

EDIFICATION D'ARBRES PAR CROISSANCE D'ETABLISSEMENT

DE TYPE MONOCOTYLEDONNIEN :

L'EXEMPLE DE CHLORANTHACEAE

par

BLANC P.

- SOMMAIRE -

Les modalités de la croissance d'établissement sont rappelées. Des exemples de Dicotylédones, Monocotylédones et Lycopsides de sous-bois de forêt dense sont cités pour la croissance d'établissement sympodiale par émission d'axes de vigueur croissante issus de la base de la plante, aboutissant à la formation d'arbrisseaux. Chez *Ascarina philippinensis*, le stade jeune est mis en place par cette croissance d'établissement mais le stade adulte est de type arborescent avec un tronc unique de 15-20 mètres. Cette édification originale s'accompagne de la perte de multiplication végétative par marcottage et bouturage naturel des tiges pendant les stades jeunes. La dynamique de croissance de *A. philippinensis* est comparée à celle d'autres *Chloranthaceae* (*Chloranthus*, *Sarcandra* et *Hedyosmum*) et de *Piperaceae* (*Piper*). Une interprétation évolutive des types biologiques des *Chloranthaceae* est donnée.

- SUMMARY -

The different modalities of establishment growth are briefly discussed. Examples of tropical forest understory Dicotyledons, Monocotyledons and Lycopsids are cited concerning the sympodial establishment growth ; this pattern is characterised by the set up of increasingly vigorous axes arising from the base of the plant ; cespitose shrubs are so created. In *Ascarina philippinensis*, the young stage is built up by this sympodial establishment growth but the adulte stage is arborescent and the single trunk reaches 15 to 20 meters. This original setting up of a tree is accompanied by the loss of vegetative propagation by natural stem cuttings in the young stages. The growth habit of *A. philippinensis* is compared with other *Chloranthaceae* (*Chloranthus*, *Sarcandra* and *Hedyosmum*) and *Piperaceae* (*Piper*). An evolutionary interpretation of the biological types in the *Chloranthaceae* is given.

Si l'absence habituelle d'activité cambiale chez les Monocotylédones est certainement responsable de la rareté des formes arborescentes, il apparaît cependant des différences générales dans le port des Monocotylédones et des Dicotylédones que cette absence d'épaississement secondaire ne peut expliquer. Lorsqu'on compare Monocotylédones et Dicotylédones herbacées, il se révèle deux tendances opposées : la réduction des entre-nœuds chez les Monocotylédones et le développement des entre-nœuds, et donc d'une tige directement visible, chez les Dicotylédones. Chez les Monocotylédones, la réduction des entre-nœuds est liée à une tubérisation plus ou moins marquée de la tige ; cette tubérisation, souvent accompagnée d'une croissance sympodiale, est bien connue (HOLTTUM, 1955; BELL et TOMLINSON, 1980). Les Monocotylédones à entre-nœuds développés sont essentiellement des herbes traçantes assez fréquentes chez les Commelinaceae et les Poaceae, des plantes aquatiques appartenant au super-ordre des Alismatiflorae (sensu DAHLGREN et CLIFFORD, 1982), des lianes à tiges détachées du support chez des Palmiers et des ordres tels que Dioscoreales et Asparagales, et des lianes à tiges plaquées au support par des racines adventives se rencontrant chez les Araceae, Cyclanthaceae et Pandanaceae. En revanche, les tiges dressées, mêmes herbacées, sont rares chez les Monocotylédones et se rencontrent surtout chez des Liliales et des Commelinaceae ; Les pseudo-tiges, formées par l'emboîtement de longues gaines foliaires, sont fréquentes chez les Zingiberiflorae. La réduction habituelle des entre-nœuds et la tubérisation de la tige ont permis de mettre en évidence aisément la forme de cône à pointe située vers le bas que prend la tige des Monocotylédones dans les stades post-germinatifs ; ce cône est dû au fonctionnement d'un méristème épaississeur primaire ("primary thickening meristem" des anglophones) reconnu par SCHLEIDEN dès 1849 et retrouvé par de nombreux auteurs ultérieurs (voir la récente revue bibliographique par DE MASON, en 1983). L'activité de ce méristème épaississeur primaire, responsable de l'acquisition du diamètre définitif de la tige sans intervention d'un cambium, correspond à la croissance d'établissement ("establishment growth") définie par TOMLINSON et ZIMMERMANN en 1966 ; cette croissance d'établissement a été ultérieurement décrite chez d'autres Monocotylédones (TOMLINSON et ESLER, 1973). En fait, il semble que ce méristème épaississeur primaire ait été décrit chez les Monocotylédones parce qu'il était logique de l'y trouver, d'une part (absence de cambium), et parce qu'il était facile à mettre en évidence, d'autre part (tige tubérisée, entre-nœuds courts). Mais ce processus de croissance a pu être mis en évidence dans d'autres groupes, tels que Ptéridophytes, Cycadophytes, Gymnospermes et Dicotylédones (voir DE MASON, 1983). Il apparaît donc que ce cône post-germinatif est fréquent chez les plantes vasculaires et non pas seulement chez les Monocotylédones ; il semble, en fait, être surtout rare chez les Dicotylédones arborescentes et les Gymnospermes, ce qui peut s'expliquer par le fonctionnement précoce du cambium et par l'absence de formation de racines adventives le long de la tige ; en effet, l'augmentation du diamètre primaire, et donc du nombre de faisceaux vasculaires, est directement liée à l'apparition de racines adventives de diamètre croissant avec la vigueur et l'âge de la plante, comme l'on montré TOMLINSON et ESLER (1973) chez quelques Monocotylédones néozélandaises. Ainsi, la forme en cône de la jeune tige ne caractérise pas les Monocotylédones mais plutôt un mode de développement de la tige dont le méristème apical reste suffisamment proche du sol ou d'un support pour permettre le développement de racines adventives proximales.

CROISSANCE D'ETABLISSEMENT SYMPODIALE ET SUCCESSION D'UNITES STRUCTURALES

A côté de ce mode de croissance d'établissement monopodial caractérisé par l'accroissement en volume du méristème de l'axe épicotyle, on peut distinguer une croissance d'établissement sympodiale (C E S) qui s'effectue par un système de relais

successifs issus de la base enracinée de la plante. Quelques espèces présentant ce mode de croissance ont été décrites par TOMLINSON et ESLER (1973). Cette croissance d'établissement sympodiale se superpose à la croissance d'établissement monopodiale et constitue une répétition séquentielle de cette dernière. Dans la CES, le méristème de l'axe épicotyle atteint un diamètre maximal très inférieur au diamètre maximal définitif caractéristique des axes adultes de l'espèce. Ce diamètre définitif est acquis par un enchaînement d'unités structurales dont le diamètre augmente régulièrement; cet enchaînement sympodial s'effectue au niveau du sol dans lequel s'ancrent les racines adventives de la base des unités successives. Chaque unité débute par une phase de croissance horizontale, plus ou moins prolongée, avec des pièces foliaires réduites à des cataphylles, puis l'axe se redresse et produit progressivement des feuilles assimilatrices. L'unité suivante apparaît au niveau du coude de la précédente. Pour chaque nouvelle unité, le diamètre initial est intermédiaire entre le diamètre initial et le diamètre définitif de l'unité précédente, puis il augmente pour atteindre un diamètre définitif supérieur à celui de l'unité précédente. L'augmentation du diamètre primaire de la plante se réalise ainsi de relais en relais pour atteindre un maximum caractéristique de l'espèce et qui se stabilisera dans les relais ultérieurs, si les conditions mésologiques restent inchangées (Pl. I). Cette CES se rencontre essentiellement chez des espèces dont les feuilles assimilatrices sont portées par des axes aériens dressés; l'absence d'activité cambiale est compensée par une augmentation de diamètre au niveau du sol, là où les racines adventives peuvent se développer. Pour les parties aériennes dressées, la hauteur des tiges, la longueur des entre-nœuds et les dimensions des feuilles augmentent d'unité en unité. La sexualité apparaît avec la phase adulte mais un point essentiel de ce mode de croissance, d'un point de vue adaptatif, est le fait que la sexualité apparaît souvent avant que les dimensions et la complexité maximales caractéristiques de l'espèce ne soient atteintes; cette complexité maximale apparaîtra avec l'émission de nouvelles unités structurales plus vigoureuses. La CES n'est donc que la première phase d'un mode de croissance qui se prolongera toute la vie de la plante. Ce mode de croissance se rencontre fréquemment en sous-bois et conduit à la formation de deux types biologiques principaux :

- des herbes acaules cespiteuses, lorsque toutes les tiges apparaissent au niveau du sol et présentent des entre-nœuds réduits; ce sont surtout des Monocotylédones dont les espèces sont fréquentes parmi les Araceae et les Commelinaceae;

- des herbes dressées et des arbrisseaux ne présentant qu'une ou deux tiges principales vivantes simultanément; c'est le cas le plus fréquent en sous-bois, aussi bien chez des Monocotylédones que des Dicotylédones.

