

# SUR LA STRUCTURE ANATOMIQUE DE QUELQUES LIANES LIGNEUSES DE MADAGASCAR

PAR

Dauphine RAVOLOLOMANIRAKA et Jean KOECHLIN

(*Laboratoire de Botanique*)

## SUMMARY

The anatomical study of any woody climbers from the malagasy forest reveals existence of fairly large number of unusual structures, particularly with regard the cambium functioning.

The greatest part of this structures had been already noted in other climbers of tropical areas. But, originals structures are described, specially in Compositae and Piperaceae.

## RÉSUMÉ

L'étude anatomique de la tige de quelques lianes ligneuses des forêts malgaches révèle l'existence d'un certain nombre de structures anormales, particulièrement en ce qui concerne le fonctionnement du cambium.

La plupart de ces structures avaient déjà été signalées chez d'autres lianes des régions tropicales. Cependant un certain nombre de faits nouveaux ont pu être mis en évidence, particulièrement dans les familles des Composées et des Piperacées.

## I. INTRODUCTION

Les lianes, très nombreuses et variées de forme, constituent un des éléments marquants des forêts tropicales. Ce sont des végétaux ligneux ou herbacés, caractérisés par le très grand allongement de leurs entre-nœuds. La partie inférieure est souvent peu ou pas ramifiée, les rameaux se développant à la lumière, dans la partie supérieure de la voûte forestière. De nombreux dispositifs permettent aux lianes de s'élever : soit qu'elles s'enroulent simplement autour d'un support, soit qu'elles s'y appuient par leurs ramifications. Elles comportent souvent des organes très spécialisés tels qu'épines en crochet ou vrilles.

Les lianes tropicales peuvent atteindre un développement considérable. On a mesuré des lianes de 240 mètres de long mais elles ne dépassent généralement pas une soixantaine de mètres. Leur diamètre peut atteindre plusieurs décimètres (RICHARD, 1964).

La morphologie des tiges est des plus variable. Elles peuvent être cylindriques ou plus ou moins lobées, torsadées ou rubannées.

Enfin, les lianes se rencontrent dans de très nombreuses familles, aussi bien chez les Monocotylédones (Palmiers, Aracées) que chez les Dicotylédones.

Leur structure anatomique présente également de nombreuses particularités, et c'est ce qui retiendra notre attention.

Chez les Monocotylédones, le diamètre de la tige s'accroît normalement par juxtaposition, dans un parenchyme indifférencié, de faisceaux libéro-ligneux de plus en plus nombreux. Ce processus est valable également pour les lianes. Chez les Dicotylédones par contre, l'accroissement diamétral se fait grâce au fonctionnement d'un cambium circulaire, ou assise libéro-ligneuse, qui produit régulièrement du bois sur sa face interne et du liber sur sa face externe. Le résultat d'un tel processus constitue ce que nous appellerons un « structure anatomique normale ».

Mais l'activité du cambium peut ne pas être toujours régulière. Le bois ne forme plus un cylindre recouvert par un manchon de liber. Il peut être lobé, fragmenté, scindé en plusieurs massifs concentriques ou non. Ces formes sont dues à des anomalies de fonctionnement du cambium, anomalies particulièrement nombreuses et caractéristiques parmi les lianes des forêts tropicales. Nous parlerons alors de « structure anatomique anormale ».

Les lianes étudiées ici proviennent de différentes stations : forêt dense sempervirente du versant oriental de l'île (Périnet, Mandraka) ; vestige

forestier d'Ambohimanga dans la région centrale des Plateaux, dont le climat diffère de celui de la région orientale par un abaissement sensible de la température et surtout par une saison sèche très marquée.

Enfin, certains échantillons ont été récoltés dans la forêt de Sakaraha, à 140 kilomètres environ au nord-est de Tuléar ; pluviosité réduite, saison sèche sévère, il s'agit là d'une forêt dense sèche partiellement caducifoliée.

Au cours du XIX<sup>e</sup> siècle et au début du XX<sup>e</sup>, de nombreux botanistes ont eu l'occasion d'examiner des anomalies anatomiques sur les lianes tropicales.

Les premières observations sont dues à MIRBEL (1828), GAUDICHAUD (1833), mais c'est METTENIUS (1846) qui rend compte pour la première fois que la structure anormale des lianes est due à un fonctionnement irrégulier du cambium.

Après ces travaux purement descriptifs, d'autres chercheurs ont abordé la question de la genèse de ces formes. Par exemple, NETTO (1863) a décrit un certain nombre de types de structures d'après des échantillons du Brésil. On peut encore citer les travaux de HERAIL (1886), et de PFEIFFER (1926) qui distinguent trois types principaux de structure chez les Dicotylédones, selon le mode de fonctionnement du cambium.

Enfin, Madeleine OBATON (1960) dans un travail sur les lianes de Côte-d'Ivoire classe les anomalies rencontrées en sept catégories :

1<sup>o</sup> Tiges aplaties et tiges lobées ;

2<sup>o</sup> Tige sillonnée par suite de l'arrêt répété de l'activité cambiale sur des paliers successifs ;

3<sup>o</sup> Tiges ponctuées, le fonctionnement irrégulier du cambium provoquant la formation d'îlots libériens inclus dans le bois ;

4<sup>o</sup> Tiges à anneaux concentriques caractérisées par l'apparition de zones cambiales surnuméraires concentriques ;

5<sup>o</sup> Tiges à bois déchiré formées par la fissuration radiale de la masse ligneuse ;

6<sup>o</sup> Tiges à bois dispersé, caractérisées par le développement considérable du parenchyme et par la dispersion des faisceaux conducteurs sous forme de cordons vasculaires isolés ;

7<sup>o</sup> Tiges à faisceaux périphériques.

Ces structures avaient été déjà reconnues par des auteurs anciens, mais le travail de Mlle OBATON présente un intérêt spécial pour l'étude de l'évolution de la structure de chaque type, depuis la très jeune tige jusqu'à la tige adulte.

D'autre part, après avoir recherché la répartition des anomalies à travers différentes familles, elle conclut que « la répartition des anomalies n'a pas de relation avec la taxonomie » : une même famille peut renfermer plusieurs types d'anomalies, tandis

que la même structure se retrouvait dans diverses familles. De même, le type biologique des lianes n'influe pas sur leur structure.

Une telle étude n'avait jamais encore été abordée à Madagascar et notre travail dans ce domaine doit être considéré comme une recherche préliminaire de reconnaissance.

Nous avons simplement cherché à faire un premier inventaire des formes que peut renfermer la flore de l'île. Celle-ci est d'ailleurs encore mal connue, particulièrement en ce qui concerne les lianes dont les fleurs et les fruits, souvent même les feuilles, sont difficiles à atteindre et parfois même à apercevoir. De telle sorte que certaines des plantes que nous avons étudiées n'ont pu être déterminées complètement. Les échantillons sont conservés au Laboratoire de Botanique de la Faculté pour être identifiés ultérieurement.

Reprenant la classification établie par Mlle OBATON nous avons pu retrouver un certain nombre de types de structures, qui seront décrites ici.

Enfin un certain nombre de faits nouveaux ont pu être mis en évidence.

Nous définirons les principaux termes utilisés dans la description des structures anatomiques :

— Bois axial : bois formé immédiatement après le xylème primaire, au contact de la moelle et renfermant des vaisseaux d'un petit calibre ;

— Bois périaixial : se différencie seulement après un certain accroissement en épaisseur de la tige. Il est généralement beaucoup moins dense que le bois axial et comporte des vaisseaux d'un plus gros diamètre ;

— Ilot libérien : massif correspondant à la section transversale d'un cordon de tissu criblé d'origine primaire ou secondaire.

— Faisceaux directs : faisceaux vasculaires dans lesquels le bois est à différenciation centrifuge (c'est-à-dire produit par la face interne du cambium) et le liber à différenciation centripète (formé sur la face externe du cambium) ;

— Faisceaux inverses : faisceaux vasculaires d'orientation inverse, avec liber centrifuge et bois centripète.

A propos des divers échantillons cités, les descriptions se borneront à mentionner uniquement ce qui concerne la genèse des anomalies.

