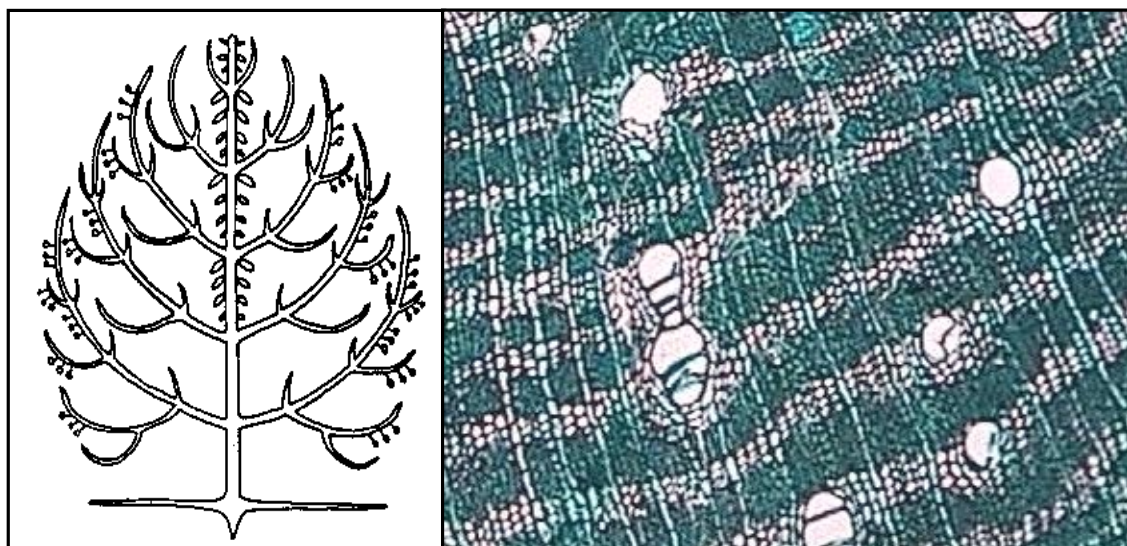


**ETUDE ARCHITECTURALE ET ANATOMIQUE DE QUELQUES ESPECES
FORESTIERES DE GUYANE FRANÇAISE**

MODULE FTH 2002



**Martin Brinkert
Norbert Debroize
François Rollin**

Encadrés par **Céline Leroy** (ENGREF)
avec la participation de **Marie-Françoise Prévost** (IRD)

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	2
MATERIEL ET METHODES	3
1) Lieu de l'étude et matériel végétal.....	3
2) Protocoles d'observation et de mesure	3
2.1) Etude architecturale (analyse morphologique)	3
2.2) Etude macro et micro anatomique	5
RESULTATS	7
<i>Dicorynia guianensis</i> (Caesalpiniaceae)	8
<i>Eperua grandiflora</i> (Caesalpiniaceae)	12
<i>Cecropia obtusa</i> (Cecropiaceae)	16
<i>Mahurea sp.</i> (Clusiaceae).....	20
<i>Symphonia globulifera</i> (Clusiaceae).....	24
<i>Mabea speciosa</i> (Euphorbiaceae).....	28
<i>Miconia alata</i> (Melastomaceae)	32
<i>Carapa procera</i> (Meliaceae)	36
<i>Virola michelii</i> (Myristicaceae).....	40
<i>Virola surinamensis</i> (Myristicaceae).....	44
DISCUSSION	48
CONCLUSION	50
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	51
ANNEXES	52

INTRODUCTION

Dans les régions tropicales, contrairement aux régions tempérées, il est toujours largement reconnu que les arbres poussent de manière continue tout au long de l'année du fait de l'absence de saisons marquées.

Les problèmes de datation des structures végétales, de façon générale et plus particulièrement en zone équatoriale, se heurtent à une difficulté majeure : trouver des marqueurs temporels univoques.

Depuis plusieurs années, l'étude de différentes espèces tropicales, dans le cadre de l'analyse architecturale, a permis de mettre en évidence l'existence d'un gradient d'intensité des traces morphologiques du rythme de croissance (Comte, 1993 ; Edelin, 1993 ; Loup, 1994). Ce gradient va de la présence d'écailles, d'entre-nœuds courts, de feuilles plus petites, etc. jusqu'à l'absence totale de marqueurs externes.

Mais la croissance de l'arbre est un phénomène complexe qui ne peut être abordé en se limitant seulement à l'étude de l'allongement des tiges (croissance primaire). En effet, afin pouvoir s'agrandir et maintenir sa forme, l'arbre a besoin de consolider ses axes. Cette fonction de consolidation est assurée par le cambium (méristème secondaire) qui en produisant le bois assure l'épaississement des axes (croissance secondaire). De par la présence de saisons bien marquées dans les zones tempérées, les arbres poussant de manière rythmique présentent des cernes dans le bois. Qu'en est-il dans les zones tropicales ?

Les structures rythmiques dans le bois des essences tropicales existent (Détienne, 1989), sont connues depuis longtemps (Coster, 1927) et sont même fréquentes. Pour le bassin amazonien, Alvim (1964 in Fahn *et al.* 1981) signale que 35% des espèces montrent clairement des cernes et 22% ont des cernes beaucoup plus difficiles à déterminer mais présents. Les cernes peuvent être bien visibles ou peu marqués. Mais leur périodicité n'est pas toujours facile à établir ou identifier. Et puis, il y a aussi des cas où il n'a pas été possible de mettre évidence l'existence de structures périodiques dans le bois (Détienne *et al.* 1998), ce qui n'exclut pas, *a priori*, un quelconque rythme de production cambiale.

Le but de ce travail est de caractériser la croissance du système caulinaire (axes aériens) de quelques espèces tropicales pour préciser les liens pouvant exister (ou non) entre la mise en place de l'architecture (croissance primaire) et l'épaississement des axes qui en découle (croissance secondaire).

MATERIEL ET METHODES

1) Lieu de l'étude et matériel végétal

L'étude a été réalisée en Guyane française, à une vingtaine de kilomètres de Sinnamary, au carbet IRD de la piste de Saint-Élie. L'étude a porté sur une dizaine d'espèces prélevées dans des lieux différents:

- *Dicorynia guianensis* (Angélique, *Caesalpiniaceae*), à proximité du sentier botanique de la piste de Saint-Élie
- *Eperua grandiflora* (Wapa courbaril, *Caesalpiniaceae*), à proximité du sentier botanique de la piste de Saint-Élie
- *Cecropia obtusa* (Bois-canon, *Cecropiaceae*), proche de la sablière à l'entrée de Paracou
- *Mahurea sp.* (*Clusiaceae*), au bord de la piste de Saint-Élie
- *Symphonia globulifera* (Manil marécage, *Clusiaceae*), îlot forestier au début de la piste de Saint-Élie
- *Mabea speciosa* (*Euphorbiaceae*), au bord de la piste de Saint-Élie
- *Miconia alata* (*Melastomaceae*), au bord de la piste de Saint-Élie
- *Carapa procera* (*Meliaceae*), au bord de la RN1 entre Sinnamary et Paracou
- *Virola michelii* (Yayamadou montagne, *Myristicaceae*), à proximité du sentier botanique de la piste de Saint-Élie
- *Virola surinamensis* (Yayamadou marécage, *Myristicaceae*), au bord de la RN1 entre Sinnamary et Paracou

Les individus prélevés (en général 3 pour chaque espèce) étaient tous de jeunes arbres (5m de hauteur maximum) ou des rejets.

2) Protocoles d'observation et de mesure

2.1) Etude architecturale (analyse morphologique)

L'analyse architecturale consiste à étudier la structure des axes de la plante, basée sur l'analyse morphologique, afin de décrire leur croissance à un niveau assez fin (axe, module, unité de croissance, entre-nœud). Elle permet de connaître le fonctionnement des arbres et plus précisément de reconstituer la mise en place du système aérien (rythme de croissance, modalité de ramification, chronologie des événements,...).