Les espèces suivantes ont pu être observées chez les Monocotylédones où ce mode de croissance est habituel chez les Zingiberaceae, chez des Palmiers du sous-bois comme Chamaedorea sp. du Pérou (P.B. 85-997, Pl. II, 1, 2), chez des Commelinaceae telles que Dichorisandra sp. pl. en Amérique et les Palisota dressés ou lianescents comme P. ambigua (P.B. 83-693) ou P. thyrsoflora au Gabon (P. B. 83-689, Pl. II, 3); les espèces du genre Asparagus (Asparagaceae) présentent également, en culture, cette CES; la CES

semble être la règle générale chez les Monocotylédones cespitueuses dressées ou lianescentes, et les bambous présentent fréquemment ce mode de croissance. Chez les Dicotylédones, la CES se rencontre surtout dans des groupes considérés comme primitifs : les Aristolochiaceae avec la plupart des espèces du genre Thottea, comme T. grandiflora ou T. dependens de Malaisie (P. B. 84-430, Pl. II, 4), les Urticaceae avec la plupart des Elastostema en Asie et de nombreux Pilea dont ceux du groupe de P. nutans au Pérou (P. B. 85-703, Pl. II, 5), de nombreux Piper (Piperaceae) d'Asie et d'Amérique (voir la description de P. unguiculatum, BLANC et ANDRAOS, 1982, 1983), et les Chloranthaceae herbacées ou arbustives des genres Chloranthus et Sarcandra. Parmi les autres Dicotylédones, la CES s'observe clairement chez les Begonia bambusiformes comme B. albopicta. En dehors des Angiospermes, la CES a été trouvée chez des Lycopsides épiphytes de sous-bois, comme Lycopodium phlegmaria en Malaisie (P.B. 84-388, Pl. II, 7,8,9) et chez les Psilophytes (Psilotum et Tmesipteris, F. HALLE, comm. pers.) ce qui montre que ce mode de croissance est apparu par convergence dans différents groupes de haut rang taxonomique, la seule constante étant l'activité cambiale faible ou nulle chez des espèces ne présentant pas un enracinement adventif continu le long de la tige ; le sous-bois, avec ses conditions lumineuses limitantes, semble propice à la faiblesse de l'activité cambiale car la formation de bois nécessite une forte dépense énergétique.

Chez ces arbrisseaux, lorsque la CES a mis en place des unités équivalentes se remplaçant dans le temps, on retrouve un comportement comparable à celui de certains arbres ou arbustes ligneux présentant plusieurs troncs équivalents issus d'une même base, comme chez Scaphopetalum amoenum (JENIK, 1969), Doryphora sassafras et Eucryphia moorei d'Australie qui possèdent, en outre, un "ligno-tuber" (JOHNSTON et LACEY, 1983), Guatteria caribaea (A. ROUSTEAU, comm. pers) ou des arbustes et petits arbres de nos forêts, comme les ronces (Rubus idaeus-fruticosus), le sureau (Sambucus nigra) ou le noisetier (Corylus avellana) qui ont été décrits par BARNOLA (1976). Mais, dans ces exemples, une croissance d'établissement n'existe pas et il s'agit de buissonnement par rejets apparaissant au-dessus du collet chez des espèces dont la première tige, issue de la germination, est déjà lignifiée. Ces arbrisseaux se rencontrent aussi en sous-bois des forêts tropicales, comme chez la plupart des espèces dressées de Cyrtandra (Gesneriaceae) en Asie du Sud-Est ou Scaphopetalum thonneri (Sterculiaceae) et Alchornea floribunda (Euphorbiaceae) au Gabon.

VALEUR ADAPTATIVE DE LA CROISSANCE PAR SUCCESSION D'UNITES STRUCTURALES (Pl. III)

La CES, la faible activité cambiale et la succession d'unités structurales sont trois caractères fréquemment liés, au moins en sous-bois, et ils entraînent une grande adaptabilité des espèces aux conditions lumineuses. En effet, les plantes à tige unique dressée, herbacées ou ligneuses, tendent à s'étioler lorsque l'intensité lumineuse est trop faible ; cet étiolement est caractérisé par une élongation des entre-nœuds, une diminution du

diamètre de la tige et des dimensions foliaires et, fréquemment, une faible teneur en chlorophylle ; l'étiollement se manifeste sur des extrémités de tiges et les axes étiolés ne possèdent pas de système racinaire adventif ; ils sont directement sous la dépendance trophique des parties non étiolées. Sauf dans certains cas liés à la multiplication végétative (BLANC, 1980, 1986), l'étiollement n'est pas viable à long terme et la partie étiolée finit par mourir. En revanche, les plantes qui présentent une CES possèdent des tiges autonomes par leur système racinaire adventif et ajustent leur vigueur aux conditions lumineuses, c'est-à-dire la puissance du système racinaire, et les dimensions des entre-nœuds et des feuilles : plus la lumière sera forte (petit chablis, abords de lisière ou de rivière, ...) et plus seront grands le méristème apical, la puissance du système racinaire, le diamètre et la longueur des entre-nœuds, la hauteur de la tige, les dimensions foliaires et le degré de ramification. Lorsque la lumière diminue (fermeture de chablis ...), ces paramètres évoluent en sens inverse et la vigueur et les proportions de la plante diminuent pour se stabiliser à un niveau lumineux plus faible. Ainsi, on rencontrera en sous-bois des individus de taille et complexité différentes sans que le degré de complexité soit nécessairement lié à l'âge de la plante. Cette régression adaptative est un retour vers le stade végétatif et même, en cas de faible lumière, vers le stade juvénile. Mais une lumière trop faible, vraisemblablement d'une intensité proche de celle qui est liée au point de compensation photosynthétique caractéristique de l'espèce, entraîne une régression létale. L'avantage de cette stratégie de croissance est évident puisqu'il permet à la plante de vivre dans un environnement lumineux donné avec une physionomie et une morphologie ajustées de façon réversible.

EDIFICATION D'UN ARBRE PAR CROISSANCE D'ETABLISSEMENT :

LE CAS D'ASCARINA PHILIPPINENSIS (Pl. V ET VI).

En sous-bois de forêt d'altitude (1500 m à 2000 m), au mont Kinabalu (Sabah, Bornéo), on rencontre fréquemment une Chloranthaceae (Ascarina philippinensis P.B. 84-574) poussant sous la forme d'un arbrisseau avec quelques tiges principales issues de la base ; cet arbrisseau rappelle d'autres Chloranthaceae, comme Sarcandra glabra ou Chloranthus erectus (P.B. 84-514, Pl. IV), fréquentes dans les sous-bois des forêts malaises. Les tiges équivalentes évoquent une plante adulte, mais la sexualité n'apparaît jamais. L'observation de la base d'individus de différentes tailles montre l'existence d'une CES, chaque nouvel axe augmentant de diamètre lorsque les conditions sont favorables à une vigueur croissante. Le diamètre des axes se stabilise à 8 - 10 mm par succession d'unités structurale et les individus les plus éclairés sont habituellement les plus grands (2 à 3 mètres pour chaque tige principale). A ce stade, la plante présente souvent une active multiplication végétative par marcottage des tiges âgées qui retombent sous l'effet de leur propre poids, en raison de leur faible lignification, et par boutures de fragments de tiges qui sont très fragiles au niveau du nœud renflé caractéristique des Chloranthaceae. Cette active multiplication végétative par fragmentation des parties aériennes est habituelle chez les plantes

de sous-bois et certaines zones de forêt sont couvertes de jeunes individus d'Ascarina sur plusieurs mètres carrés.

Ce mode de croissance par succession d'unités structurales équivalentes persiste dans les zones de sous-bois sombre. Mais un autre comportement apparaît lorsque la vigueur de la plante augmente, c'est-à-dire en bordure de chemin ou de chablis ; les axes issus de la base, deviennent plus épais, se lignifient et atteignent une hauteur plus importante. La plante devient alors un arbrisseau ligneux et un phénomène de buissonnement apparaît, caractérisé par l'apparition des unités structurales suivantes dans une zone plus diffuse : tant que la plante présente une faible vigueur, les nouvelles unités apparaissent au niveau du sol ou sous le sol et développent leur propre système racinaire adventif alors que, chez les individus lignifiés, les nouvelles unités apparaissent au niveau du sol ou quelques centimètres au-dessus, sur la partie basale lignifiée des tiges précédentes ; ce fait est important car il témoigne déjà d'une activité cambiale suffisante pour permettre l'alimentation d'une nouvelle tige qui n'est plus indépendante par son propre système racinaire ; la partie de la tige précédente, située sous la nouvelle unité, augmente de diamètre et on retrouve un comportement évoquant une réitération. On est en présence d'un phénomène de buissonnement classique, tel qu'il est décrit par BARNOLA (1976). A ce stade, la multiplication végétative par marcottage et bouturage des tiges anciennes est toujours active.

Dans ces conditions lumineuses favorables, une troisième phase de comportement apparaît et aboutit à la formation d'un arbre à tronc unique. En effet, à partir d'un certain seuil de vigueur, l'activité cambiale se poursuit et la dernière unité de croissance devient privilégiée ; dans sa jeunesse, cette unité était sous la dépendance trophique des unités précédentes mais son épaississement ultérieur entraîne son autonomie. Lorsque cette unité de croissance atteint quelques mètres, les unités précédentes tendent à se défeuiller et à disparaître pour laisser simplement des jeunes individus périphériques, issus de multiplication végétative. L'unité privilégiée poursuit sa croissance et un arbre de 15-20 m, avec un diamètre atteignant 30 cm, est alors formé. A ce stade arborescent, il ne reste plus trace de croissance d'établissement ni de succession d'unités structurales et le fût est droit sur plusieurs mètres. La cime est caractéristique d'un arbre et présente plusieurs branches maîtresses. Un autre phénomène accompagne la réalisation du stade arborescent, à savoir la disparition de la multiplication végétative ; sous les grands arbres d'Ascarina observés, aucun jeune individu n'était présent bien que la fragmentation des tiges aux noeuds se poursuive encore vraisemblablement à ce stade. La présence de plusieurs arbres d'Ascarina, séparés seulement de quelques mètres, peut laisser supposer qu'ils sont issus d'un même individu qui s'était multiplié végétativement pendant ses stades jeunes.

Un autre exemple de ce mode d'édification d'arbre a pu être observé en Guyane, au mont Galbao (Saül). Il s'agit de Piper sp. (P.B. 85-248, Pl. VI, 5, 6) qui présente une CES dans ses stades jeunes et la répétition des unités structurales aboutit à la formation d'un arbrisseau présentant 4-5 tiges principales de 8-10 mm de

diamètre issues de la base, peu lignifiées et retombant sous l'effet de leur propre poids. La plante adulte se présente sous la forme d'un petit arbre à tronc unique de 4 à 5 mètres de hauteur, avec un diamètre atteignant 4 à 5 cm ; la cime est abondamment réitérée.