## II. LES LIANES A STRUCTURE NORMALE

A côté des lianes à structure complexe, la flore malgache compte également des types lianescents à structure normale, dont les tiges s'accroissent en épaisseur grâce à l'action d'un cambium continu

PLANCHE . I

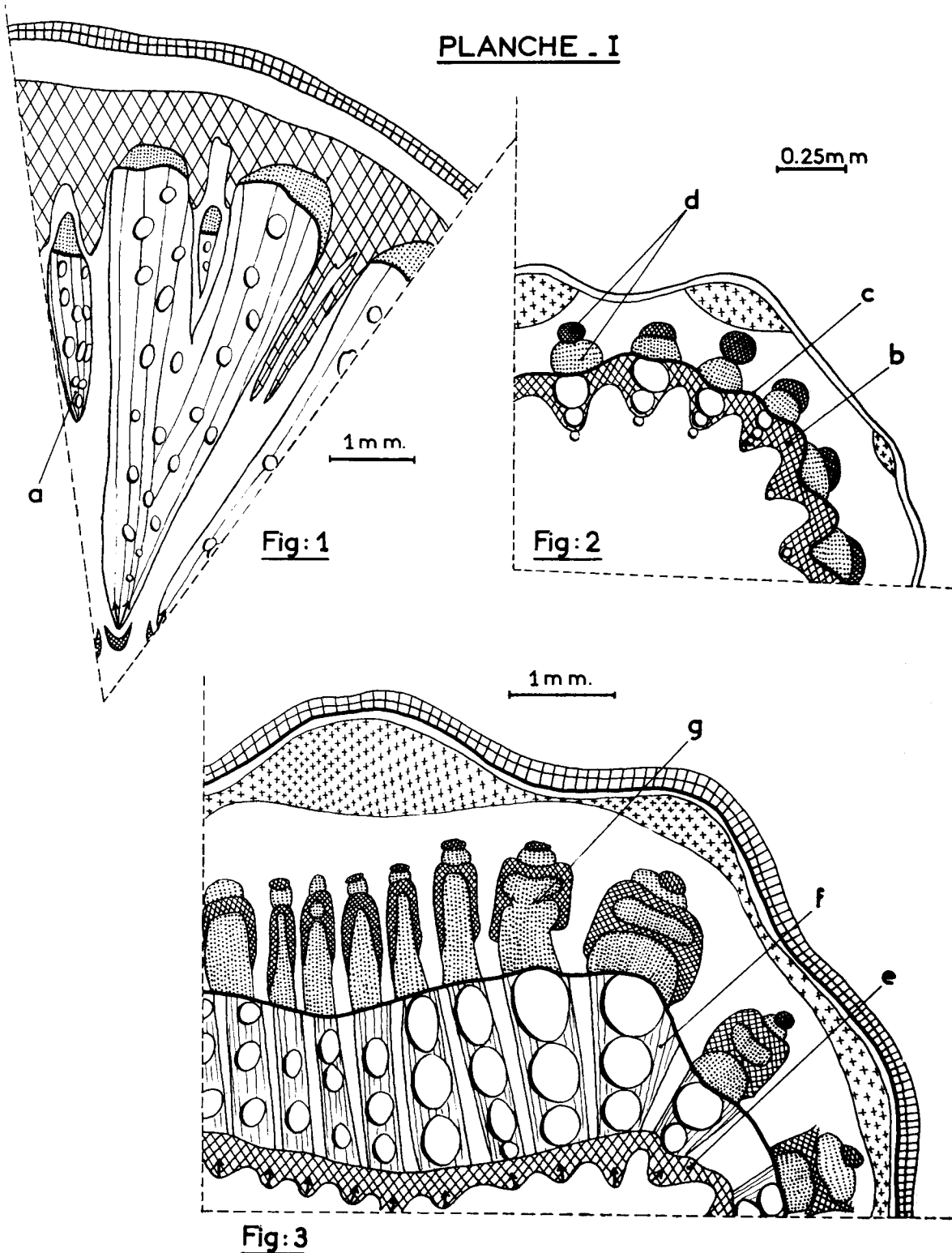


Fig: 3

PLANCHE I

Fig. 1, *Cissampelos* sp ; structure anormale : a. Faisceaux surnuméraires — Fig. 2, *Cissus* sp, tige jeune : b. Anneau ligneux axial ; c. Cambium ; d. Liber et fibres péricycliques — Fig. 3, *Cissus* sp, tige de 4 millimètres de diamètre : e. Bois axial ; f. Bois périaxial ; g. Massifs de liber et fibres péricycliques.

(anneau libéro-ligneux entier) ou discontinu (faisceaux vasculaires isolés).

A titre d'exemple nous pourrions citer :

N° 1. — *Loganiacée* (Ambohimanga) : le fonctionnement régulier de l'anneau cambial continu donne naissance à une structure secondaire parfaitement typique.

N° 2. — *Menispermacée* (Sakaraha) et n° 3, *Cissampelos* sp. (Ambohimanga) : comme il est de règle dans cette famille, les faisceaux vasculaires sont nettement séparés par du parenchyme dès les premiers stades, et poursuivent isolément leur développement. Dans les deux cas, les faisceaux vasculaires se divisent ultérieurement dans le sens radial, la fissuration commençant par le côté externe. Du parenchyme cellulosique remplit ces nouveaux sillons. De plus chez le *Cissampelos*, des faisceaux vasculaires nouveaux se différencient à partir de zones cambiales qui apparaissent secondairement dans les espaces interfasciculaires (*fig. 1, planche I*).

Ces structures, normales pour la famille, ne font que confirmer le rattachement des *Menispermacées* aux Polycarpiques d'une part et souligner leur parenté avec les Monocotylédones d'autre part.

### III. LES LIANES A STRUCTURE ANORMALE

#### 1. TIGES APLATIES

N° 4. *Cissus* sp. (Ampélidacée, Ambohimanga). Les très jeunes tiges (1 mm × 1,5 mm) présentent une section ovale.

Les pôles du bois, au nombre d'une vingtaine environ, sont bien distincts et séparés les uns des autres par un parenchyme lignifié festonné formant un anneau axial continu ; des massifs libériens se forment au-dessus de chaque flot de bois ; chacun est surmonté par un massif fibreux encore cellulosique à ce stade (*fig. 2, planche I*). L'aplatissement résultera du fait que, très rapidement, la production de bois cesse sur les deux petits côtés de la tige. De même, le liber se forme beaucoup plus rapidement sur les deux grands côtés. Le grand axe de la section transversale de la tige devient ainsi perpendiculaire au grand axe primitif (*fig. 3, planche I*).

Une tige âgée (7 mm × 11 mm) est ainsi caractérisée par deux ailes libéro-ligneuses très développées. Les vaisseaux du bois, disposés en files radiales en face des pôles primaires, sont séparés par de larges rayons cellulosiques.

Les faisceaux libériens sont particulièrement volumineux sur les ailes de la tige.

Des zones radiales de fibres lignifiées limitent latéralement chaque massif libérien. En même temps, des zones tangentielles séparent ces massifs

en un certain nombre de plages isolées. Chaque massif libérien prend ainsi l'aspect d'une échelle dont les montants et les barreaux seraient représentés par ces zones sclérifiées.

Dans l'échantillon n° 4 (*Cissus* sp. Mandraka) l'évolution de la structure est tout à fait comparable mais l'armature scléreuse des massifs libériens est moins importante.

L'anomalie réside donc ici dans l'aplatissement de la tige. Ce fait étant dû au ralentissement de l'activité du cambium en deux points diamétralement opposés et au développement rapide des tissus secondaires sur les deux autres côtés.

Signalons enfin que l'anneau ligneux axial ne se brise pas, contrairement à ce qui a pu être observé par Mlle OBATON chez *Cissus araboïdes* Planch.

#### 2. TIGES SILLONNÉES

Les lianes à tiges sillonnées que nous avons rencontrées présentent des caractères très semblables à ceux décrits chez les lianes de la Côte-d'Ivoire.

N° 5, *Hippocratéacée* (Sakaraha).

Ce sont des grosses lianes de 50 millimètres de diamètre. Sur la section transversale d'une tige âgée apparaissent des lignes rayonnantes régulières. Certaines atteignent presque la moelle, alors que les autres pénètrent moins profondément.

Les jeunes tiges de 1 millimètre de diamètre ont une section circulaire, le cylindre central étant constitué par un anneau libéro-ligneux continu parfaitement cylindrique.

Dans les tiges plus âgées, le cambium devient sinueux ; sur de courts segments, la formation du bois s'arrête, ce qui provoque dans celui-ci la formation de petites dépressions. Au niveau de ces cuvettes, la formation du liber est par contre plus active, de sorte que le cylindre vasculaire reste parfaitement cylindrique (*fig. 4, planche II*).

Le cambium continue à fonctionner normalement de part et d'autre du sillon, alors que la dépression, de plus en plus profonde, se remplit de liber. On constate également un élargissement de ces sillons par suite de l'arrêt de production du bois sur des secteurs cambiaux nouveaux. Cet élargissement se fait ainsi par paliers successifs, les bords du sillon prenant une forme en escalier. Chaque palier est tapissé d'un fragment cambial qui continue à produire du liber centripète (*fig. 5, planche II*).

Par la suite, les sillons continuent à s'approfondir par le même processus et d'autres apparaissent, l'ensemble de la tige restant toujours cylindrique.

A l'origine, et du fait de l'arrêt de la formation du bois par paliers successifs, les sillons sont évasés vers la périphérie de la tige.

Mais par suite du développement en éventail du bois, les deux lèvres de chaque sillon tendent à se rapprocher l'une de l'autre jusqu'à se rejoindre presque complètement. Il ne persiste plus alors du sillon qu'une plage de liber et de parenchyme en forme de triangle, ou de bouteille, dont le goulot

serait dirigé vers la périphérie et s'ouvrirait au niveau de la zone cambiale. Ce phénomène d'élargissement du sillon et de rapprochement de ses lèvres se produit indéfiniment au cours de la croissance en épaisseur de la tige (fig. 6, planche II).