Le système aérien s'organise autour de la tige. Cette dernière peut être allongée selon deux modes : on parle de croissance primaire **monopodiale** lorsque l'allongement résulte d'une croissance indéfinie du méristème apical. Cet allongement peut être rythmé (c'est-à-dire non uniforme dans le temps) ; la tige est alors constituée par une succession d'unités de croissance (UC). D'après Hallé et Martin (1968), l'unité de croissance est une portion de tige mise en place au cours d'une phase d'allongement ininterrompue.

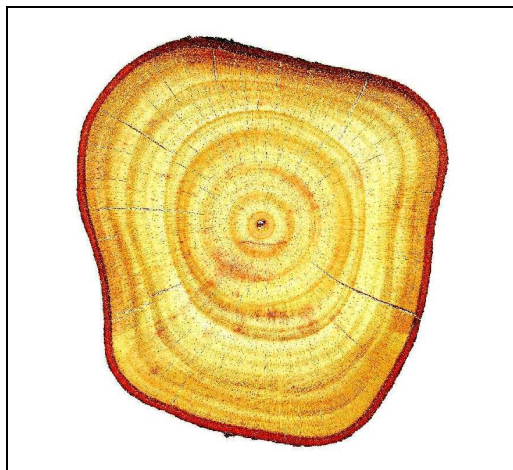


Eperua grandiflora

Le départ du rameau est accompagné d'une fine cicatrice entourant l'axe principal...

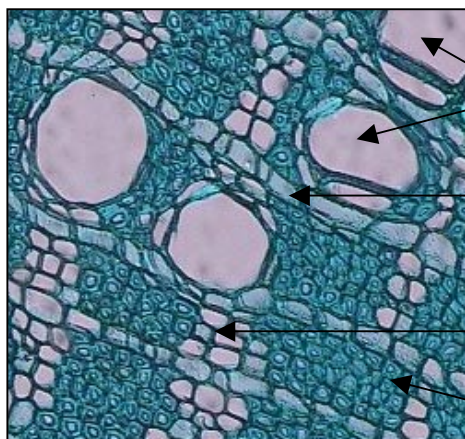


Une coupe longitudinale de la moelle montre que le rameau a été généré par l'apex, et que la poursuite de l'accroissement en hauteur est le fruit d'un relais



Cecropia obtusa

Coupe transversale à la base : les cernes sont nettement visibles après ponçage (Ø 13,5 cm).



Description d'une coupe anatomique

vaisseaux

Rayon de parenchyme

Parenchyme vertical associé aux vaisseaux de manière aliforme

fibres

Au contraire, la croissance est dite **sympodiale** lorsque la mise en place de la tige résulte d'une croissance définie du méristème apical : la tige est alors constituée par la succession de plusieurs modules. D'après Hallé (1986), le module constitue « un axe feuillé qui réalise toute la séquence de différenciation, depuis l'initiation du méristème édificateur jusqu'à la transformation de ce méristème en structure sexuelle ». La mortalité de l'apex peut être également due à la nécrose de ce dernier.

Les rythmes de croissance (successions d'UC ou de modules, suivant l'espèce étudiée) se manifestent au niveau des parties jeunes par des marqueurs macro-anatomiques que sont les feuilles, les cataphylles, les stipules, les inflorescences, les ramifications, etc.. Au niveau des parties plus âgées, les cicatrices laissées par la chute de ces organes permettent également de reconstituer la séquence des rythmes de croissance. Au besoin, l'observation de la structure et de la trajectoire de la moelle (Edelin, 1991, 1993) permet de délimiter les différents modules et le passage d'une unité de croissance à la suivante. La délimitation des unités de croissance peut s'observer par exemple par un étranglement de la moelle.

Au niveau de la base du tronc, les marqueurs anatomiques ont parfois disparu, et la délimitation des entités morphologiques devient impossible : pour de tels individus nous avons effectué la description en partant de l'apex.

Les différents individus ont été récoltés, en les coupant au plus près de la base. Pour chaque individu, il a été effectué dans un premier temps une caractérisation globale (hauteur totale, diamètre à la base et à 1,30 m, description des feuilles, de la phyllotaxie, de la ramification) et un dessin général schématique de son organisation. Dans un deuxième temps, pour chaque axe sélectionné, la longueur des différentes entités morphologiques (entre-nœuds, unités de croissance, module, etc.) a été notée. Des dessins de détail ont été réalisés afin d'illustrer les marqueurs morphologiques du mode de développement.

L'analyse architecturale va permettre de déterminer au niveau de quelles entités morphologiques il faut prélever une rondelle de bois. Les rondelles ont été prélevées au milieu de chacune de ces entités morphologiques afin d'effectuer des comptages de cernes. Toutefois, l'étude se réalisant sur de très jeunes individus, les variations éventuelles dans l'organisation du plan ligneux ont été observées sur coupes anatomiques.

2.2) Etude macro et micro anatomique

Une fois les rondelles prélevées au niveau de chaque entité morphologique de la plante, celles-ci ont été conservées dans l'eau pour permettre les coupes anatomiques. Sur des espèces de plus gros diamètres, des rondelles jumelles ont été mises de côté afin d'observer la présence de cernes directement sur le bois. Pour ceci un ponçage préalable de la rondelle est nécessaire afin d'avoir une meilleure visibilité.

Des coupes anatomiques sont nécessaires pour analyser le plan ligneux. Ces manipulations ont eu lieu au laboratoire du bois à Pariacabo (CIRAD-forêt).

Le travail a consisté à réaliser des coupes fines de l'ordre de 15 à 20 μm à l'aide d'un microtome à bois. Les coupes ont été colorées à l'azur II (Annexe) avant d'être montées entre lame et lamelle. L'observation de ces coupes fines s'est faite sous microscope équipé d'une caméra numérique.

La visibilité des cernes peut être mise en évidence selon l'organisation plus ou moins régulière des différents éléments constituant le bois. Les caractères anatomiques sont en nombres puisqu'il n'y a que 3 types cellulaires : les vaisseaux, le parenchyme et les fibres (Détienne 1988).

Les vaisseaux, constituant le tissu conducteur de la sève brute, sont les éléments les plus facile à individualiser grâce à leur dimension. Les vaisseaux ou pores, interviennent fortement dans l'image du bois, vue en section transversale, par leur nombre, leur taille, leur disposition et leur groupement (Détienne 1988).

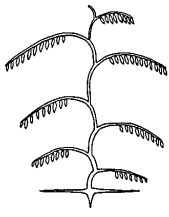
Deux types de parenchyme sont présents dans le bois, le parenchyme vertical (dérivant de l'allongement des initiales fusiformes) et le parenchyme radial (produit par les cellules mères des rayons). Les cellules de parenchyme gardent longtemps leur protoplaste et restent physiologiquement actives. Leur paroi est peu lignifiée et abondamment ponctuée afin de permettre la mise en réserve et la distribution des substances nutritives. Leur activité cesse dans le bois parfait, duraminisé ou non (Détienne 1988).

Les fibres, éléments ponctués très long et aux extrémités effilées, ont un rôle essentiel de soutien et un rôle plus ou moins marqué de conduction (Détienne 1988). Selon l'épaisseur définitive de leur paroi, la dureté du bois sera plus ou moins grande et sa densité plus ou moins élevée. Les fibres forment le tissu fondamental des bois. (Mariaux 1967a).

RESULTATS

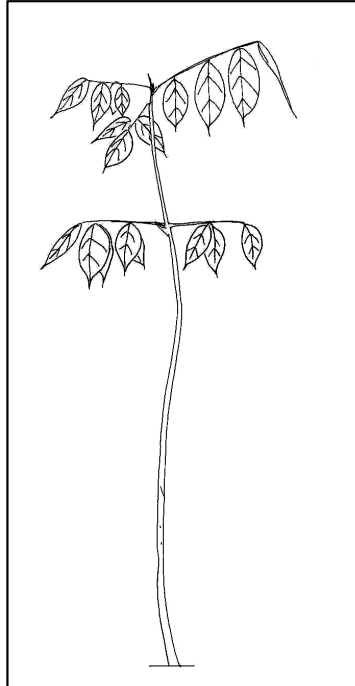
Les résultats seront présentés par espèce, sous forme de fiches.