ARBRISSEAUX, ARBRES ET HERBES CHEZ LES CHLORANTHACEAE

Les Chloranthaceae représentent une petite famille de 60 à 70 espèces réparties en 4 genres (Chloranthus, Sarcandra, Ascarina et Hedyosmum). Hedyosmum est le genre le plus important, avec une quarantaine d'espèces réparties essentiellement dans les montagnes d'Amérique tropicale. Chloranthus et Sarcandra se rencontrent surtout dans les montagnes d'Asie tropicale et en basse altitude dans le sud de la Chine et au Japon. Ascarina est surtout à répartition Pacifique mais A. philippinensis pousse dans les montagnes des Philippines, de Bornéo et de la Nouvelle Guinée. La position systématique de la famille a toujours été controversée mais le caractère très primitif de l'appareil floral vient d'être récemment mis en évidence par LEROY (1983a et b). Notre étude de la dynamique de croissance chez plusieurs espèces appartenant aux 4 genres plaide également en faveur du caractère primitif de la famille.

Plusieurs types biologiques sont représentés dans la famille: des herbes et des arbrisseaux (Chloranthus et Sarcandra), une liane à rameaux modifiés en crochets (Chloranthus sp.(1) de Bau, à Sarawak, Bornéo, PB 84-600) et des arbres petits à moyens (Hedyosmum et Ascarina). Les espèces suivantes ont été observées: Chloranthus erectus (= C. officinalis) en Thaïlande, Malaisie et Bornéo, C. japonicus et C. serratus en culture (2), C. sp. (PB 84-600) à Bornéo, Hedyosmum arborescens en Guadeloupe et 3 Hedyosmum indéterminés au Pérou et Ascarina philippinensis à Bornéo. Les études d'échantillons d'herbier déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris ont permis de compléter les observations, sur d'autres espèces de Chloranthaceae.

1) Cette espèce trouvée stérile appartient pourtant selon toute vraisemblance au genre Chloranthus et son mode de croissance, très original pour la famille, laisse supposer qu'il s'agit d'une espèce nouvelle.

- 2) L'auteur remercie Christian Geoffroy de lui avoir procuré du matériel vivant de Chloranthus serratus et C. japonicus.

Tout un continuum dans la dynamique de croissance a alors pu être mis en évidence depuis les espèces herbacées jusqu'aux espèces arborescentes. Un caractère commun chez les espèces observées est la présence d'une CES suivie d'une succession d'unités structurales issues de la base de la plante. Chloranthus japonicus (Pl VIII, 7,8) est une espèce herbacée dont l'organisation est très simple: chaque unité structurale est constituée d'une tige non ramifiée de 10 à 20 cm de haut dont les 2 à 3 premiers noeuds portent des pièces foliaires réduites à des cataphylles puis les deux derniers noeuds sont rapprochés (entre noeud sub-nul) et portent chacun une paire de feuilles assimilatrices. L'inflorescence est terminale, comme c'est la règle générale de la famille; chez cette espèce de région tempérée chaude, l'appareil végétatif aérien disparaît en hiver et seules les bases souterraines des unités structurales persistent. La physionomie générale et le comportement de la plante rappellent la mercuriale de nos forêts (Mercurialis perennis, Euphorbiaceae). Chloranthus serratus est très comparable à C. japonicus mais ses dimensions générales sont plus importantes (30 à 40 cm) et chaque tige produit plusieurs paires de feuilles assimilatrices. C. erectus (Pl. IV et Pl. VIII, 3,4) est un arbrisseau atteignant 1 m à 1,20 m, assez commun dans les sous-bois d'Asie du Sud Est; deux à trois unités structurales sont présentes simultanément; deux à quatre relais de croissance apparaissent sous l'inflorescence terminale mais dès que l'unité structurale présente 6 à 10 tiges en croissance, elle tend à retomber sous l'effet de son propre poids, se défeuille et marcotte éventuellement à ses extrémités; la nouvelle unité structurale occupe alors l'espace laissé libre par la précédente. Sarcandra glabra (= Chloranthus brachystachys Pl. VIII, 1,2) rappelle C. erectus mais ses dimensions sont plus importantes (2 à 3 mètres) et une tendance à la lignification et au buissonnement apparaît: les nouvelles unités structurales peuvent se former au-dessus du sol et elles ne produisent alors pas de racines adventives; de même des réitérations, qui sont des unités structurales, apparaissent souvent au niveau de la courbure de l'unité précédente sénescente; ces unités structurales situées au-dessus du sol n'apparaissent que chez les individus vigoureux qui sont alors comparables aux individus buissonnants d'Ascarina philippinensis. La dynamique de croissance d'Hedyosmum arborescens est comparable à celle d'A. philippinensis mais H. arborescens est un arbre beaucoup plus petit (5 à 6 m) et les individus à tronc unique sont rares: on rencontre le plus souvent de grands arbrisseaux à 3 à 4 mètres présentant plusieurs petits troncs correspondant à des unités de croissance épaissies par activité cambiale; la multiplication végétative par fragmentation de tiges est très efficace chez cette espèce.

Une grande population d'Hedyosmum sp. (P.B. 85 -1128 Pl. VII et Pl. VIII, 5,6) a été observée au Pérou, près de Satipo à 1000 mètres d'altitude; en sous-bois, les individus présentent le mode de croissance par succession d'unités structurales issues de la base caractéristiques de la famille, mais les individus poussant sur les pentes éclairées en bord de route ne présentent pas de croissance d'établissement: l'axe issu de la germination se développe indéfiniment, le cambium est actif d'emblée et c'est l'axe épicotyle qui donne le tronc de l'arbre; cette espèce peut donc former un arbrisseau en sous-bois ou un arbre en milieu ouvert, ce qui

représente deux types biologiques habituellement considérés comme fondamentalement différents. Il est vraisemblable que cette espèce puisse également, comme Ascarina philippinensis, former un arbre à partir du stade arbustif lorsque les conditions lumineuses sont favorables.

DISCUSSION

La croissance d'établissement sympodiale, jusqu'alors signalée chez quelques Monocotylédones, semble être en fait une stratégie fréquente chez des plantes à activité cambiale faible ou nulle, qu'il s'agisse de Psilophytes, Lycophytes, Monocotylédones ou Dicotylédones. Cette faible activité cambiale peut être d'origine taxonomique (Psilophytes, Lycophytes et Monocotylédones) ou (et) adaptative (Dicotylédones); dans ce dernier cas, elle semble surtout liée au sous-bois, où les conditions lumineuses limitantes ne permettent pas une importante fabrication de bois. La CES, suivie de la formation d'unités structurales équivalentes produisant leur propre système racinaire adventif, permet aux plantes de poursuivre leur croissance, de façon répétitive, sans atteindre un grand déploiement; il est en effet clair que la plupart des plantes ajustent leur déploiement à l'intensité lumineuse: une forte lumière entraîne habituellement la production de grandes feuilles chez les Monocotylédones et une augmentation du degré de ramification chez les Dicotylédones (BLANC, en préparation). La succession d'unités structurales équivalentes permet en outre à la plante de résister aux traumatismes puisqu'elle peut émettre de nouvelles unités à partir du sol alors que les jeunes arbres traumatisés émettent un rejet, en sous-bois, juste sous le traumatisme c'est à dire dans les parties dressées partiellement défeuillées (HLADIK et BLANC, sous presse).

La famille des Chloranthaceae offre un excellent exemple d'enchaînement entre les stades herbacés, arbustifs et arborescents. Chez toutes les espèces observées des 4 genres de la famille, la croissance d'établissement sympodiale suivie de la formation d'unités structurales équivalentes a été retrouvée, au moins en sous-bois, pour les espèces arborescentes. Chez Hedyosmum sp., du Pérou, il a été montré qu'en milieu ouvert l'arbre se formait directement à partir de l'axe épicotyle sans passer par les phases d'établissement; on peut s'attendre à retrouver ce type de comportement chez d'autres espèces arborescentes de la famille (dans les genres Ascarina et Hedyosmum). Cette adaptation du mode de croissance en fonction du milieu peut être interprétée comme une des voies d'origine de l'apparition d'un arbre à partir d'arbrisseaux. Le fait que ce passage de l'arbrisseau à l'arbre se retrouve chez les Chloranthaceae est particulièrement intéressant d'un point de vue évolutif. En effet, cette petite famille très austère a toujours intrigué les botanistes en raison de la présence de caractères primitifs (restes de pollens datant du début du Crétacé, type de pollen primitif, bois peu différencié, absence de vaisseaux chez Sarcandra, empreintes foliaires datant du début du Crétacé, nervation primitive) mêlés au caractère évolué de la réduction de l'appareil floral (SWAMY, 1953; STEBBINS, 1974; SMITH, 1976; VERDCOURT, 1984); mais BURGER (1977) considère déjà que l'appareil floral de Chloranthus et Sarcandra peut

être interprété comme de type primitif et représenter un stade antérieur à la divergence entre Monocotylédones et Dicotylédones. LEROY (1983 a et b) jette une nouvelle lumière sur la famille en interprétant l'inflorescence mâle d'Hedyosmum comme une fleur unique rappelant tout-à-fait un strobile gymnospermien. Tous les arguments concordent alors pour considérer que les Chloranthaceae représentent une famille très primitive et seraient même la première famille angiospermienne apparue. C'est alors que les observations sur le mode de croissance prennent une valeur évolutive, les premières angiospermes étant supposées être des arbustes pionniers de milieux ouverts à saison sèche marquée (STEBBINS, 1974) ou de petits arbustes poussant au bord des rivières, puis ayant rapidement envahi le sous-bois (DOYLE et HICKEY, 1976). Si les Chloranthaceae représentent le groupe le plus primitif, on peut alors supposer que les Angiospermes seraient apparues directement en sous-bois puisque c'est dans ce milieu que l'on retrouve les formes adultes arbustives (Pl. IX); les arbres de milieux plus ouverts, comme Hedyosmum, seraient alors apparus ultérieurement en télescopant la phase arbustive et la croissance d'établissement. Les autres arbres Dicotylédoniens appartenant à des familles primitives pourraient avoir une origine comparable, à partir de formes arbustives du sous-bois. Les Chloranthus herbacés, qui présentent le même mode de croissance, pourraient aussi être dérivés d'arbrisseaux comme Chloranthus erectus et Sarcandra glabra, dans les zones où la saison froide devient trop limitante pour permettre à l'appareil végétatif aérien de subsister en hiver; les formes herbacées monocotylédoniennes pourraient ainsi également dériver d'arbrisseaux du sous-bois bien que BURGER (1981) pense plutôt que les Angiospermes auraient pour origine de petites Monocotylédones à appareil végétatif très simplifié. Il est évident que les Chloranthaceae représentent un matériel expérimental de première importance pour élucider les problèmes d'évolution en essayant de provoquer, par les variations d'intensité lumineuse, la formation d'arbrisseaux ou d'arbres. Les Piperaceae devraient également apporter des éclaircissements dans ces domaines en se référant à la diversité physionomique et morphologique du genre Piper à partir d'un mode d'organisation de base très homogène (BLANC et ANDRAOS, 1983).