PLANCHE II

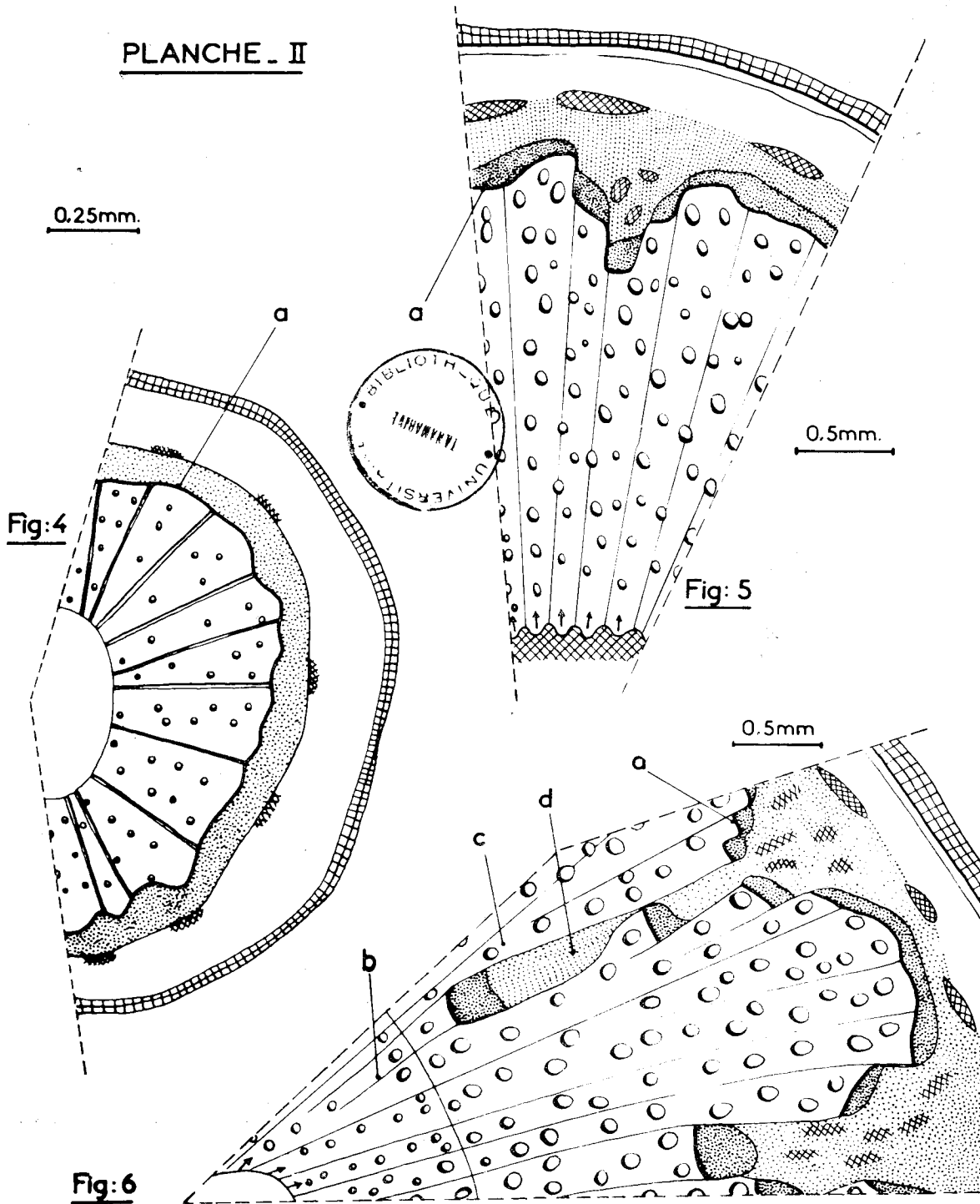


PLANCHE II

*Hippocratéacée* : Fig. 4, structure de la tige jeune : a. Cambium — Fig. 5, genèse des sillons dans une tige plus âgée : noter les paliers successifs recouverts de liber ; a. Cambium — Fig. 6, évolution des sillons dans les tiges âgées : a. Cambium ; b. Bois axial ; c. Bois périaxial ; d. Plage cellulosique en bouteille.

PLANCHE III

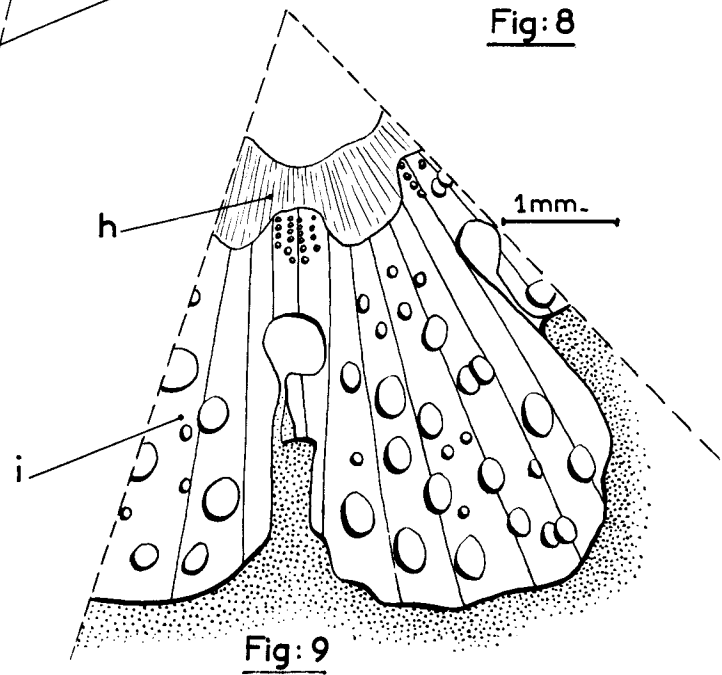
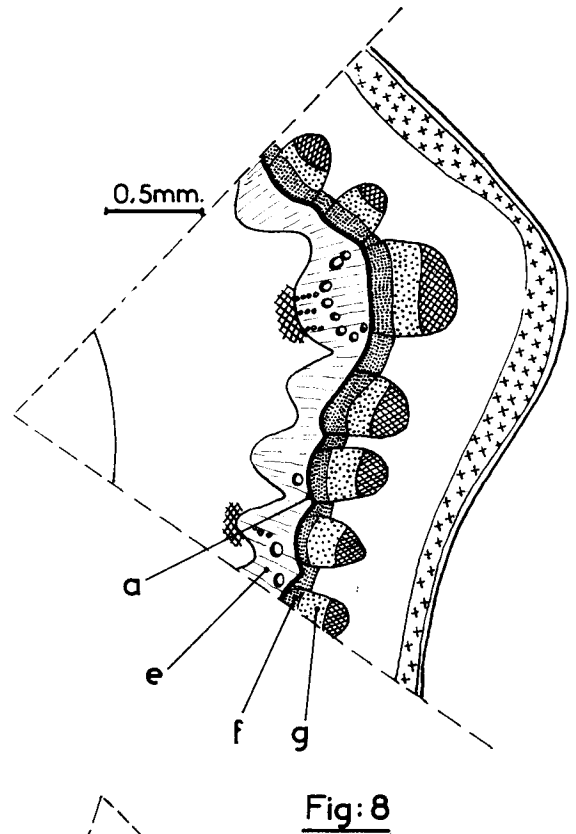
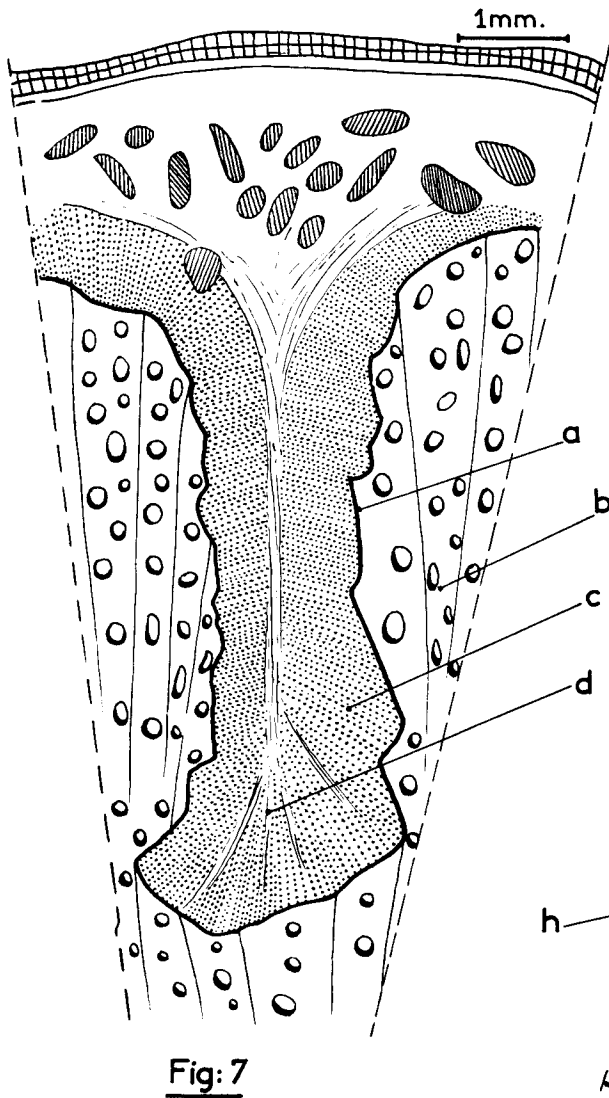


PLANCHE III

Fig. 7, *Dichapetalacée*, structure d'un sillon : a. Cambium ; b. Bois périaxial ; c. Liber d'orientation tangentielle ; d. Liber écrasé. — *Passiflora incarnata*. Fig. 8, tige jeune : a. Cambium ; e. Anneau de liber secondaire ; f. Anneau de liber primaire ; — Fig. 9, tige âgée, aspect du bois ; h. Bois axial ; i. Bois périaxial sillonné.

