst.* 83: 1-56.

Thwaites, G. H. K. (1852) Note on the genus Ancistrocladus of Wallich. *Trans. Linn. Soc. London* 21: 225-226.

Treub, M. (1883) Sur une nouvelle catégorie de plantes grimpantes. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 3: 44-75.

Troll, W. (1937-1943) *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen.* Vol. 1/1-3. Berlin.

Van Thieghem, P. (1903) Sur les Ancistrocladacées. *J. Bot.* 17: 151-168.

Adresse de l'auteur: ORSTOM, BP 434, Tananarive, Madagascar.