Nous caractériserons d'abord la croissance primaire, puis la croissance secondaire. Les illustrations et graphiques s'appuient sur l'analyse d'un ou plusieurs individus choisis parmi ceux prélevés, et considérés comme les plus intéressants.

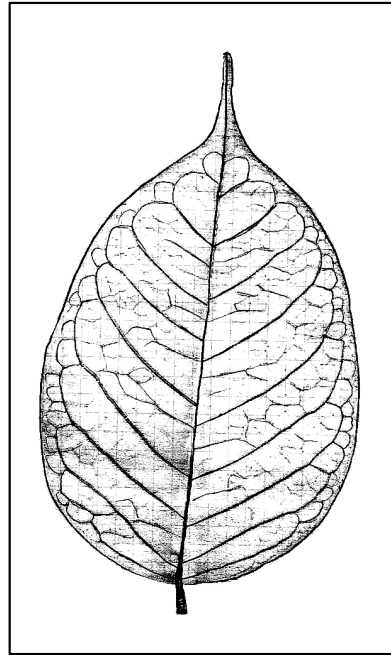


Modèle de
TROLL

Dicorynia guianensis (*Caesalpinaceae*)



Vue d'ensemble
(195 cm)



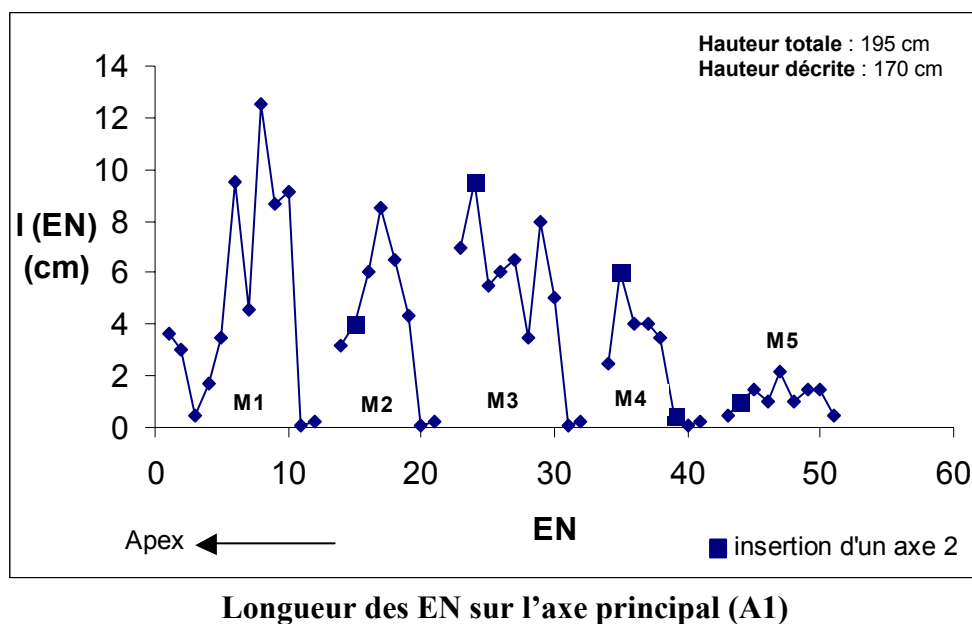
Détail d'un foliole
(14 cm)

Modèle architectural		Troll	
		A1	A2
Structure	Type	sympodial	IDEM
Feuilles	Phyllotaxie	alterne spiralée 2/5	
	Taille moyenne	30 cm (rachis)	
	Forme	base arrondie, sommet acuminé	
	Nervation	pennée	
	Structure	composée / imparipennée	
Croissance Primaire	Modalité	rythmique	
	Durée de vie	définie par nécrose de l'apex	
	Direction	orthotrope	
Ramification	Modalité	acrotone	
	Chronologie	différée d'un module	
Symétrie	Type	radiale	
Floraison	Modalité	non observée	
	Localisation		

Dicorynia guianensis (Caesalpiniaceae)

1) Croissance primaire

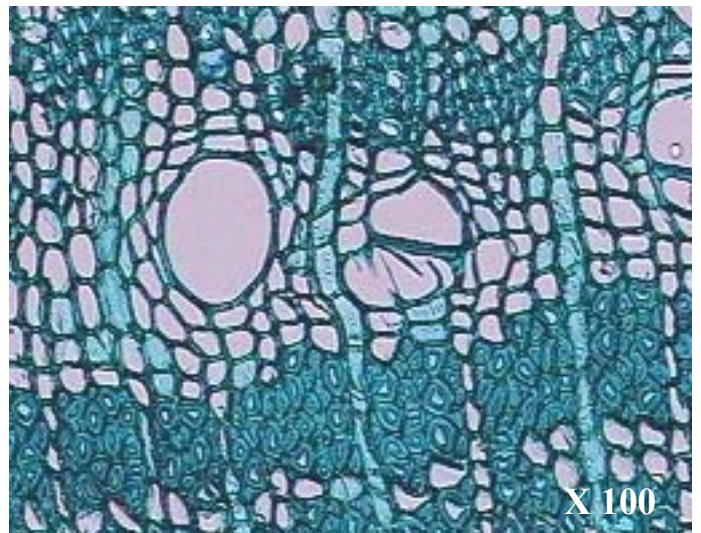
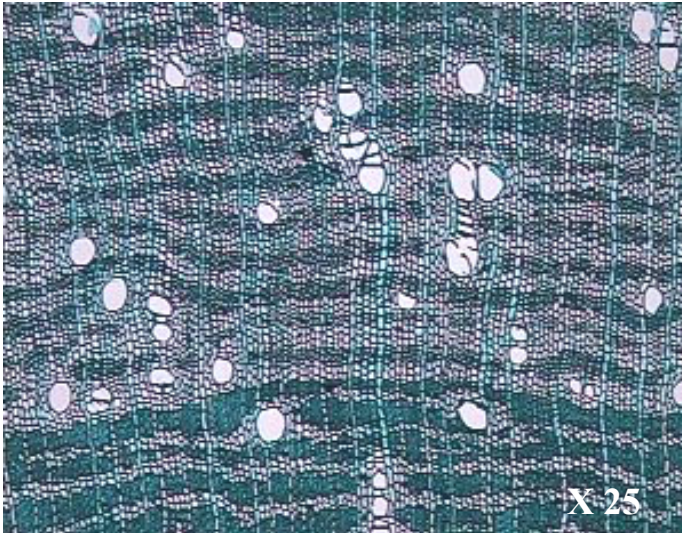
La croissance de cette espèce est sympodiale, elle suit le modèle de Troll (comme toutes les Caesalpiniacées). Les modules (M1, M2, etc., numérotés de l'apex vers la base) sont définis par nécrose de l'apex. Seuls les cinq derniers modules sont décrits, la lecture devenant délicate avec l'épaississement du tronc