Cette Hippocratéacée appartient donc à la catégorie des « tiges sillonnées » de la classification de Mlle OBATON. Par suite de la croissance dissy-

métrique du bois elle présente un décentrement de la moelle qui a été également observé chez un *Hippocratea* de Côte-d'Ivoire.

La disposition du liber en bouteilles étagées rapproche cette Hippocratéacée malgache de l'*Hippocratea africana* (Wild) Loes.

N° 6. *Dichapetalacée*, (Périnet).

La section transversale de la tige âgée (20 mm de diamètre) montre cinq sillons profonds pénétrant jusqu'au niveau de l'anneau du bois axial et cinq sillons moins profonds entaillant seulement le bois périaxial. Dans les jeunes tiges, 5 dépressions se forment dans le bois de la même façon que dans le cas précédent, puis ce nombre est porté à 10.

Au cours de la croissance, les sillons s'élargissent également par paliers successifs mais ceux-ci, plus étroits, sont moins marqués. De plus, le cambium ne persiste pas sur ces paliers et une assise génératrice nouvelle apparaît sur les flancs des sillons donnant naissance à un tissu libérien dont les files de cellules sont orientées tangentiellement. Le sillon restera ainsi ouvert, occupé uniquement par du tissu cellulosique : liber d'orientation tangentielle sur les 2 flancs et au centre liber écrasé résultant de l'affrontement des tissus formés de part et d'autre de la dépression (fig. 7, planche III).

Une structure semblable a été décrite en Côte-d'Ivoire chez *Salacia bipendensis* Loes. (Hippocratéacée).

N° 7. *Passiflora incarnata* (Ambohimanga).

Ce sont des lianes à tiges grêles et atteignant à peine 12 millimètres de diamètre. Elles sont percées en leur centre d'une lacune représentant un canal lysigène à gomme.

Les jeunes tiges de 2 à 3 millimètres de diamètre ont une section pentagonale.

Des îlots de fibres péricycliques coiffent les faisceaux de liber primaire ; le liber secondaire forme un anneau lignifié festonné (fig. 8, planche III).

Dans la tige âgée, le cylindre de bois est entaillé par 5 sillons, en face des angles de la tige jeune.

La genèse de ces sillons est la suivante : Dans une tige de 4 millimètres de diamètre, après avoir donné un anneau axial homogène, le cambium forme du bois à gros vaisseaux, sauf au niveau des 5 angles où n'apparaît, vers l'intérieur, que du parenchyme lignifié. A l'extérieur, le liber forme encore un anneau continu.

Ultérieurement, dans ces 5 zones, le cambium ne forme plus d'éléments vasculaires, mais uniquement un parenchyme libérien à grosses cellules vers l'extérieur et, vers l'intérieur, un parenchyme à cellules plus petites lignifié d'abord puis cellulosique par la suite.

Le cambium est d'ailleurs remplacé alors par une zone diffuse de reclonnements, responsable de

l'augmentation en volume de ce parenchyme (fig. 9, planche III).

Ici donc, le cambium fonctionne beaucoup plus normalement que dans le cas des tiges sillonnées typiques : il élabore toujours des tissus sur ses deux faces, cependant au niveau des sillons, il ne forme plus d'éléments vasculaires mais seulement des tissus parenchymateux. Nous avons pu encore observer sur quelques échantillons (non déterminés) des anomalies de même ordre. L'existence des sillons étant due au fait que le cambium, resté continu, ne forme sur ses deux faces que des tissus non lignifiés.

Les véritables tiges sillonnées sont donc caractérisées par l'arrêt de l'activité cambiale par paliers successifs sur les bords des sillons. A chaque palier correspond un arrêt de développement du bois, tandis que le liber continue à se différencier pendant un temps plus ou moins long.

### 3. TIGES PONCTUÉES

N° 8. *Loganiacée* ? (Mandraka).

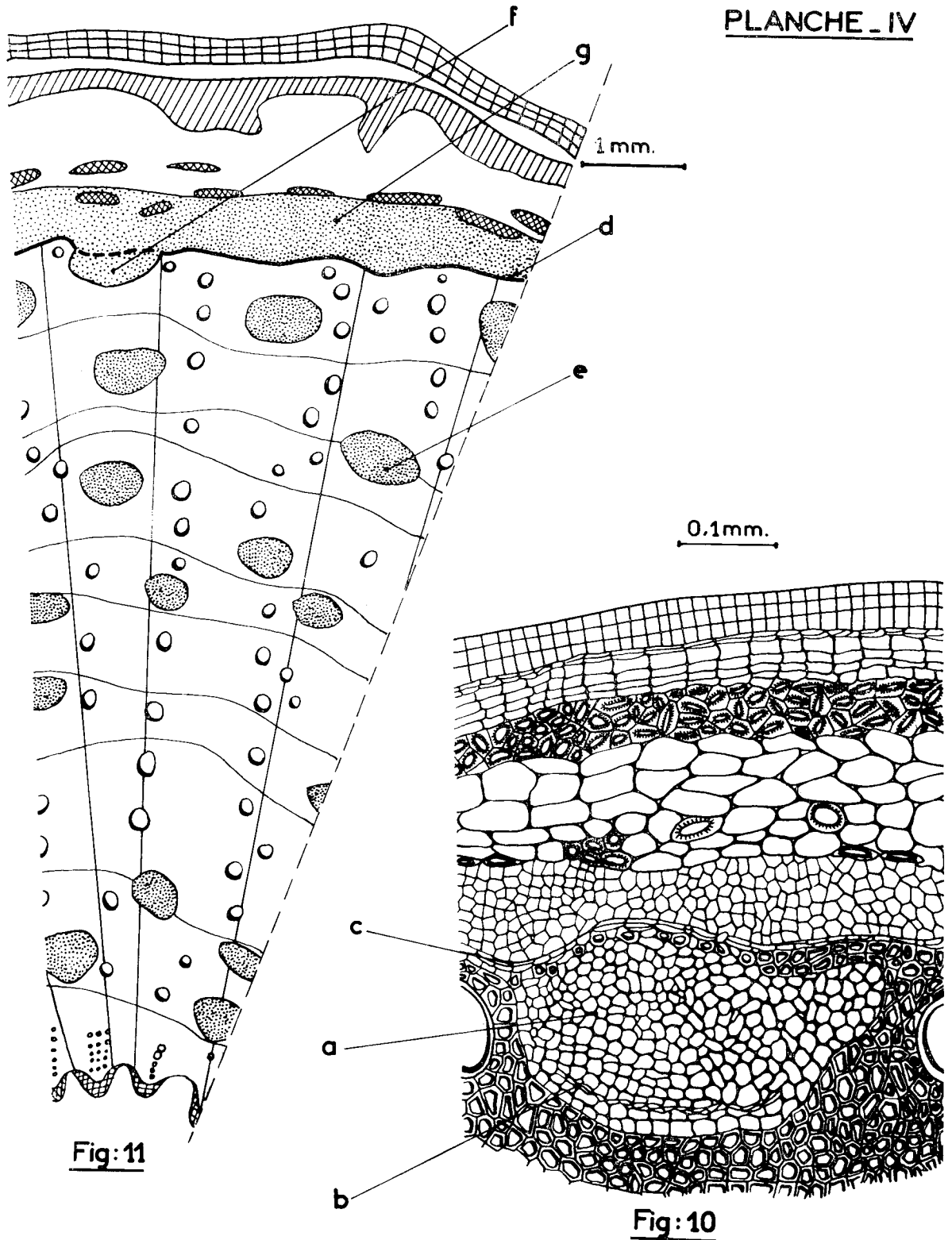
Cette liane se reconnaît à des ponctuations brunes qui parsèment le bois sur les sections transversales des tiges. Dans les tiges jeunes, les massifs de bois primaire sont reliés par un anneau axial sclérifié continu, et les anomalies de structure commencent à se manifester dès le début de la formation du bois périaxial. Il s'agit de plages de liber incluses dans le bois. En périphérie du bois, des plages nouvelles, nombreuses, apparaissent continuellement sous la forme de cuvettes creusées dans la surface cambiale. Ces dépressions sont remplies de liber.

L'explication de cette structure dans le cas des *Strychnos* : « différenciation centripète du liber et formation de cambium surnuméraire », s'applique à cet échantillon (OBATON).

En effet, ici, après un premier temps pendant lequel la zone génératrice libéro-ligneuse fonctionne normalement, des sinuosités apparaissent à la surface du bois. Elles ne sont pas disposées suivant une même circonférence, car elles se forment avec de petits écarts dans le temps ; ces invaginations sont remplies de tubes criblés disposés radialement et séparés par des rayons libériens. Elles sont dues à l'arrêt de la formation de bois sur ces segments cambiaux, tandis que le liber continue à être différencié normalement, le cambium restant appliqué au fond de la cuvette. De part et d'autre de ces cuvettes, le bois et le liber se développent normalement entraînant ainsi l'abandon du fragment cambial anormal dans le fond des dépressions libériennes.