Laboratoire de Botanique Tropicale
12, rue Cuvier 75005 PARIS

- BARNOLA P., 1976.- Recherches sur la dormance et morphogénèse de quelques espèces ligneuses buissonnantes.- Thèse Etat Univ., Clermont Ferrand II.
- BELL A.D. & TOMLINSON P.B., 1980.- Adaptative architecture in rhizomatous plants.- Bot. Journ. Linn. Soc., 80 : 125-160.
- BLANC P., 1980.- Observations sur les flagelles des Aracea.- Adansonia, 20,3:325-338.
- BLANC P., 1986.- Alternance de cataphylles et de feuilles assimilatrices chez les Araceae ; Implications écologiques. In : Vertébrés et forêts tropicales humides d'Afrique et d'Amérique.- Mem. Mus. Nat. Hist. Nat., 132 : 263-272.
- BLANC P. & ANDRAOS K., 1982.- Etude microscopique des phénomènes de ramification chez Piper unguiculatum Ruiz et Pav. (Piperaceae). Rev. Gen. Bot., 89 : 259-282.
- BLANC P., & ANDRAOS K., 1983.- Remarques sur la dynamique de croissance dans le genre Piper L. (Piperaceae) et les genres affines.- Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Adansonia, 3 : 259-282.
- BURGER W.C., 1977.- The Piperales and the Monocots. Alternate hypotheses for the origin of Monocotyledonous flowers.- Bot. Rev., 43 : 345-393.
- BURGER W.C., 1981.- Heresy revised : the monocot theory of Angiosperm origin.-Evol. theory,5:189-225.
- DAHLGREN R.M.T., & CLIFFORD H.T., 1982.- The Monocotyledons : a comparative study.- Academic Press, Londres etc...
- DOYLE J.A. & HICKEY L.J., 1976.- Pollen and leaves from the mid-Cretaceous Potomac group and their bearing on early angiosperm evolution.- in C.B. Beck ed. Origin and early evolution of Angiosperms.- Columbia Univ. Press, New York : 139-206.
- HLADIK A. & BLANC P. (sous presse).- Croissance des plantes en sous-bois de forêt dense humide (Makokou, Gabon).- Rev. Ecol. Terre et Vie.
- HOLTUM R.E., 1955.- Growth habits of monocotyledons. Variations on a theme.-Phytomorphology, 5 : 399-413.
- JENIK J., 1969.- The life-form of Scaphopetalum amoenum A. Chev.- Preslia, 41 : 109-112.
- JOHNSTON R.D. & LACEY C.J., 1983.- Multi-stemmed trees in rainforest. Aust. Journ. Bot., 31: 189-195.
- LEROY J.F., 1983a.- Interprétation nouvelle des appareils sexuels chez les Chloranthacées (Chloranthales, Magnoliidées).- C.R. Acad. Sci. Paris, 296 : 747-752.
- LEROY J.F., 1983b.- The origin of Angiosperms : an unrecognized ancestral Dicotyledon, Hedyosmum (Chloranthales), with a strobiloid flower is living today.- Taxon, 32, 2 : 169-175.
- MASON D.A. DE, 1983.- The primary thickening meristem : definition and function in monocotyledons.- Am. Journ. Bot., 70, 6 : 955-962.
- SCHLEIDEN J.M., 1849.-Principes of Scientific botany (trad. E. Lankester) Longman, Brown, Green et Longmans, Londres.
- SMITH A.C., 1976.- Studies of Pacific island plants, XXXIII. The genus Ascarina (Chloranthaceae) in the Southern Pacific.- Journ. Arnold Arbor., 57, 4 : 405-425.

- STEBBINS G.L., 1974.- Flowering plants. Evolution above the species level.- Arnold. Londres.
- SWAMY B.G.L., 1953.- The morphology and relationships of the Chloranthaceae.- Journ. Arnold Arbor., 34 : 375-408.
- TOMLINSON P.B. & ESLER A.E., 1973.- Establishment growth in woody Monocotyledons native to New Zealand.- New Zeal. Journ. Bot. II : 627-644.
- TOMLINSON P.B. & ZIMMERMANN M.H., 1966.- Anatomy of the palm Rhapis excelsa III. Juvenile phase.- Journ. Arnold Arbor., 47 : 301-312.
- VERDCOURT B., 1984.- Notes on Malesian Chloranthaceae.- Kew Bull., 40, 1 : 213-224.

DISCUSSION

- Clair-Maczulajtys : Il me semble qu'une étude des réserves glucidiques et de l'activité photosynthétique serait très instructive chez les plantes ayant un "establishment growth". Elle permettrait de savoir s'il y a transfert des réserves d'un tronc au suivant.
- Blanc : Cette analyse serait très utile, de même qu'une étude anatomique. Il est curieux de constater en effet que dans le genre Ascaria la croissance cambiale apparaît soudainement alors qu'elle est inexistante sur la plante jeune.
- Tomlinson : Do the Chloranthaceae trees lack secondary thickening in their roots?
- Blanc : Yes, they do as in Monocotyledons.
- Champagnat : Le mode de croissance dont vous parlez correspond à celui défini par Troll sous le terme de "Erstarkungswachstum". Cet auteur le décrit essentiellement sur des Dicotylédones et c'est apparemment un processus très fréquent. Il me semble ainsi que l'on peut qualifier d'"Establishment growth" la mise en place des buissons, au sens où nous les avons définis à Clermont-Ferrand, chez lesquels l'axe issu de la graine est toujours destiné à mourir et à être remplacé par un relais. Comme vous, je pense par ailleurs que vos exemples constituent des cas de croissance rythmique ; les bourgeons impliqués dans ce processus mériteraient une analyse fine.
- Hallé : Il est intéressant de noter que "l'Establishment growth" se retrouve chez les Dioscoreaceae qui comme les Chloranthaceae sont intermédiaires entre les Monocotylédones et les Dicotylédones.



Planche I : Croissance d'établissement sympodiale ; représentation d'un cas théorique simple de Monocotylédone non ramifiée, à floraison apicale ; remarquer, pour chaque nouvelle unité structurale, l'augmentation du diamètre et de la hauteur des tiges, de la longueur des entre noeuds, du nombre de cataphylles, de la taille des feuilles assimilatrices, et du nombre de racines adventives.