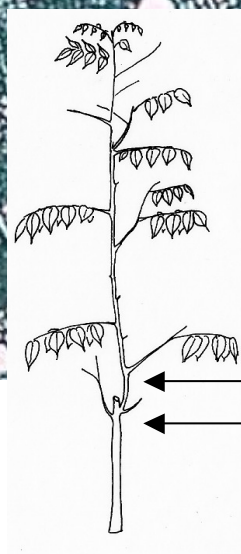
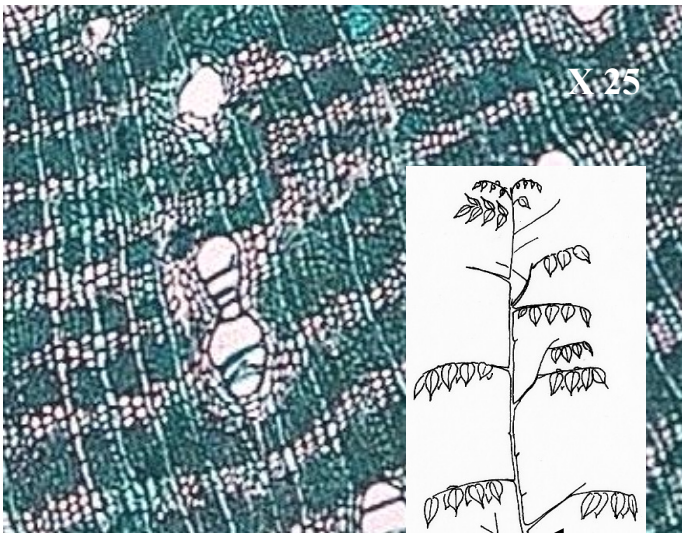
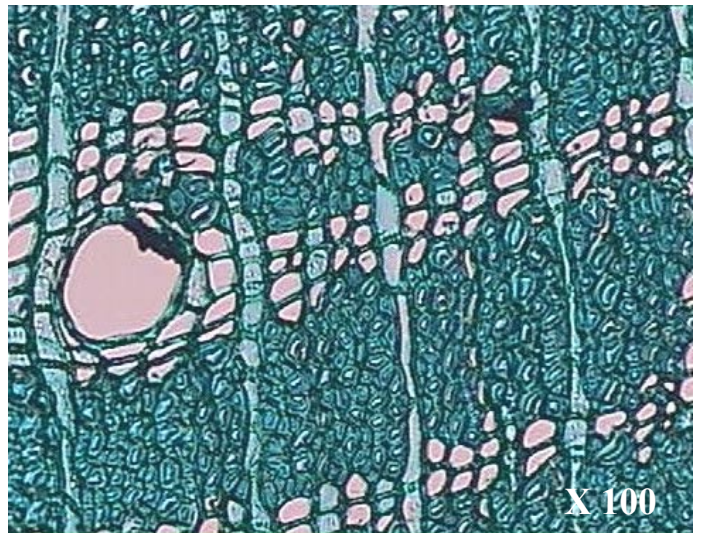
On observe sur le graphe ci-dessus :

- que la croissance est rythmique,
- que chaque module commence par deux entre-nœuds (EN) très courts, correspondant à deux pré-feuilles généralement nommées α et β . Le module se prolonge par des entre-nœuds plus longs, qui diminuent par la suite. La ramification s'effectue en général en haut du module, sur les derniers entre-nœuds (ramification acrotone).
- que la taille des modules augmente globalement quand on se rapproche de l'apex : ceci est cohérent avec le fait que l'individu en question est en phase de croissance.

(axe principal)



(rejet)



rejet
axe principal

2) croissance secondaire

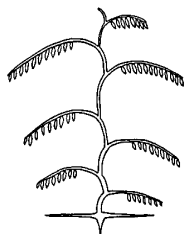
- *Description du plan ligneux*

Les prélèvements ont été réalisés sur un individu ayant un rejet : une coupe sur l'axe principal d'épaisseur 15 μm située avant le rejet, et une coupe de 20 μm à la base du rejet. Les vaisseaux conducteurs sont assez diffus, de gros diamètre et isolés. Les rayons de parenchyme restent discrets, généralement unisériés. On observe du parenchyme associé aux pores en forme de manchons, donnant des bandes claires plus ou moins ondulées alternant avec des bandes de fibres. Ces fibres possèdent une épaisse paroi.

La comparaison des coupes avant et après le départ du rejet ne permet pas de montrer des différences très importantes. Une remarque peut être faite sur la présence de couche G au niveau du rejet, visible dans les fibres, résultant probablement du redressement du sujet sur l'axe principal.

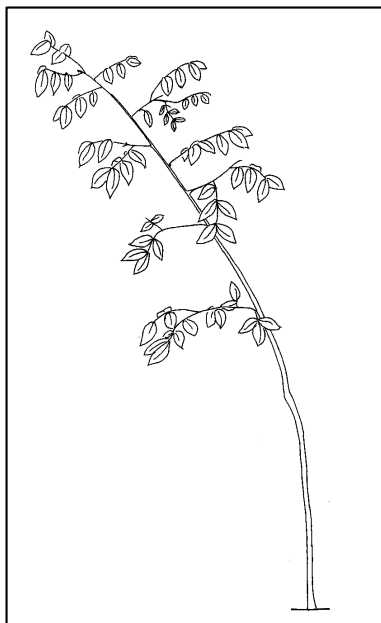
- *Rythmicité*

Mis à part la succession des bandes de parenchyme associé aux vaisseaux et les bandes de fibres de bois, pas de rythmicité notable.

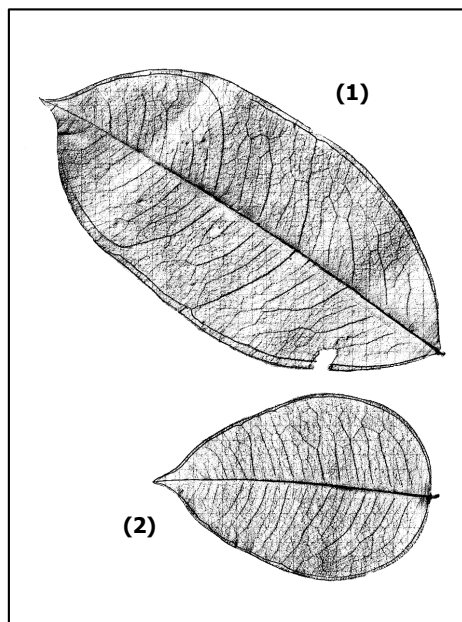


Modèle de
TROLL

Eperua grandiflora (*Caesalpinaceae*)



**Vue d'ensemble
(405 cm)**



**Détail de deux folioles
de la même feuille**

(1) : p. terminale du rachis (17 cm)

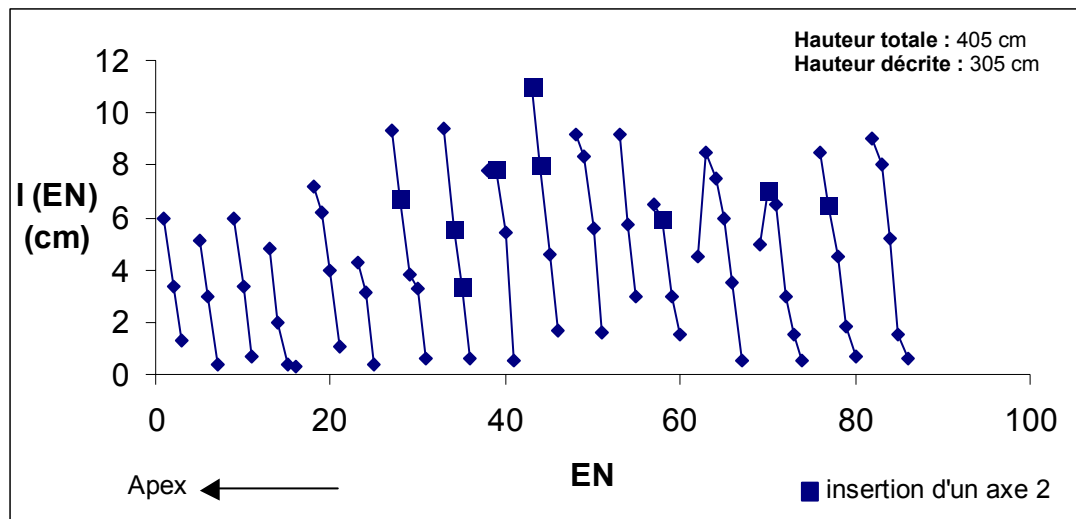
(2) : p. initiale du rachis (10 cm)

Modèle architectural		Troll	
		A1	A2
Structure	Type	sympodial	IDEM
Feuilles	Phyllotaxie	alterne spiralee 2/5	
	Taille moyenne	25 cm	
	Forme	base arrondie, sommet acuminé	
	Nervation	pennée	
	Structure	composée / paripennée	
Croissance Primaire	Modalité	rythmique	
	Durée de vie	définie par nécrose de l'apex	
	Direction	orthotrope	
Ramification	Modalité	acrotone	
	Chronologie	différée d'un module	
Symétrie	Type	radiale	
Floraison	Modalité	non observée	
	Localisation		