Puis des cloisonnements cambiaux nouveaux apparaissent dans le prolongement du cambium

## PLANCHE IV



## PLANCHE IV

Fig. 10, *Loganiacée*, genèse des punctuations de liber intra-ligneux : a. Poche de liber ; b. Reste de l'ancien cambium ; c. Assise cambiale nouvelle. — Fig. 11, *Moracée*, structure de la tige âgée : d. Cambium ; e. Ilet libérien âgé ; f. Ilet libérien en cours de formation ; g. Liber normal.



normal, au-dessus des poches. Une assise génératrice continue se reforme, qui reprend progressivement un fonctionnement normal, isolant ainsi la poche libérienne au sein des tissus ligneux. Simultanément, le fragment cambial qui tapissait le fond de la cuvette cesse de fonctionner (*fig. 10, planche IV*).

#### N° 9. *Moracée* (Périnet).

Une section transversale de la tige adulte montre ici encore de nombreuses ponctuations brunes, incluses dans le bois.

Mais le mode de formation de ces îlots libériens interligneux est tout à fait différent. Contrairement en effet à ce que nous avons observé dans le cas précédent, le cambium reste circulaire et fonctionne toujours sur ses deux faces. Mais au niveau des futures ponctuations il ne forme plus de bois sur sa face interne, mais du liber ; un massif libérien s'édifie ainsi progressivement sous le cambium. Ce phénomène persiste pendant un certain temps jusqu'à ce que le cambium reprenne un fonctionnement normal : ce qui a pour effet de reformer une assise ligneuse continue qui isole la poche libérienne au sein du bois (*fig. 11, planche IV*).

Ce type de structure, avec îlots formés par du liber centrifuge, bien que signalé chez certaines familles (Acanthacées, Guttifères), n'avait pas été retrouvé en Côte-d'Ivoire.

#### 4. TIGES A BOIS DISPERSÉ

Ce sont généralement des grosses lianes ligneuses. La section est de forme variable et montre des îlots libéro-ligneux disposés sans ordre, dans un tissu semblable à celui de la zone corticale. Cependant, l'étude anatomique de quelques échantillons nous a permis de mettre en évidence trois origines différentes pour ce type de structure.

#### N° 10. *Acanthacée* (Mandraka).

L'évolution de la structure est identique à celle de l'*Afromendoncia iodoïde* S. Moore (Acanthacées) de Côte-d'Ivoire, choisi par Madeleine OBATON comme type de liane à « bois dispersé ».

Les très jeunes tiges (1,5 mm de diamètre) ont une section quadrangulaire. L'assise génératrice a donné naissance à un anneau libéro-ligneux continu.

Progressivement, des indentations apparaissent dans l'anneau ligneux périaxial, particulièrement sur deux points diamétralement opposés. Elles sont dues au ralentissement ou à l'arrêt de fabrication du bois par le cambium. Celui-ci en contre-partie forme du liber en plus grande abondance, de sorte que la croissance en diamètre de la tige reste régulière (*fig. 12, planche V*).

Finalement, le bois secondaire ne se développe plus qu'aux quatre angles de la tige où il forme

quatre massifs en éventail, parsemés de plages de parenchyme cellulósique.

Des anomalies se manifestent également dans la moelle sous forme de cloisonnements cambiaux nouveaux apparaissant en face des pôles primaires du bois, à la limite du parenchyme fasciculaire et de la moelle. De petits massifs de liber inverse, à différenciation centrifuge, se différencient à partir de ces zones méristématiques. Simultanément apparaissent des déchirures dans l'anneau ligneux, au niveau des deux principales indentations du bois périaxial. Ces fentes sont immédiatement occupées par un parenchyme à grandes cellules dont le développement va écarter progressivement les uns des autres les fragments de l'anneau ligneux (*fig. 13, planche V*).

Au cours des stades ultérieurs, du bois se différencie sur la face externe du cambium pérимédulaire, pour former des faisceaux libéro-ligneux inverses. Ces faisceaux ne sont séparés des pôles du bois axial que par deux à quatre assises de parenchyme (*fig. 14, planche V*).

L'anneau ligneux continue à se fragmenter, et de nouveaux faisceaux inverses apparaissent entre l'anneau axial et ceux précédemment formés, qui se trouvent ainsi repoussés vers la moelle.

Plusieurs mécanismes interviennent dans la fragmentation du bois :

— Développement des plages cellulósiques situées au fond des sillons du bois et qui en écartent les lèvres.

— Différenciation d'un parenchyme radial de dilatation à partir des éléments du parenchyme ligneux.

— Différenciation d'un parenchyme tangentiel de dilatation dont le rôle est d'écartier les uns des autres les fragments du bois axial précédemment séparés.

Certains fragments peuvent ainsi subir, au sein de la tige, des déplacements importants et vont se trouver séparés les uns des autres par des quantités de parenchyme de plus en plus importantes. En même temps que de nouveaux faisceaux inverses se différencient, le cambium propre à chaque massif vasculaire s'étend de façon à entourer le bois d'un anneau continu. Mais ce cambium formera uniquement du liber sur sa face externe, ce qui contribue encore à l'augmentation du diamètre de la tige.

#### N° 11. — *Acanthacée* (Périnet) :

L'évolution de la structure est semblable, dans les premiers temps, à celle observée dans le cas précédent (*fig. 15, planche VI*). Mais les massifs libéro-ligneux « dispersés » sont moins nombreux et plus volumineux et surtout, l'évolution de la structure diffère par un certain nombre de points :

1° En certains points des faces latérales des fragments de l'anneau périaxial, le cambium produit

PLANCHE V

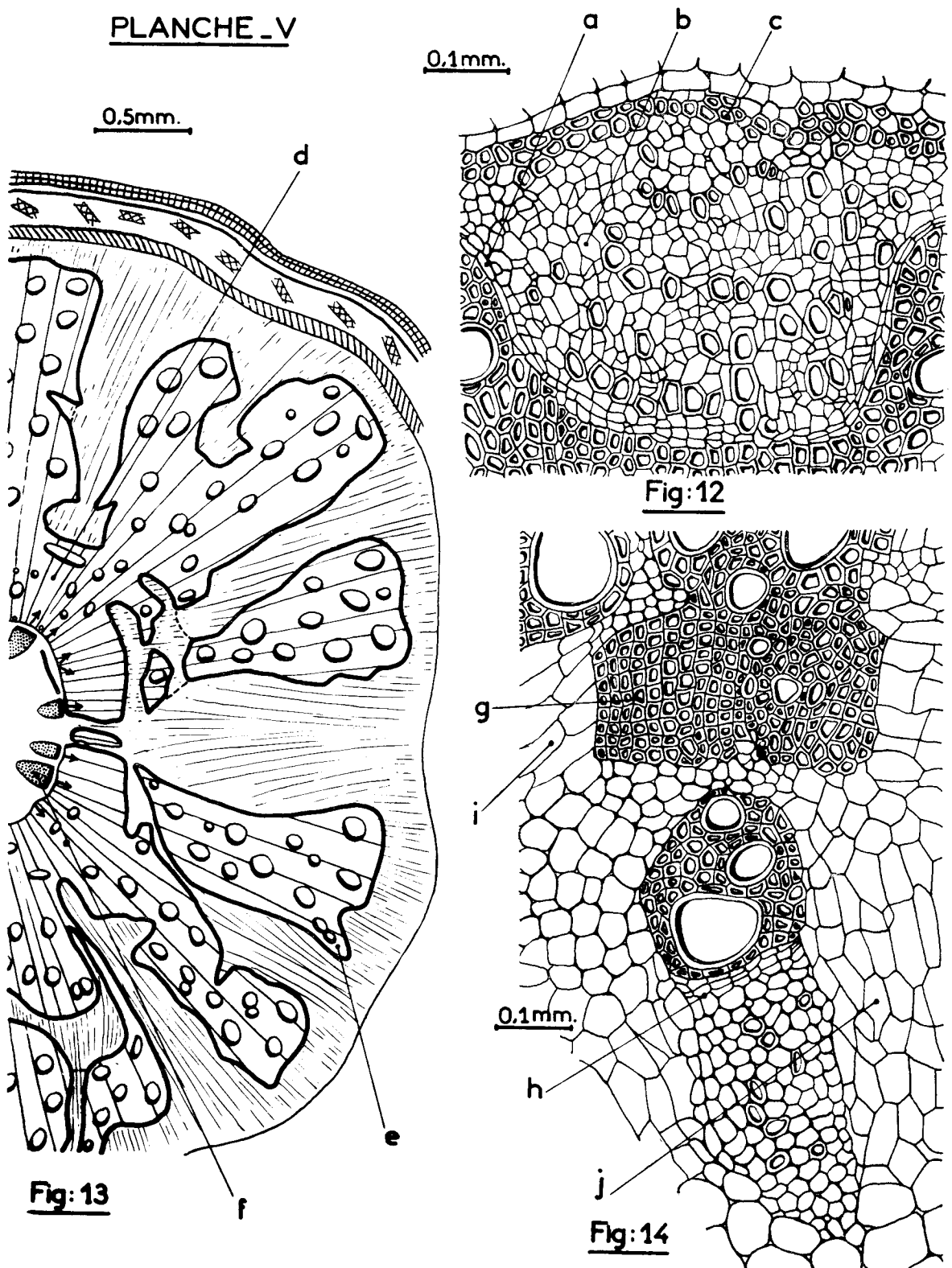


PLANCHE V

*Acanthacée*, échantillon n° 10. Fig. 12, genèse des identifications : a. Cambium ; b. Sillon libérien ; c. Péricycle. — Fig. 13, structure d'une tige de 4 millimètres de diamètre : d. Anneau périaxial ; e. Nœud de bois ; f. Genèse d'un faisceau inverse. — Fig. 14, détail d'un faisceau inverse, et disposition du parenchyme de dilatation : g. Débris de l'anneau axial ; h. Faisceau inverse ; i. Parenchyme tangentiel de dilatation ; j. Parenchyme radial de dilatation.