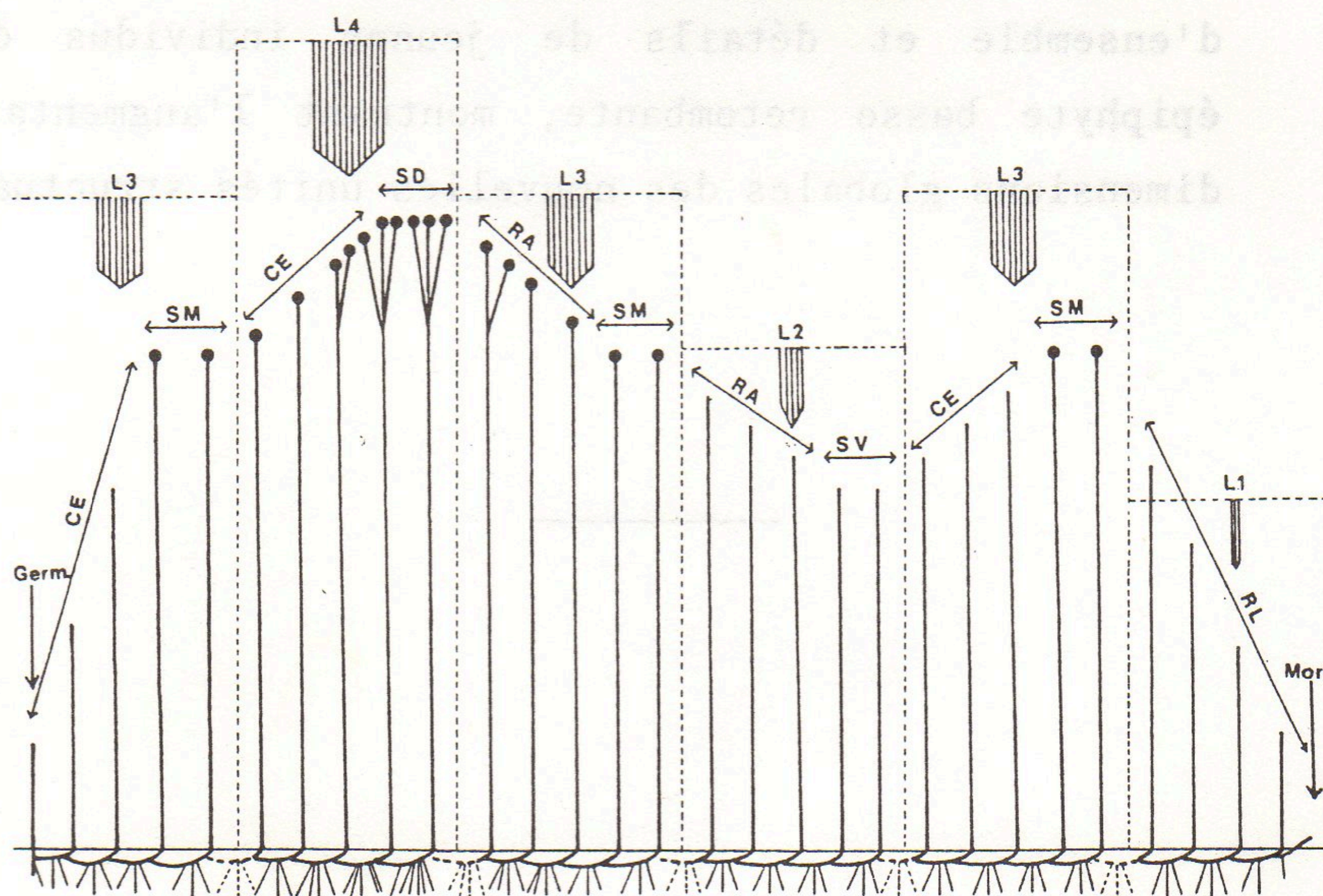


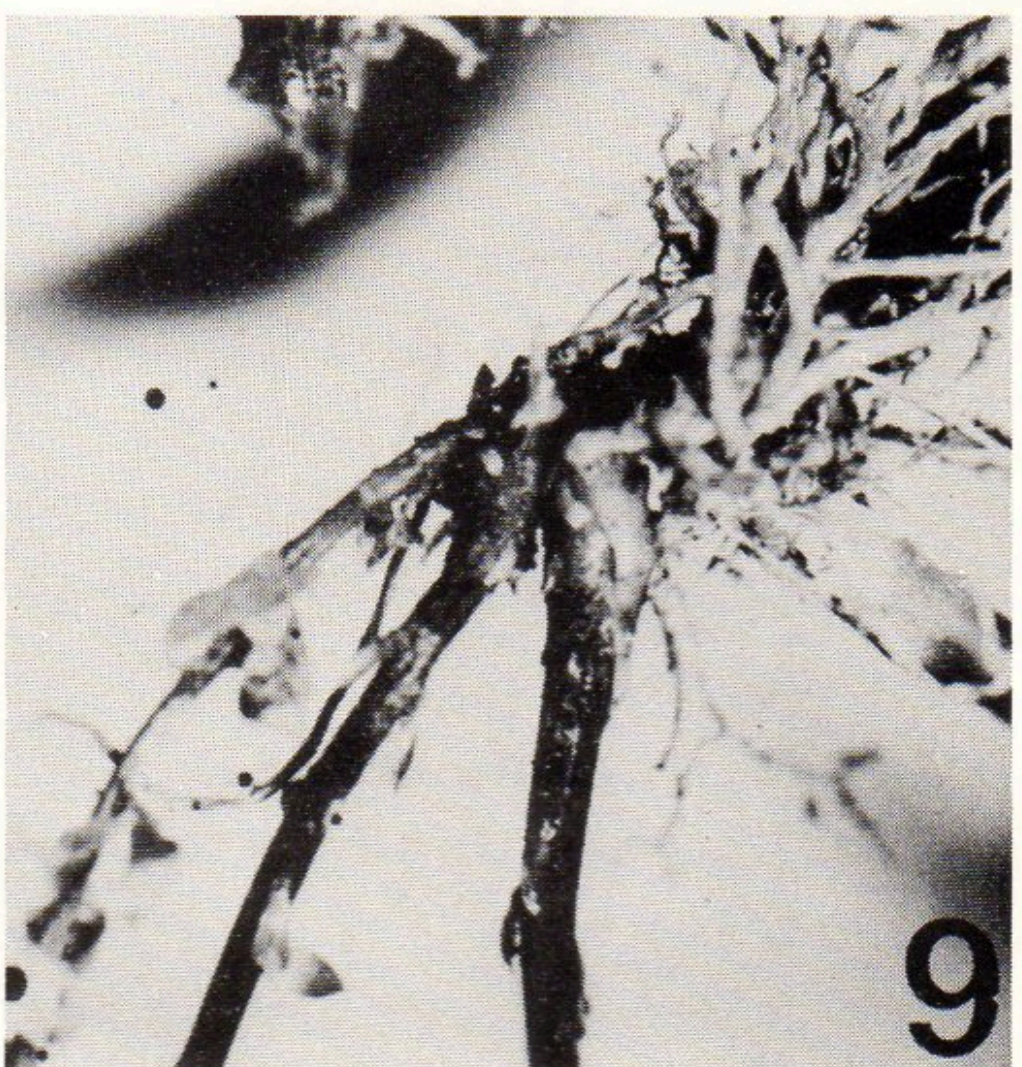
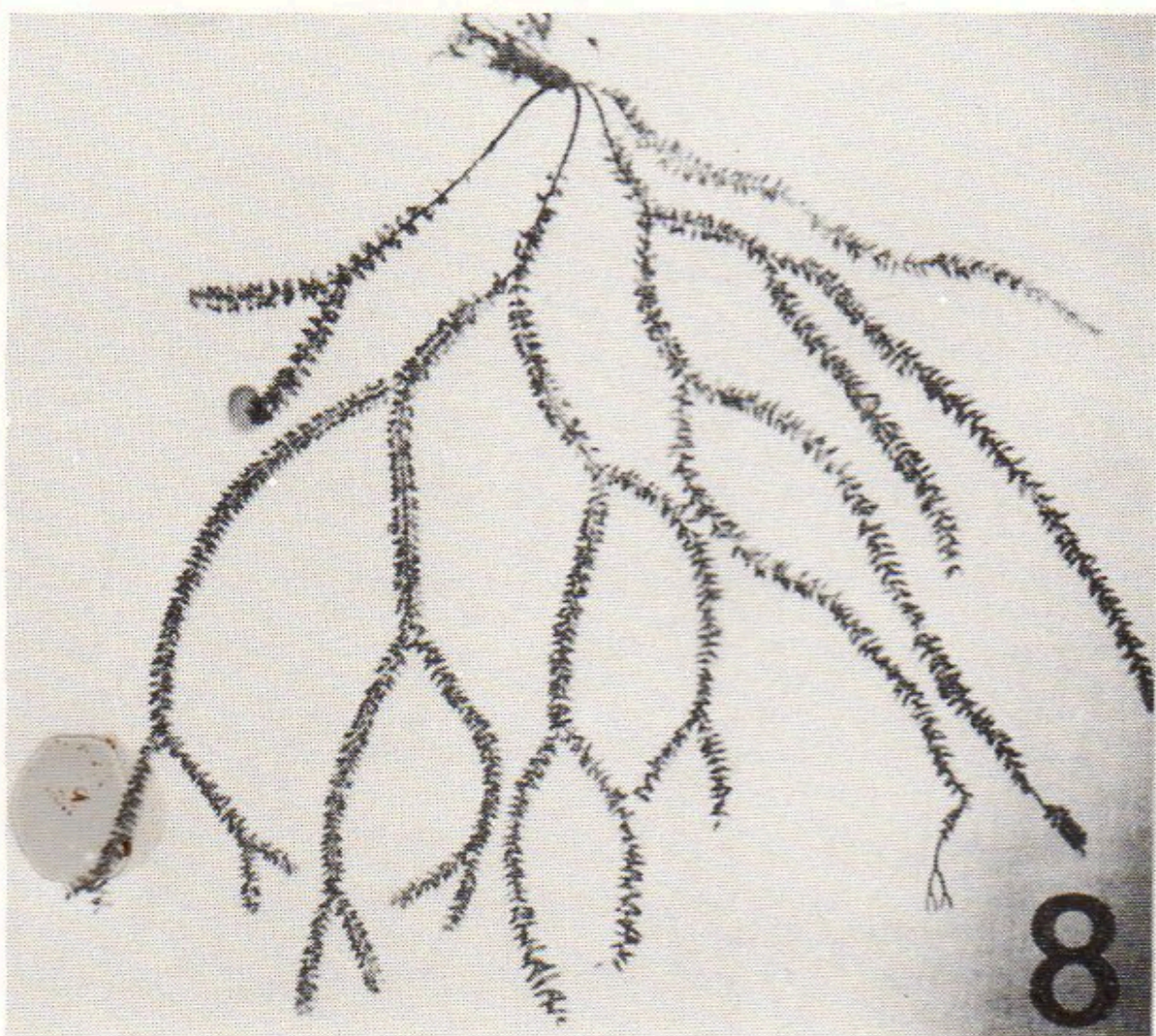
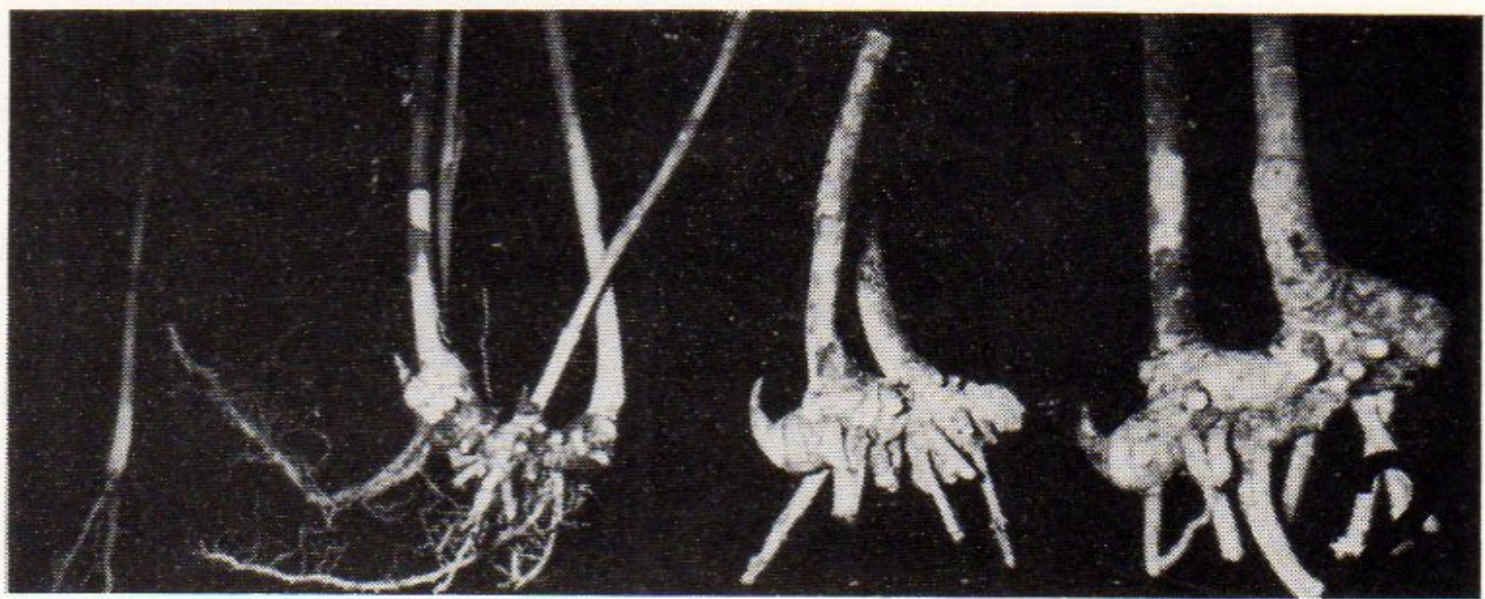
Planche III : Ajustement de la croissance d'établissement sympodiale et des unités structurales à l'intensité lumineuse pour un cas théorique de plante de sous-bois. L 1 : seuil lumineux trop faible pour permettre la croissance ; L 2 : sous-bois sombre ; L 3 : sous-bois clair ; L 4 : chablis ou lisière ; CE, croissance d'établissement ; SM : stabilisation à un niveau de complexité moyenne avec présence de la sexualité ; SD : Stabilisation déployée à un niveau de complexité maximale ; RA : régression adaptative caractérisée par une involution générale de la plante ; SV : stabilisation végétative à un seuil lumineux insuffisant pour permettre l'apparition de la sexualité ; RL : régression létale à un seuil lumineux trop faible pour permettre la survie de la plante.