Eperua grandiflora (Ceasalpiniaceae)

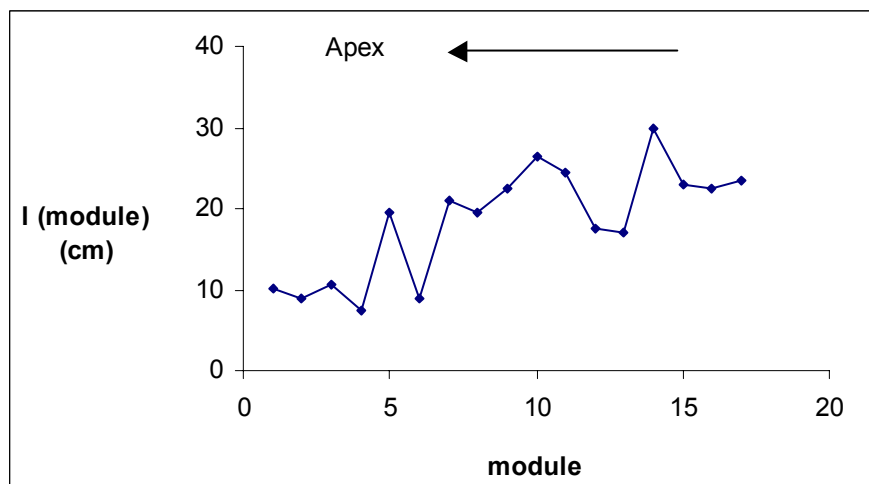
1) Croissance primaire

Eperua grandiflora appartient à la même famille que *Dicorynia guianensis*, leurs modes de croissance sont similaires. Voici la description de l'axe 1 :

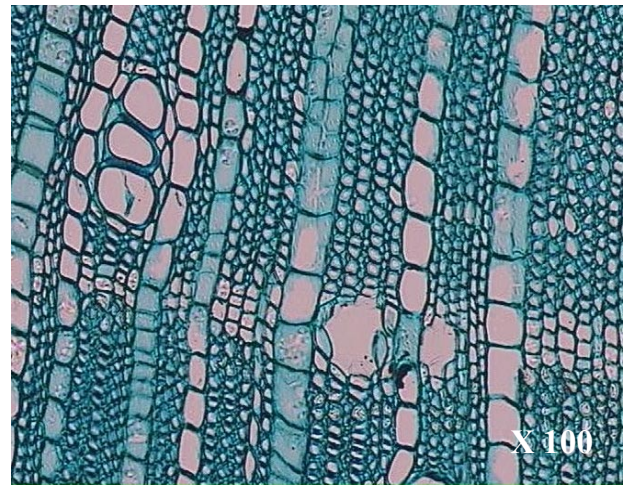


Longueur des entre-nœuds de l'axe 1

- la croissance primaire est rythmique
- les modules sont courts (de trois à six entre-nœuds maximum) et bien marqués par une série de cataphylles à chaque départ de module (non représentées sur le graphique), ce qui nous a permis une bonne lecture.
- la longueur des entre-nœuds augmente de façon linéaire au sein de chaque module
- la ramification est plutôt de type acrotone au vu des résultats.



Longueur des modules de l'axe 1



On observe sur le graphique précédent que la longueur des modules diminue quand on se rapproche de l'apex, alors que cet individu devrait être en phase de croissance : ceci est sans doute dû à un manque de lumière (arbre de sous-bois).

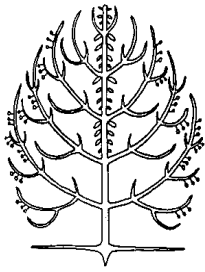
2) Croissance secondaire

- Description du plan ligneux

Les coupes de 15 μm d'épaisseur ont été réalisées à la base de l'axe principal. Les vaisseaux, en général isolés, sont en faible densité. On constate la présence de canaux sécréteurs : ces vides ne possèdent pas de paroi et sont bordés de cellules parenchymateuses plus longues. Les rayons de parenchyme, souvent 2-sériés, sont bien visibles sur la coupe par la grande taille et la forme rectangulaire de leurs cellules. Le parenchyme se présente d'une part associé aux pores en manchon étroit, et d'autre part en bandes circulaires d'une épaisseur de 2 à 4 cellules incluant de temps à autre des canaux sécréteurs. Les cellules des fibres sont toutes de structure très proche, à paroi relativement épaisse.

- Rythmicité

La présence de bande de parenchyme associé aux pores en longues ailettes découpe nettement de larges cernes. On peut cependant s'interroger sur la pertinence de ce rythme compte tenu de l'échelle d'observation. Pourtant, les canaux sécréteurs sont inclus dans les bandes parenchymateuses : ce critère pourrait être efficace dans la délimitation des cernes. Ceci est-il également le cas pour des individus plus âgés ?



Modèle de
RAUH

Cecropia obtusa (*Cecropiaceae*)

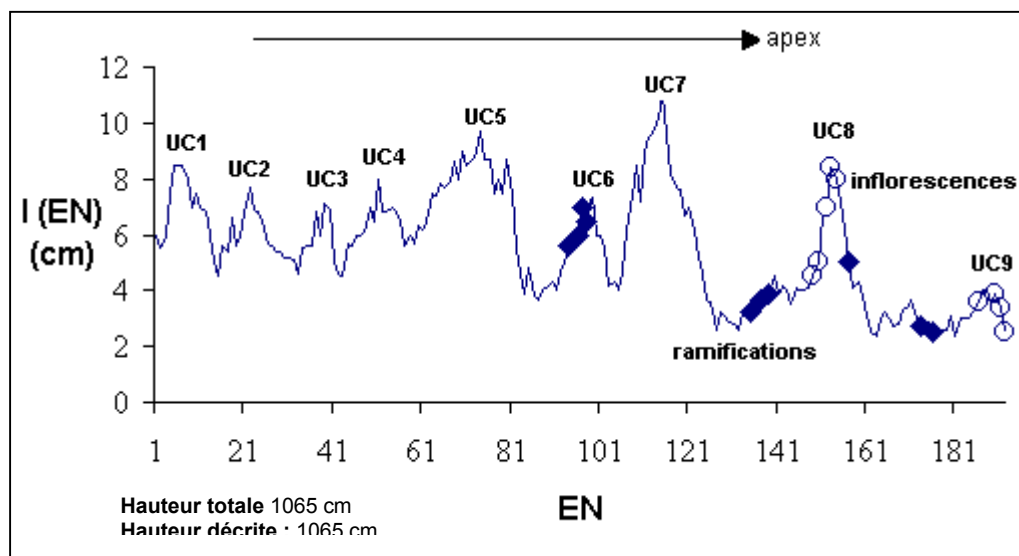


Modèle architectural		Rauh	
Structure	Type	A1	A2
		monopodial	IDEM
Feuilles	Phyllotaxie	alterne spiralée 2/5	
	Taille moyenne	70 cm	
	Forme	découpée	
	Nervation	palmée	
	Structure	entière	
Croissance Primaire	Modalité	rythmique	
	Durée de vie	indéfinie	
	Direction	orthotrope	
Ramification	Modalité	mésotone	
	Chronologie	immédiate	
Symétrie	Type	radial	
Floraison	Modalité	fertile	
	Localisation	latérale	