PLANCHE VI

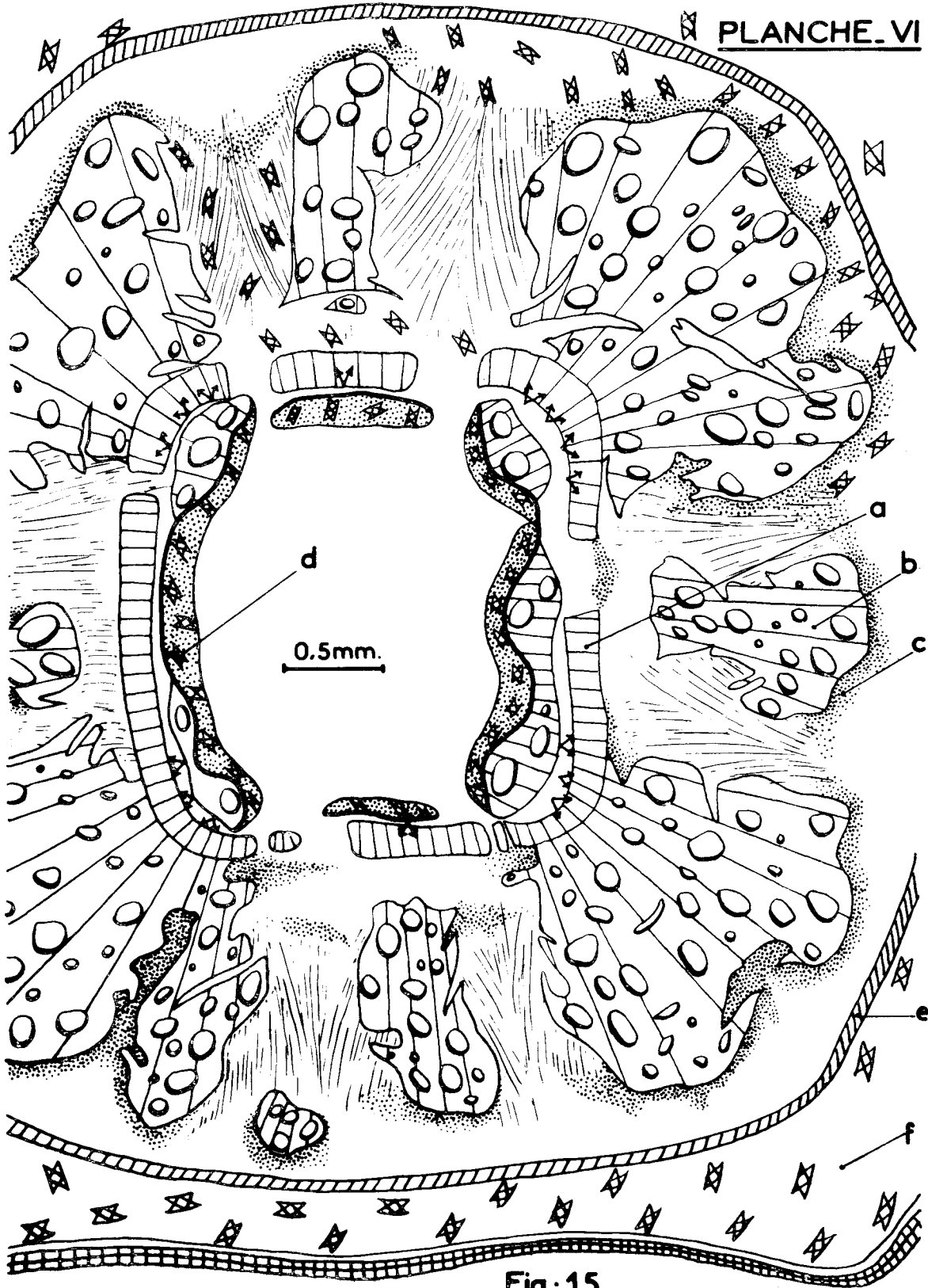


PLANCHE VI

Fig. 15, *Acanthacée*, échantillon n° 11, premiers stades du développement de la structure anormale : a. Bois axial ; b. Massifs de bois périaxial ; c. Liber ; d. Faisceau inverse ; e. Péricycle ; f. Tissus corticaux.

du liber sur ses deux faces, alors qu'ailleurs il forme du liber sur sa face externe, et du bois sur sa face interne.

2° Il apparaît de faisceaux surnuméraires directs à la lisière de la moelle, entre les faisceaux inverses formés comme dans le cas précédent.

Finalement, dans une tige de 25 millimètres de diamètre, on peut observer :

1° En périphérie, un cercle de massifs profondément lobés (mais non séparés en fragments comme chez l'espèce précédente), provenant de la rupture de l'anneau ligneux axial-périaxial.

2° Vers le centre, un cercle formé par les premiers massifs surnuméraires inverses et par des massifs surnuméraires directs pérимédulaires.

3° Un nouveau cercle de faisceaux inverses en train de se constituer entre les deux premiers et vis-à-vis du potoxylème de l'anneau axial (*fig. 16, planche VII*).

N° 12. — *Convolvulacée* ? (Périnet).

L'examen de la section d'une liane de 30 millimètres de diamètre révèle l'existence d'une masse centrale à bord festonné entouré d'un cercle externe d'îlots à contour également très sinueux. Entre les deux apparaissent quelques îlots de même nature, mais de taille plus réduite.

L'étude de l'évolution structurale montre un mode de dispersion nettement différent de celui observé dans les deux cas précédents. Les premiers stades du développement sont cependant analogues : l'anneau axial puis l'anneau périaxial sont formés normalement. Le cambium prend une allure sinueuse et, peu à peu, des massifs de bois s'isolent de l'anneau central et s'en éloignent grâce au développement de zones tangentielles de parenchyme resté cellulosique.

En même temps, des zones cambiales nouvelles apparaissent dans ce parenchyme. Ces zones cambiales nouvelles se raccordent aux fragments du cambium primitif de sorte qu'une assise génératrice continue finit par entourer chaque îlot ligneux, ou chaque groupe d'îlots ligneux (*fig. 17, planche VII*).

Le fonctionnement de ces assises nouvelles donne naissance à un certain nombre d'éléments :

1° Un liber, formant une zone continue à l'extérieur de l'assise génératrice ainsi raccordée.

2° Du bois, se développant sous la forme de massifs isolés.

3° Entre ces îlots de bois, du parenchyme cellulosique dont le développement isolera les nouveaux fragments de bois formés. De nouvelles zones cambiales s'édifieront comme précédemment autour de ces massifs.

Dans notre échantillon, seules les parties du bois périaxial, qui sont restées attachées à l'anneau axial ne sont pas entourées par un cambium, ni par une

couche de liber. Donc, cette masse ligneuse centrale a cessé complètement son développement et la tige continue à s'accroître, grâce à la formation périphérique de massifs de bois, ou des groupes de massifs ligneux isolés, entourés chacun d'une zone cambiale continue.

Une structure semblable est décrite par Madeleine OBATON, chez *Flabellaria paniculata* Cav. (Malpighiacée). Cependant, chez ce *Flabellaria*, une zone cambiale et un liber continu persistent autour du massif ligneux central.

Finalement, la structure macroscopique observée est tout à fait semblable à celle des deux lianes précédemment étudiées. Mais elle est obtenue par un moyen totalement différent.

#### IV. LE CAS DE COMPOSÉES ET DES PIPÉRACÉES

L'étude de quelques échantillons appartenant à la famille des Composées et des Piperacées nous a permis de mettre en évidence certaines structures originales.

##### 1. COMPOSÉES

N° 13. *Crassocephalum Bojeri* (Ambohimanga).

Dans les jeunes tiges de 3 à 4 millimètres de diamètre, le cambium, continu, forme sur sa face interne des faisceaux de bois réunis par un anneau de sclérenchyme et, sur sa face externe, des massifs de liber séparés par du parenchyme interfasciculaire cellulosique.

Chaque faisceau libéro-ligneux est coiffé d'un îlot de fibres péricycliques.

Dans les tiges de 6 millimètres de diamètre, les faisceaux vasculaires se développent isolément, sous forme de langues radiales étroites, séparées par un parenchyme cellulosique à grandes cellules. Le cambium primitif s'est fragmenté en autant d'éléments séparés que de faisceaux. On ne peut plus observer de cambium dans la zone interfasciculaire, mais les différents faisceaux restent réunis à la base par l'anneau axial primitif.