PLANCHE II

Croissance d'établissement sympodiale chez des Monocotylédones, des Dicotylédones et des Lycopodes.

- 1 et 2 : Chamaedorea sp. (Arecaceae) du Pérou ; vue générale de la plante entière cespiteuse et détails de bases d'individus de plus en plus âgés ;
- 3 : Palisota thyrsiflora (Commelinaceae) du Gabon ; jeunes individus de plus en plus âgés ;
- 4 : Thottea dependens (Aristolochiaceae) de Malaisie ; la plus jeune tige est la plus grande ;
- 5 et 6 : Pilea nutans (Urticaceae) du Pérou ; unité structurale ayant achevé sa croissance et détail de la base d'une plante adulte montrant la succession d'unités structurales équivalentes ;
- 7, 8 et 9 : Lycopodium phlegmaria (Lycopodiaceae) de Malaisie ; vue d'ensemble et détails de jeunes individus de cette épiphyte basse retombante, montrant l'augmentation des dimensions globales des nouvelles unités structurales.

PLANCHE II



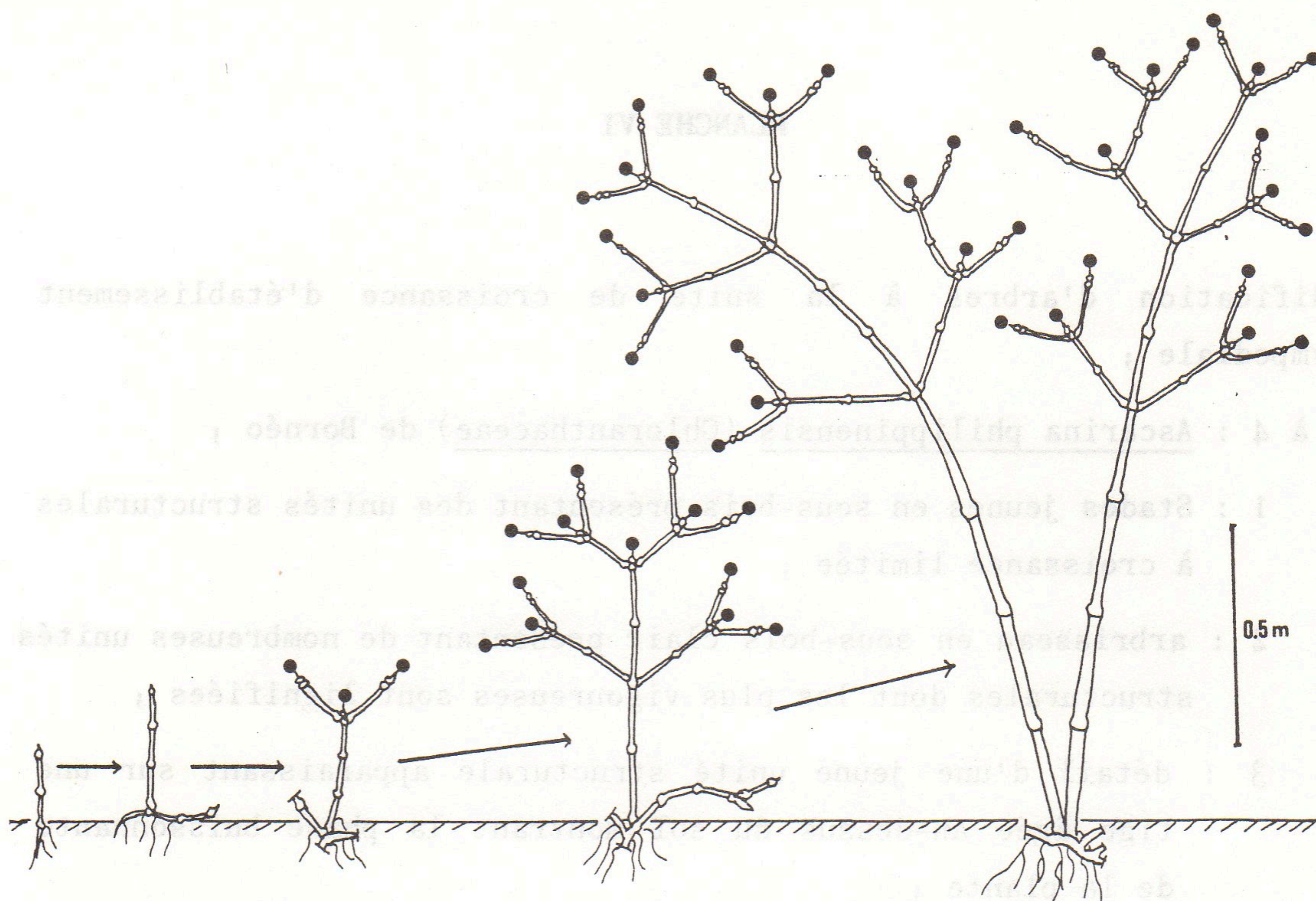


Planche IV : Croissance d'établissement sympodiale et succession d'unités structurales chez Chloranthus erectus ; cet arbrisseau du sous-bois fleurit précocément, avant qu'il ait atteint sa complexité maximale ; remarquer la réduction de l'entre noeud qui précède l'inflorescence terminale.