***Cecropia obtusa* (Cecropiaceae)**

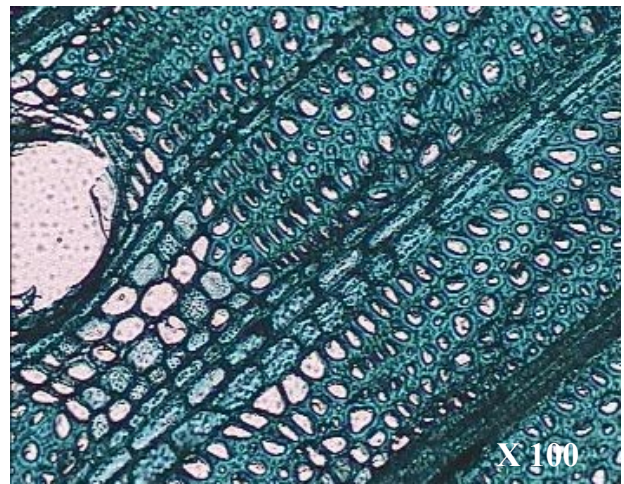
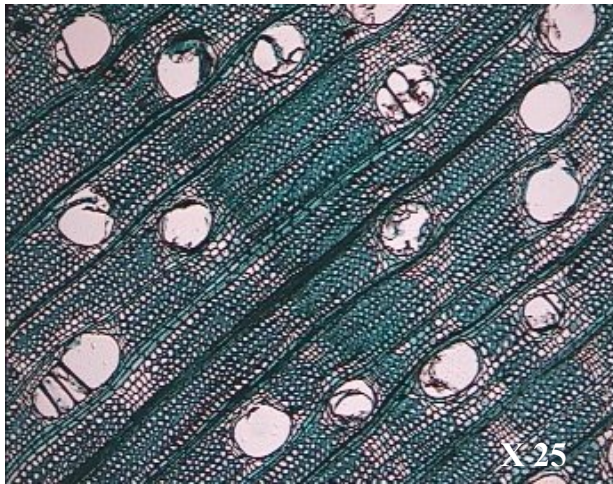
1) Croissance primaire

Les individus prélevés étaient de grande taille (environ 10 m) comparativement aux autres échantillons. Les entre-nœuds sont très facilement repérables, ce qui permet de décrire intégralement et de bas en haut l'axe 1. La croissance du *Cecropia* est monopodiale, les unités de croissance ne sont donc pas délimitées par des morts d'apex, mais par des simples ralentissements de la croissance.



On constate que :

- la croissance est rythmique
- une unité de croissance est délimitée aux deux extrémités par des entre-nœuds plus courts
- les ramifications sont très groupées de façon mésotone, et précédées par des entre-nœuds plus courts
- la floraison est elle aussi rythmique, les inflorescences sont situées au-dessus des ramifications dans l'unité de croissance.
- la dernière unité de croissance mise en place est plus courte que les autres : on peut supposer que sa mise en place et son élongation (par augmentation de la taille des cellules) sont décalées dans le temps.



2) Croissance secondaire

- *Description du plan ligneux*

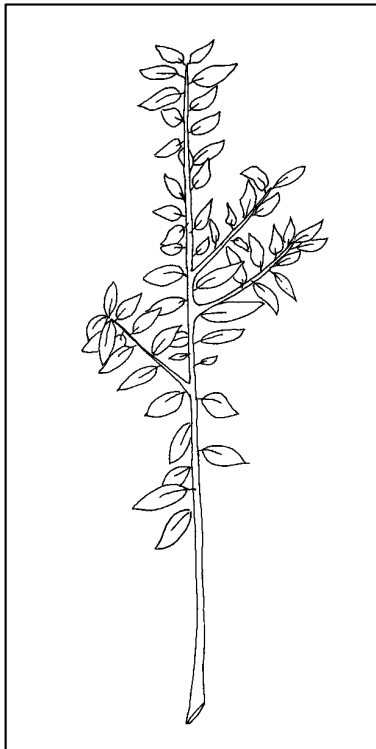
Les coupes de 20 µm d'épaisseur ont été réalisées entre deux étages de branches sur l'axe principal. Les vaisseaux, isolés mais aussi associés par deux, sont de grosse taille et disposés régulièrement dans le plan ligneux. Les rayons de parenchyme sont 2 à 3-sériés à structure hétérogène. Le parenchyme associé aux pores est en forme de manchon étroit et en losange. On constate une répartition hétérogène des fibres : certaines cellules à paroi plus épaisse se concentrent en une bande contrastant assez nettement avec de larges zones de cellules à paroi plus fine.

- *Rythmicité*

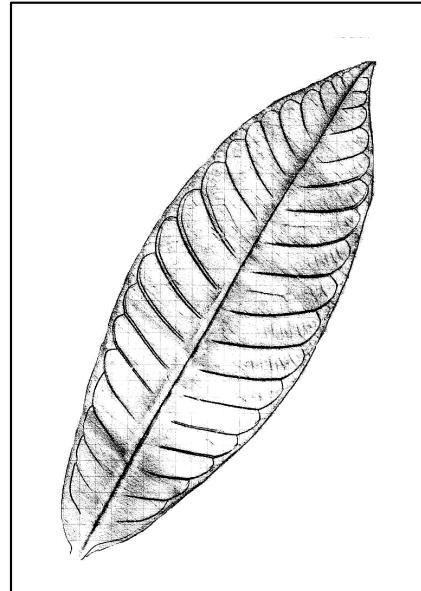
Des cernes assez nets apparaissent, limités par un accroissement de la taille de la paroi des fibres s'arrêtant brusquement. Ces zones denses sont soulignées par un raccourcissement des cellules des rayons, visible sur des cernes concentriques.

Des cernes sont également visibles à l'œil nu sur une coupe macroscopique poncée (cf. illustration page 4).

Mahurea sp.
(*Clusiaceae*)



Vue d'ensemble
(rejet de 296 cm)



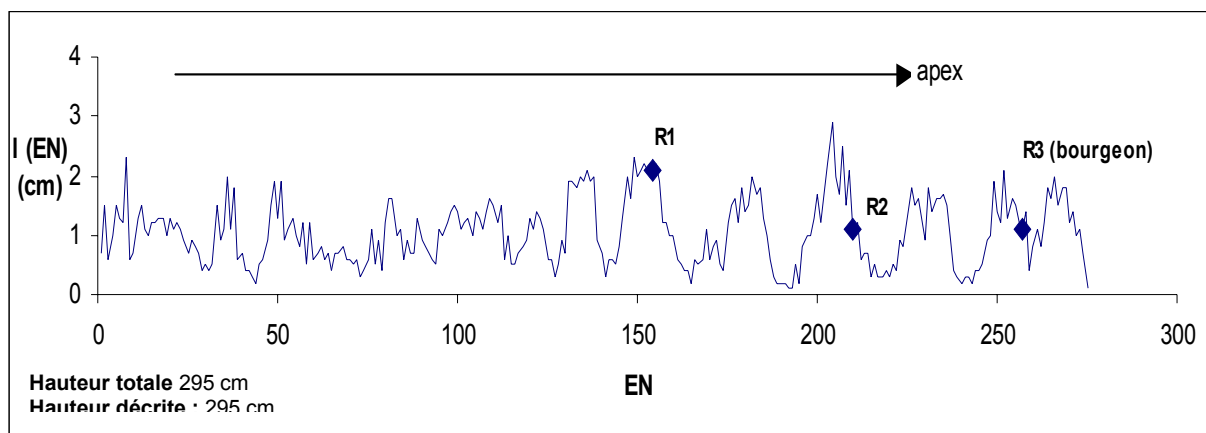
Détail d'une feuille
(18 cm)

Modèle architectural		indéterminé	
		A1	A2
Structure	Type	monopodial	IDEM
Feuilles	Phyllotaxie	alterne spiralée 2/5	
	Taille moyenne	25*10 cm	
	Forme	simple	
	Nervation	I et II marquée	
	Structure	entière	
Croissance Primaire	Modalité	rythmique	
	Durée de vie	indéfinie	
	Direction	orthotrope	
Ramification	Modalité	acrotone	
	Chronologie	différée	
Symétrie	Type	radiale	
Floraison	Modalité	non observée	
	Localisation		