L'évolution se poursuit par la division longitudinale de certains faisceaux libéro-ligneux.

A ce stade également, des différenciations vasculaires nouvelles se manifestent au niveau du péricycle, à la pointe distale de certains faisceaux libéro-ligneux. Au-dessus du massif de fibres péricycliques qui coiffe le faisceau apparaissent en effet quelques vaisseaux ligneux entourés d'un îlot de petits éléments cellulosiques, peut-être libériens. Il ne nous a pas été possible de trouver des échantillons plus âgés qui nous auraient permis de suivre l'évolution de ces éléments (*fig. 18, planche VIII*).

PLANCHE VII

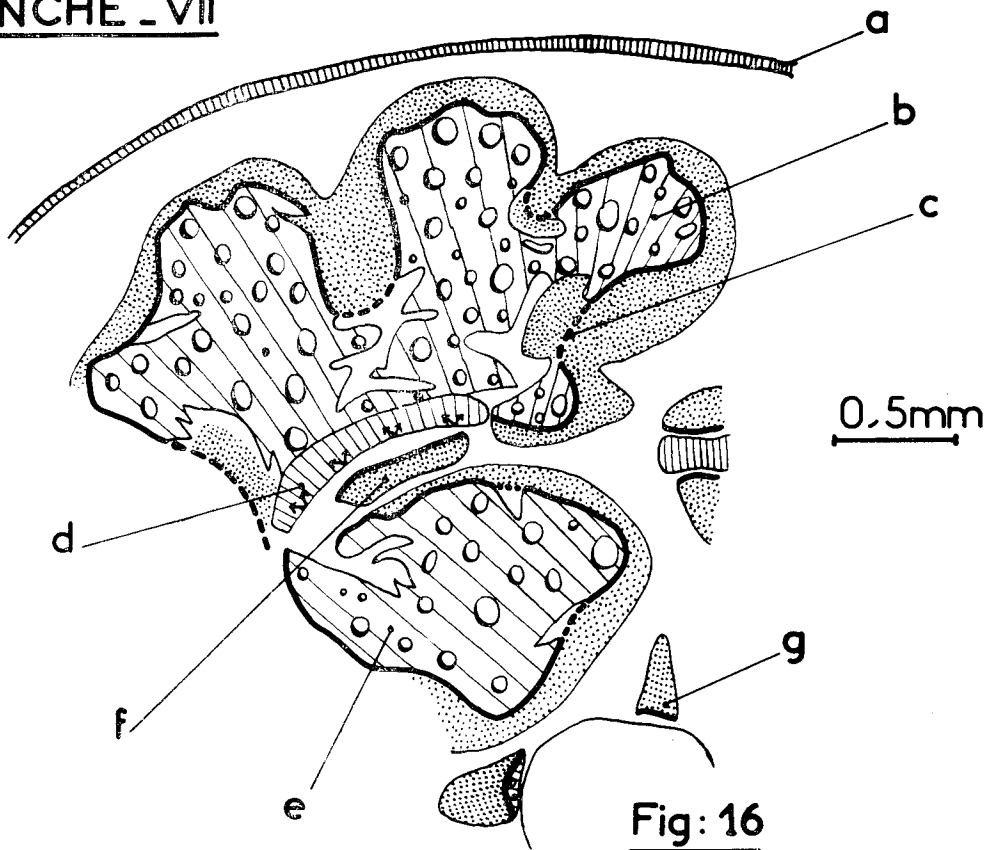


Fig: 16

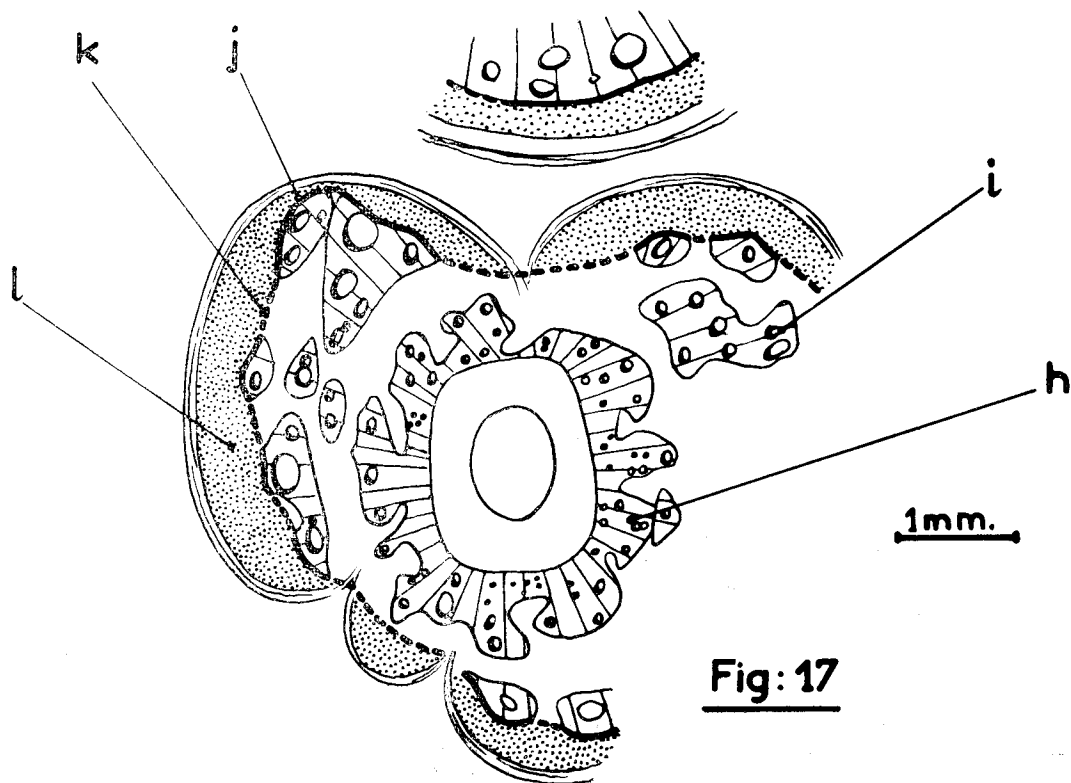


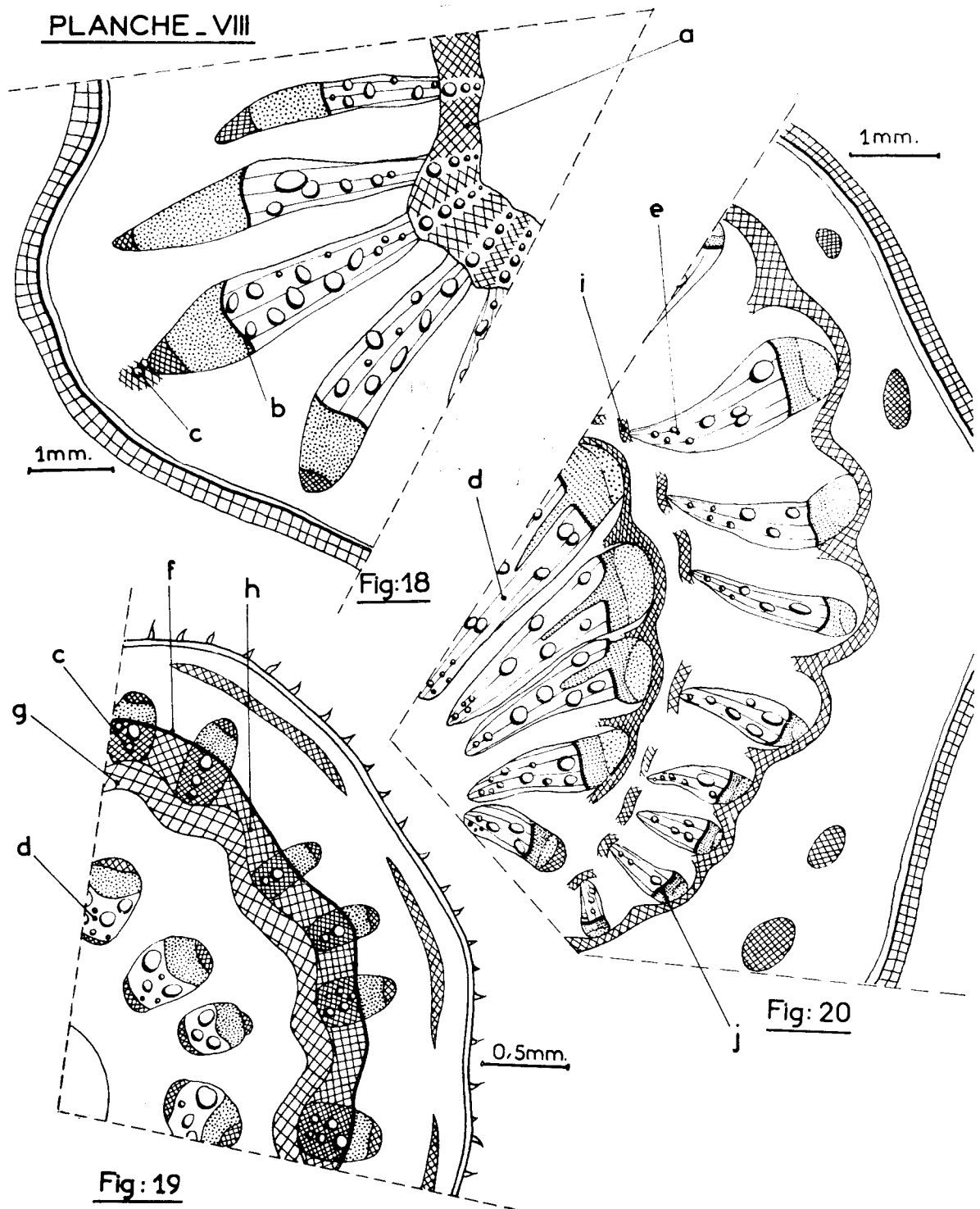
Fig: 17

PLANCHE VII

Fig. 16, *Acanthacée*, échantillon n° 11, structure de la tige âgée ; a. Pérycèle ; b. Bois périaxial ; c. Cambium anormal formant du liber sur ses 2 faces ; d. Reste de l'anneau axial ; e. Faisceau surnuméraire inverse ; f. 2<sup>e</sup> cycle de faisceaux surnuméraires inverses ; g. Faisceaux surnuméraires directs. — Fig. 17, *Convolvulacée*, structure de la tige âgée : h. Reste du cylindre central primitif (bois axial et périaxial) ; i. Ilots isolés de bois ; j. Fragments de cambium normal ; k. Cambium surnuméraire ; l. Liber.