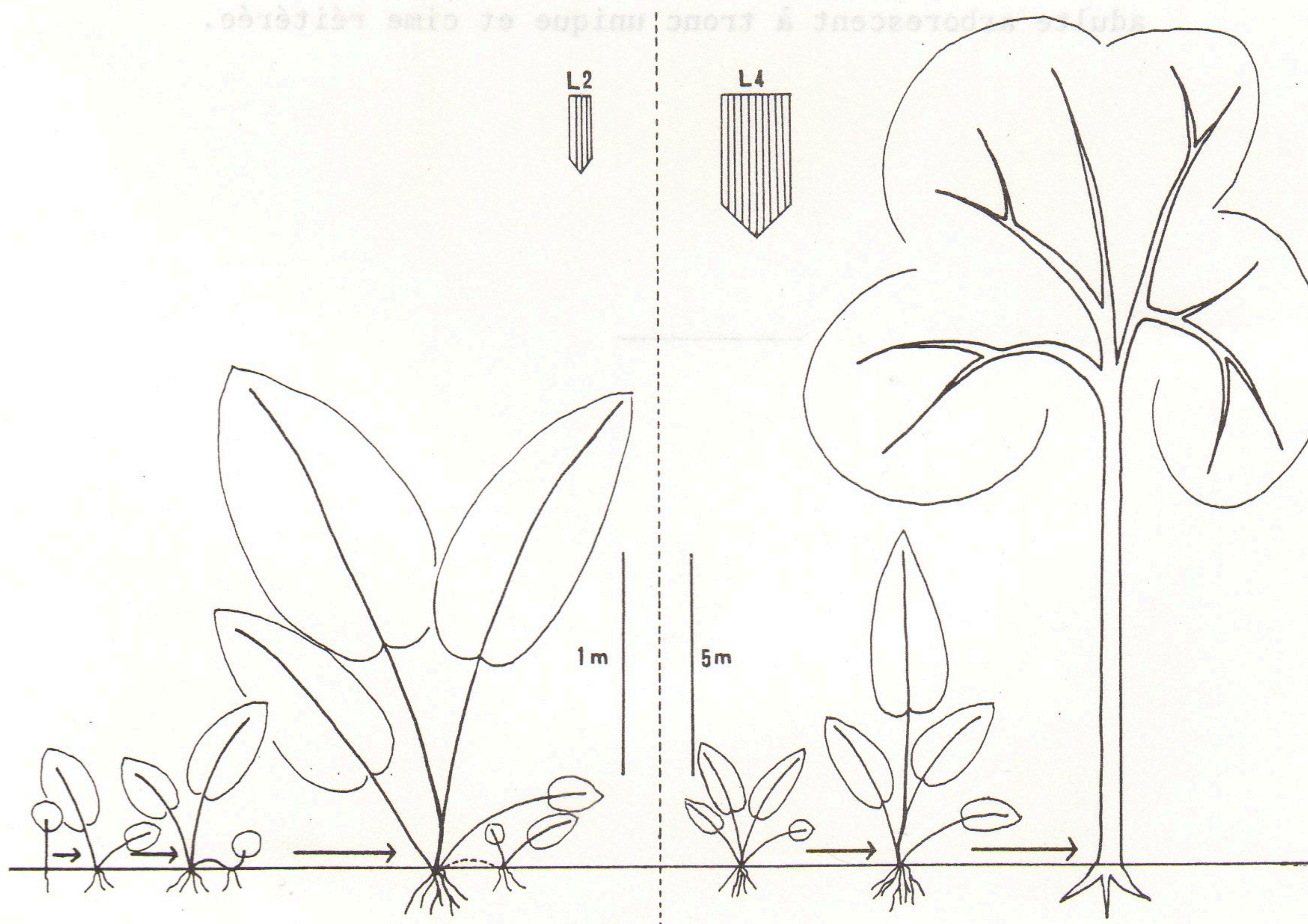


Planche V : Edification du stade arborescent chez Ascarina philippinensis ; L2 : sous-bois ; L4 : lisière ; la croissance d'établissement sympodiale est suivie d'une phase buissonnante puis, en lisière, du stade arborescent par croissance indéfinie de la dernière unité structurale.

PLANCHE VI

Edification d'arbres à la suite de croissance d'établissement sympodiale ;

1 à 4 : Ascarina philippinensis (Chloranthaceae) de Bornéo ;

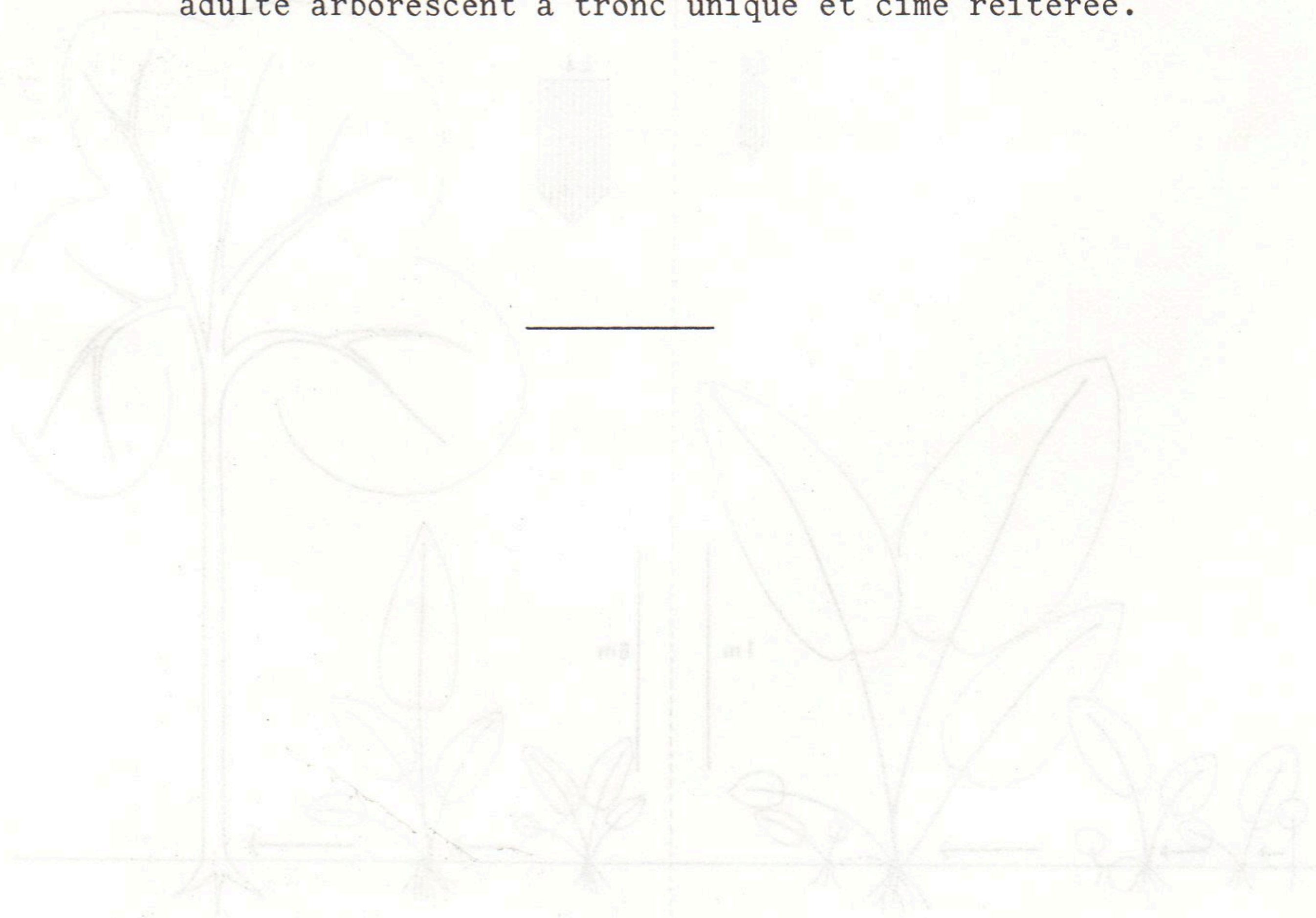
1 : Stades jeunes en sous-bois présentant des unités structurales à croissance limitée ;

2 : arbrisseau en sous-bois clair présentant de nombreuses unités structurales dont les plus vigoureuses sont lignifiées ;

3 : détail d'une jeune unité structurale apparaissant sur une tige âgée au-dessus du sol montrant la phase buissonnante de la plante ;

4 : arbre de 15 à 20 m à tronc unique et à cime réitérée ;

5 et 6 : Piper sp. (Piperaceae) de Guyane ; stade jeune à unités structurales équivalentes enracinées à la base et stade adulte arborescent à tronc unique et cime réitérée.





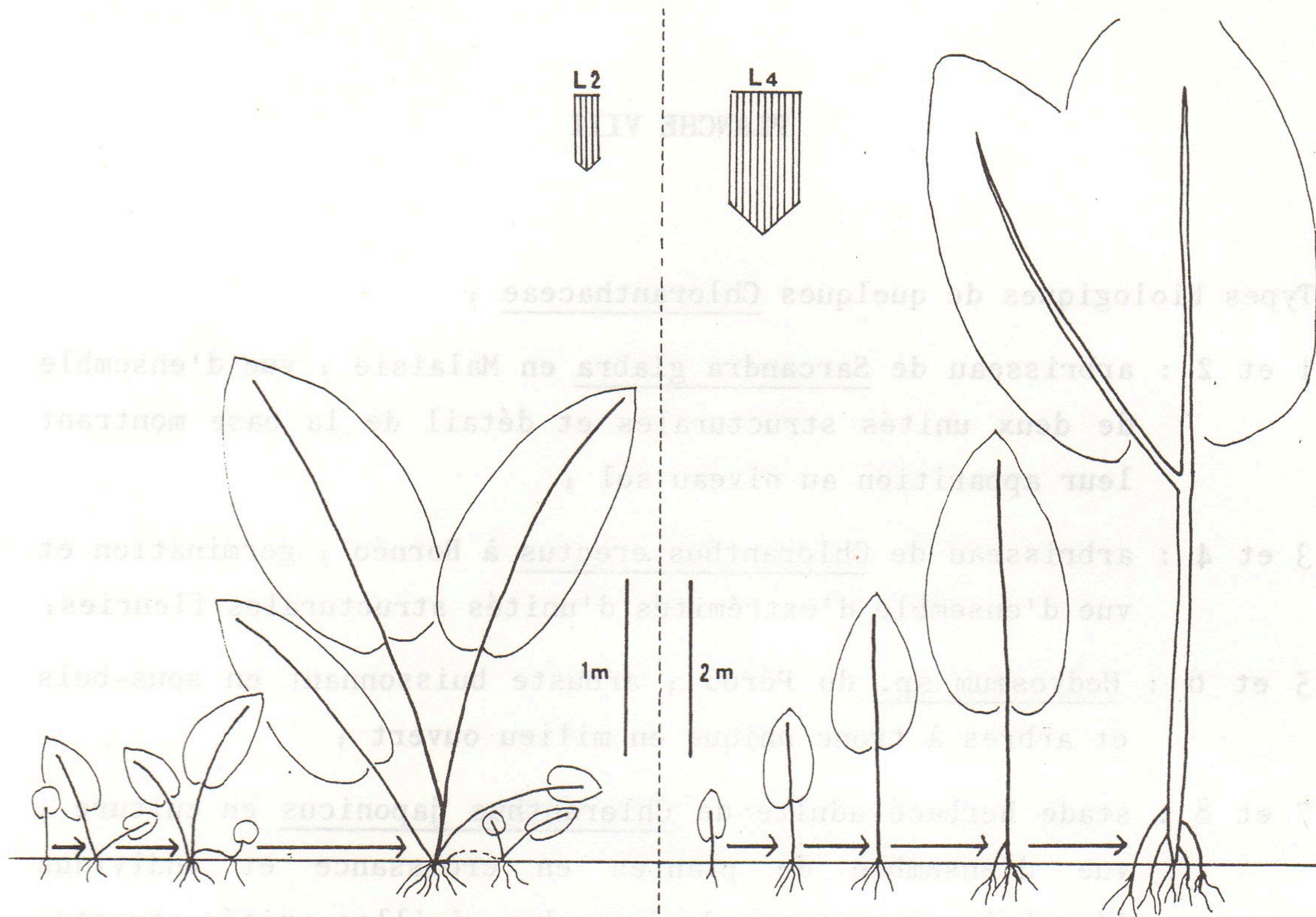


Planche VII : Edification du stade arbustif ou du stade arborescent chez *Hedyosmum* sp. du Pérou ; L2 : sous-bois ; L4 : milieu ouvert ; en sous-bois, la plante se stabilise par succession d'unités structurales équivalentes, alors qu'en milieu ouvert l'axe épico-tyle évolue directement en arbre.