***Mahurea* sp. (Clusiaceae)**

1) Croissance primaire

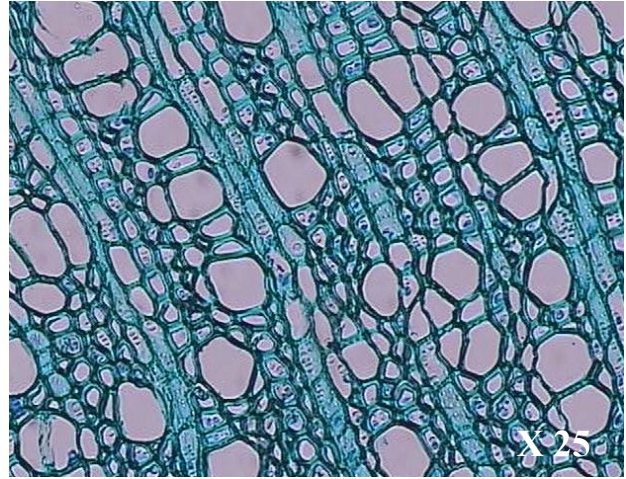
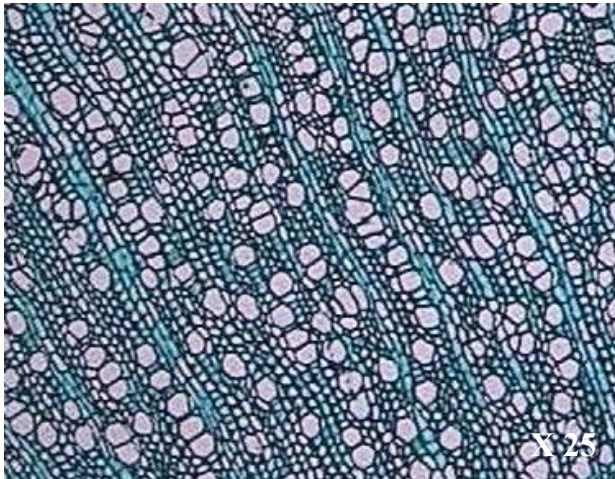
Mahurea fait figure d'exception parmi les Clusiacées : ce genre présente des feuilles alternes spiralées, stipulées alors que celle de *Clusia* sont opposées et non stipulées. De même, *Mahurea* n'a pas le latex jaune caractéristique des autres Clusiacées. Cette espèce a une croissance monopodiale indéfinie, comme chez le *Cecropia* : il n'y a donc pas de croissance en modules, mais uniquement des ralentissements à intervalles réguliers. L'individu présenté ci-dessous a été décrit entièrement :



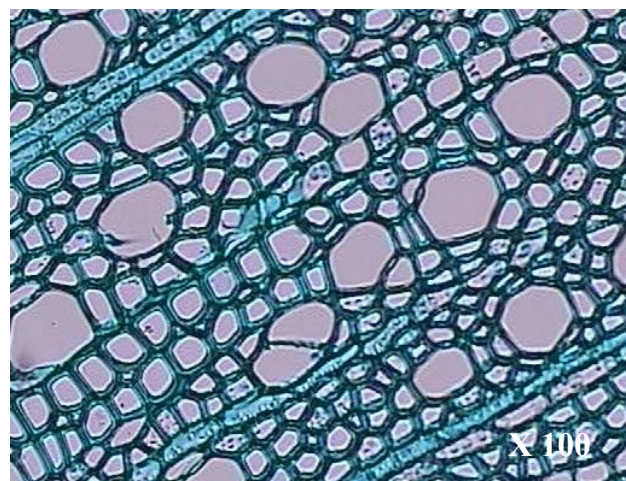
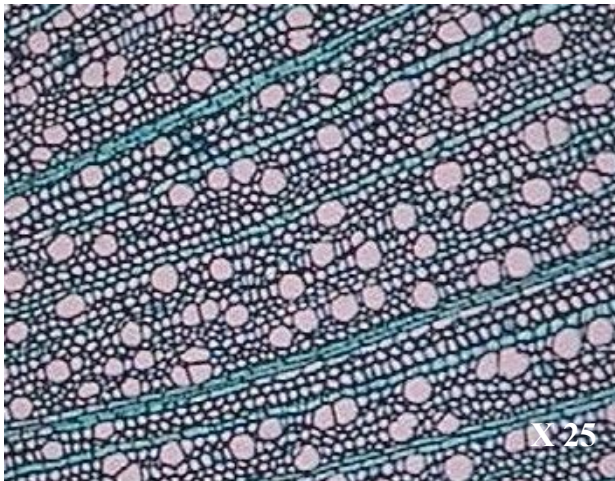
Description de l'axe 1

- on constate que la croissance est rythmique
- la ramification semble plutôt acrotone
- les entre-nœuds sont très courts (en moyenne 1 cm)

(arbre)



(rejet)



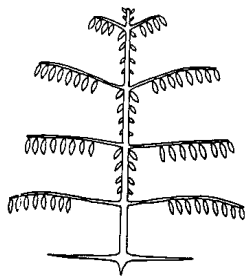
2) Croissance secondaire

- *Description du plan ligneux*

Les coupes de 15 µm d'épaisseur ont été réalisées à la base de l'axe principal d'un jeune arbre et d'un rejet. Ces deux entités ne présentent pas de différences. Les vaisseaux, isolés mais aussi agrégés en filets de 4 à 8 pores, sont en forte densité. Les rayons de parenchyme sont 3 à 4-sériés, et comptent des cellules souvent très allongées. Le parenchyme est difficilement discernable du reste des éléments. Les cellules des fibres sont toutes de structure très proche, conférant un aspect très homogène à la coupe.

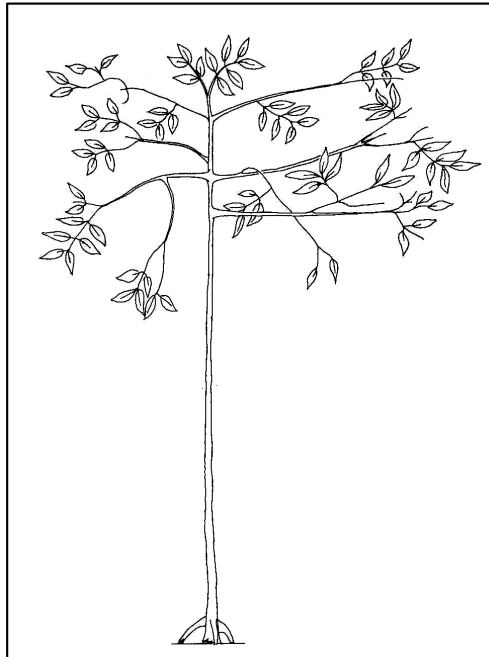
- *Rythmicité*

Pas de rythmicité notable.

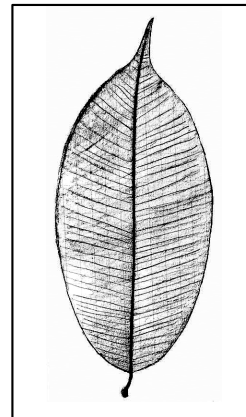


Modèle de
MASSART

Symphonia globulifera (*Clusiaceae*)



Vue d'ensemble
(285 cm)



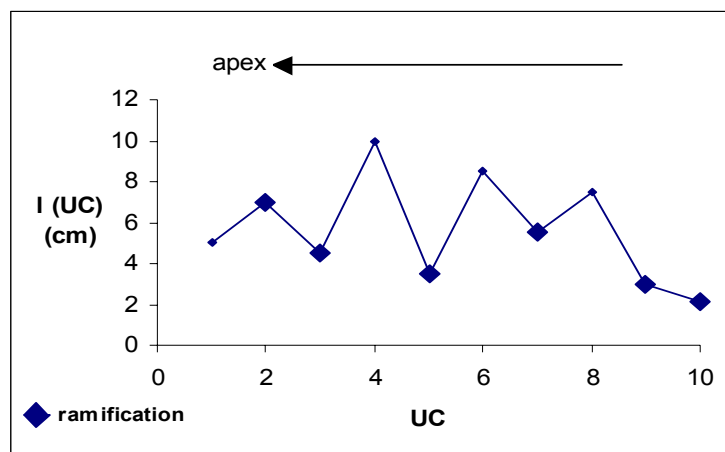
Détail d'une feuille
(14 cm)