L'existence de zones vasculaires secondaires d'origine péryclicale avait déjà été signalée dans le genre *Mikania* par SOLERED (1896).

De telles structures n'ont pas été retrouvées par Mlle OBATON chez *Mikania scandens* var. *laxan* A. Chev. Cet auteur décrit un cambium continu,



**PLANCHE VIII**

Fig. 18, *Crassocephalum Bojeri*, structure de la tige âgée : a. Anneau axial de sclérenchyme ; b. Cambium intrafasciculaire ; c. Faisceau vasculaire surnuméraire. — *Piper* sp. — Fig. 19, Tige jeune, formation du 2<sup>e</sup> anneau sclérifié : c. Faisceau du cycle externe ; d. Faisceau du cycle interne ; f. Cambium continu ; g. Premier anneau de sclérenchyme ; h. 2<sup>e</sup> anneau de sclérenchyme. — Fig. 20, Structure de la tige âgée : d et e. Faisceaux des cycles internes et externes ; i. Fragments du double anneau sclérenchymateux ; j. Cambium limité aux massifs vasculaires.

qui est à l'origine des faisceaux vasculaires et du parenchyme cellulosique qui sépare ces derniers.

Le *Crassocephalum* examiné ici présente par contre une véritable structure anormale avec fragmentation du cambium et remplissage des espaces interfasciculaires par un simple parenchyme de dilatation. Une telle structure, à notre connaissance, n'avait pas été signalée dans la famille.

## 2. PIPERACÉES

Trois échantillons, récoltés dans la forêt de l'Est et dans le massif de l'Itremo, présentent les mêmes caractères. Nous prendrons comme exemple l'échantillon n° 14, *Piper* sp (Périnet) chez lequel les tiges peuvent atteindre un diamètre de l'ordre de 20 millimètres.

La structure classique des Pipéracées lianescentes (*Piper Guinéenne schum.* et *Thonn.*) par exemple est la suivante :

Dans la tige jeune, on observe deux cercles concentriques de faisceaux vasculaires, séparés par un anneau sclérifié circulaire. L'accroissement de ces faisceaux se fait grâce à des fragments de cambium intra-fasciculaires ; les espaces interfasciculaires sont occupés par un parenchyme cellulosique.

Très précocement, le développement des faisceaux du cercle interne s'arrête. Il se poursuit par contre dans le cercle externe, par augmentation du nombre et du volume des faisceaux. Mais le cambium est devenu continu, formant des éléments vasculaires au niveau des faisceaux, et du parenchyme cellulosique entre eux.

L'étude du développement des espèces malgaches fait apparaître un certain nombre de différence :

Les premiers stades sont classiques : 2 cercles de faisceaux séparés par un anneau sclérifié continu ; le cambium du cercle externe, d'abord discontinu, finit par former un anneau entier qui produit du parenchyme entre les faisceaux.

Des différences commencent alors à apparaître.

— Le parenchyme interfasciculaire du cercle externe se lignifie et forme un nouvel anneau qui vient se superposer à l'anneau sclérifié préexistant (fig. 19, planche VIII).

— L'examen d'échantillons plus âgés montre que les faisceaux du cercle interne se sont développés de façon considérable. Chaque faisceau est resté distinct, entouré de parenchyme cellulosique, les arcs cambiaux restant limités aux faisceaux.

— L'anneau sclérifié primitif s'est fragmenté en nombreux massifs isolés, séparés par un parenchyme cellulosique de dilatation à grosses cellules.

— Les massifs vasculaires du cercle externe ont poursuivi leur croissance, mais leur taille est

généralement inférieure à celle des massifs internes. De plus le cambium interfasciculaire a disparu et le parenchyme lignifié différencié dans les premiers stades a été remplacé par un parenchyme cellulosique interfasciculaire à grandes cellules, disposées en files radiales. Aucune zone cambiale n'est visible dans cet espace interfasciculaire. Un anneau sclérifié festonné coiffe l'extrémité des faisceaux (fig. 2, planche VIII).

Enfin, ces tiges manifestent un certain aplatissement ou un décentrement de l'axe du fait du développement plus réduit des faisceaux dans certains secteurs.

Les *Piper* malgaches présentent donc une structure très originale, résultant essentiellement de la continuité dans le développement des faisceaux du cyle interne et de la fragmentation de l'anneau cambial externe.

## CONCLUSION

L'étude détaillée de quelques lianes des forêts malgaches a permis de déceler quatre types principaux de structures anormales déjà décrits par Mlle OBATON chez les plantes ivoiriennes.

1° *Tiges aplaties*, où l'activité du cambium décroît le long des deux arcs opposés. La section transversale de la tige est elliptique.

2° *Tiges sillonnées* dans lesquelles l'arrêt de l'activité cambiale se répète par paliers successifs sur les bords des sillons.

3° *Tiges ponctuées*, les îlots libériens intra-ligneux pouvant être formés selon deux processus différents.

4° *Tiges à bois dispersé*, chez lesquelles nous avons pu mettre en évidence, trois types d'évolution aboutissant à des structures analogues. L'une de ces structures se distingue par l'apparition des faisceaux périmédullaires directs non encore signalés dans la littérature et par un fonctionnement anormal du cambium sur les flancs des massifs ligneux périaxiaux.

5° Enfin, chez une Composée et chez les Pipéracées nous avons pu mettre en évidence des structures anormales encore non signalées dans ces familles.

Cette étude préliminaire de l'anatomie de quelques lianes s'est donc révélée intéressante et permet une fois de plus d'affirmer l'originalité de la flore malgache, tant sur le plan systématique que sur celui, encore presque inexploré, des adaptations morphologiques. Il est certain que des recherches plus poussées révéleront encore de nombreux faits nouveaux. Dès maintenant, certaines des structures originales que nous avons trouvées mériteraient une étude plus approfondie.

Manuscrit, reçu le 20 février 1969.

**BIBLIOGRAPHIE**

- EMBERGER (L.). — *Les végétaux vasculaires*, t. II, fasc. 1-2, Paris (1960).
- GAUDICHAUD (Ch.). — *Recherches générales sur l'organographie des végétaux*, Paris (1841).
- GRANDIDIER (G.) et JONCLA (E.). — *Bibliographie de Madagascar 1904-1933*, Paris (1935).
- GRANDIDIER (G.). — *Bibliographie de Madagascar*, Tananarive, Public. de l'IRSM (1957).
- HERAIL (J.). — *Recherches sur l'Anatomie comparée de la tige des Dicotylédones* (thèse), Paris (1836).
- HUMBERT (H.). — *Flore de Madagascar et des Comores*, Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle.
- METCALFE (C.R.) et CHALK (L.). — *Anatomy of the Dicotyledons*, Oxford (1950) volume II.
- MIRBEL (M.). — *Note sur l'organisation de la tige d'un très vieux Calycanthus floridus du potager royal de Versailles*. « Ann. Sc. Bot. », 1<sup>re</sup> série, 14, p. 367 (1828).
- METTENIUS (G.). — *Einige Beobachtungen über den bau den Bignoniaceen*. *Linnaea*, 19, p. 567-582 (1846).
- NETTO (L.). — *Sur la structure anormale des tiges des lianes*. « Ann. Sc. Nat. Bot. », 4<sup>e</sup> série, 20, p. 167-179 (1863).
- OBATON (M.). — *Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d'Afrique Occidentale*. « Ann. Sc. Nat. Bot. », 12<sup>e</sup> série, Paris (1960).
- PFEIFFER (H.). — *Das abnorme Dickenwachstum*. In : *Linzbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie*, Berlin, Bd. 9 (1926).
- RICHARDS (P.W.). — *The Tropical rain forest ; an ecological study*, Cambridge (1964).
- SCHENCK (H.). — *Beiträge zur Anatomie der Lianen* (*Schimper Bot. Mitth. aus den Tropen, Heft 5*, Jena (1893)).
- SOLEREDER (H.). — *Über den Systematischen Werth der Holzstructur*. Munich (1885).