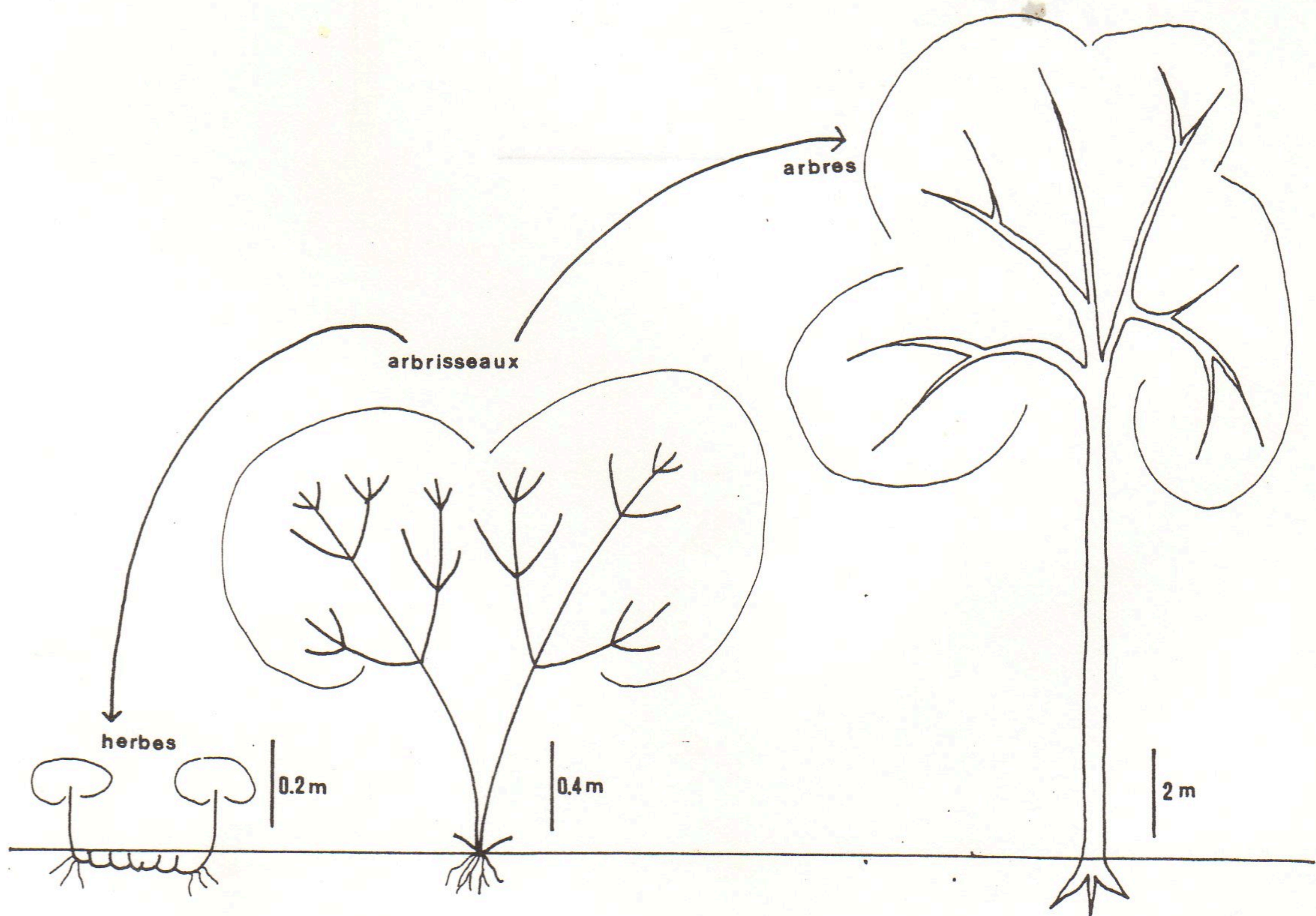


Planche IX : Interprétation des tendances évolutives chez les *Chloranthaceae* ; à partir d'un type primitif qui serait un arbrisseau de sous-bois comparable à *Chloranthus erectus*, *Sarcandra glabra* ou *Hedyosmum orientale*, deux tendances opposées conduisent à un type dicotylédonien arborescent d'une part (*Hedyosmum* sp. pl., *Ascarina* sp. pl.) et à un type Monocotylédonien herbacé d'autre part (*Chloranthus japonicus* ou *C. serratus*).

PLANCHE VIII

Types biologiques de quelques Chloranthaceae ;

1 et 2 : arbrisseau de Sarcandra glabra en Malaisie ; vue d'ensemble de deux unités structurales et détail de la base montrant leur apparition au niveau sol ;

3 et 4 : arbrisseau de Chloranthus erectus à Bornéo ; germination et vue d'ensemble d'extrémités d'unités structurales fleuries ;

5 et 6 : Hedyosmum sp. du Pérou ; arbuste buissonnant en sous-bois et arbres à tronc unique en milieu ouvert ;

7 et 8 : stade herbacé adulte de Chloranthus japonicus en culture ; vue d'ensemble de plantes en croissance et individus déracinés rencontrant la base des vieilles unités structurales disparues au cours des hivers précédents.

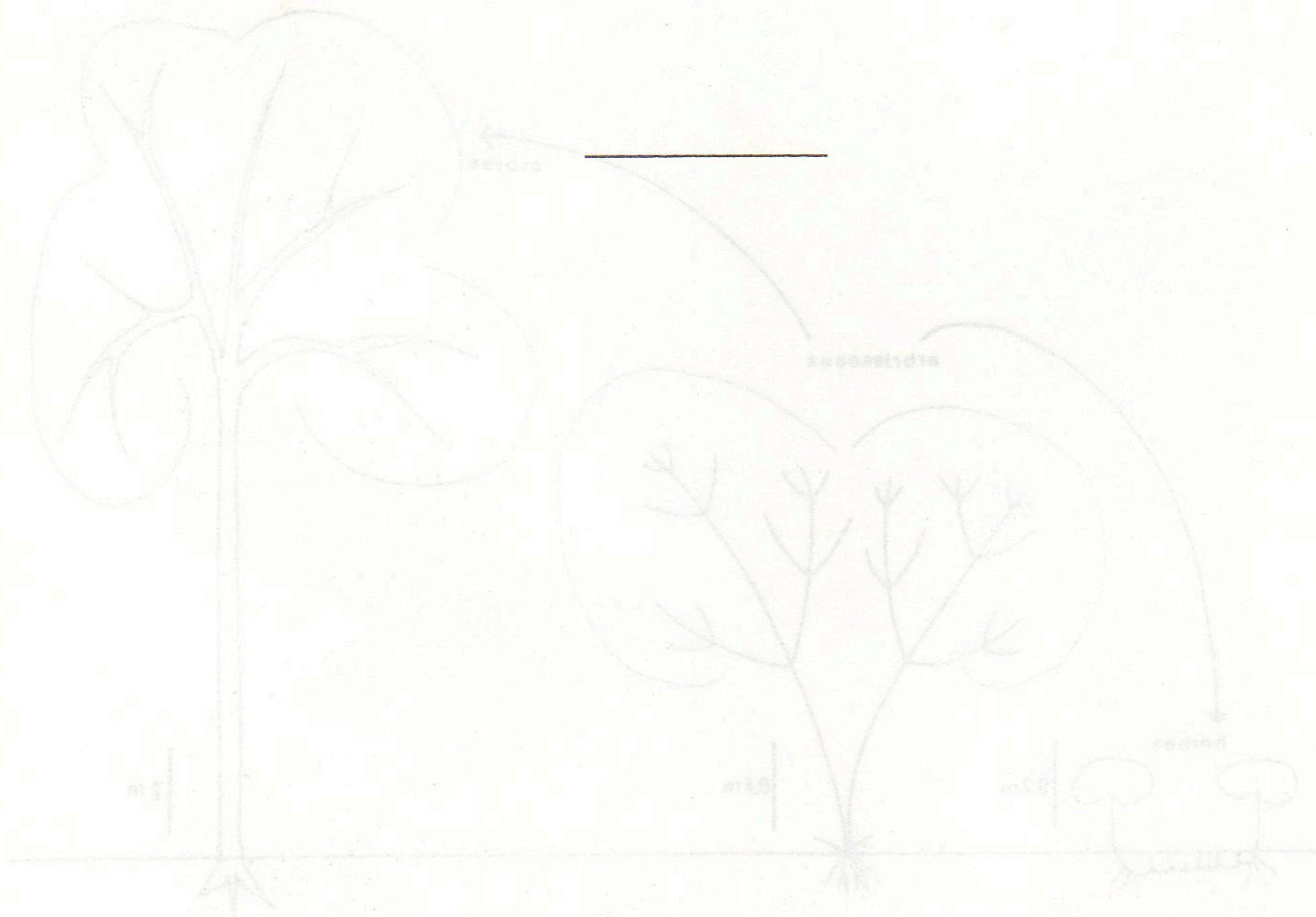


Planche IX : Interprétation des rendements évolutifs chez les Chloranthaceae ; à partir d'un type primitif qui semble un arbrisseau de sous-bois comparable à Chloranthus erectus. Sarcandra glabra ou Hedyosmum orientale, deux rendements opposés conduisant à un type dicotylédonaire arborescent d'une part (Hedyosmum sp. cf. Ascarina sp. pl.) et à un type monocotylédonaire herbacé d'autre part (Chloranthus japonicus ou C. serratus).