Modèle architectural		Massart		
		A1	A2	A3
Structure	Type	monopodial		
Feuilles	Phyllotaxie	opposée décussée	opposée décussée, ramenée dans un plan par torsion de l'axe	IDEM
	Taille moyenne	12*4 cm		
	Forme	simple, acuminée		
	Nervation	I très marquée, II très discrète		
	Structure	entière		
Croissance Primaire	Modalité	rythmique		
	Durée de vie	indéfinie		
	Direction	orthotrope	plagiotrope	
Ramification	Modalité	acrotone	mésotone	
	Chronologie	immédiate		
Symétrie	Type	radiale	bilatérale	
Floraison	Modalité	non observée		
	Localisation			

***Symphonia globulifera* (Clusiaceae)**

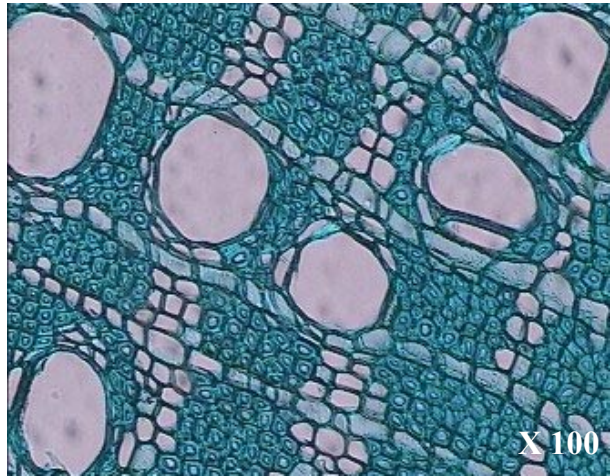
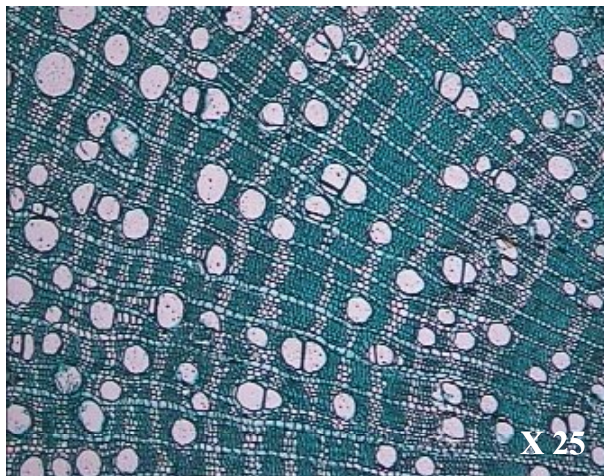
1) Croissance primaire

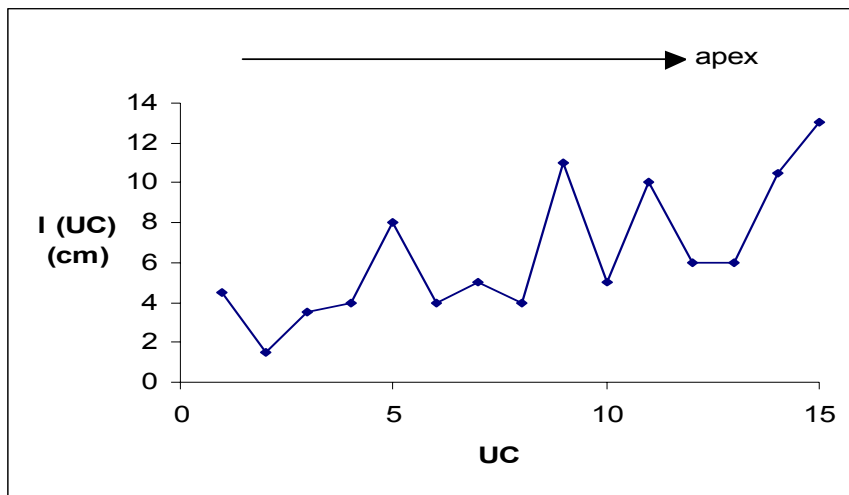
Cette Clusiacée a une croissance monopodiale. Les cicatrices de feuilles n'étant pas bien visibles, les entre-nœuds n'ont pas pu être mesurés. On s'est donc limité au repérage des unités de croissance, bien visibles par la présence de cicatrices de cataphylles très rapprochées.



Description des UC de la partie terminale de l'axe 1

- on observe curieusement une alternance entre des unités de croissance courtes et des unités de croissance longues. Cette alternance s'est retrouvée chez les trois sujets étudiés, ainsi que chez d'autres espèces : on pourrait imaginer qu'elle correspond à l'alternance des saisons sèches et humides, aux conditions de croissance différentes. Nous n'avons pas d'éléments pour vérifier cette hypothèse, agréable pour nos esprits marqués par la rythmicité des saisons des milieux tempérés.
- les rameaux semblent être portés par les unités de croissance les plus courtes : peut-être y a-t-il un lien de cause à effet : l'énergie utilisée pour mettre en place une ramification n'étant pas utilisée pour l'élongation de l'unité de croissance.





Description des UC d'un rameau (inséré sur l'UC n°7)

- la description de ce rameau nous présente comme sur l'axe 1 une alternance d'unité de croissance longues et courtes.

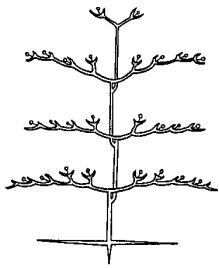
2) Croissance secondaire

- *Description du plan ligneux*

Les coupes de 20 μm d'épaisseur ont été réalisées sur la 4^{ème} unité de croissance depuis l'apex, sur l'axe principal. Les vaisseaux, isolés mais aussi associés par deux, ont un diamètre très important. Les rayons de parenchyme sont unisériés, et comptent des cellules assez allongées. Le parenchyme juxtavasculaire est disposé en manchons aliformes se prolongeant circulairement. Les fibres sont toutes de structure très proche, à parois très épaisses, contrastant avec les bandes de parenchyme.

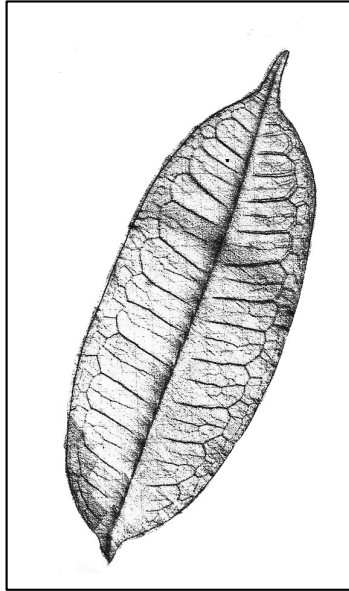
- *Rythmicité*

Pas de rythmicité notable.



Modèle de
PREVOST

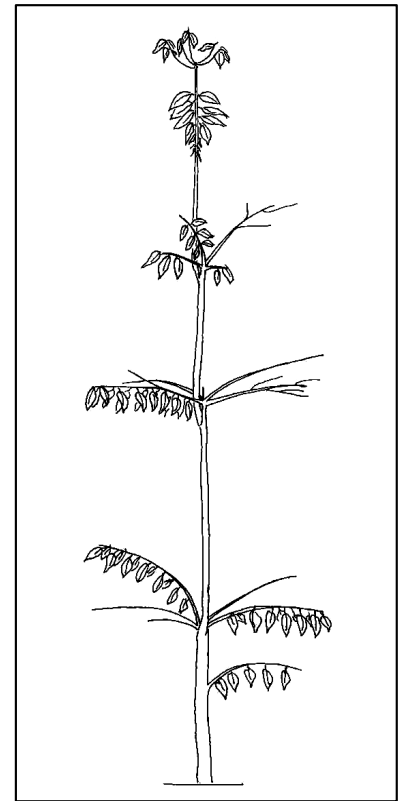
Mabea speciosa (*Euphorbiaceae*)



Détail d'une feuille
(14 cm)



Ramification et
départ d'un module



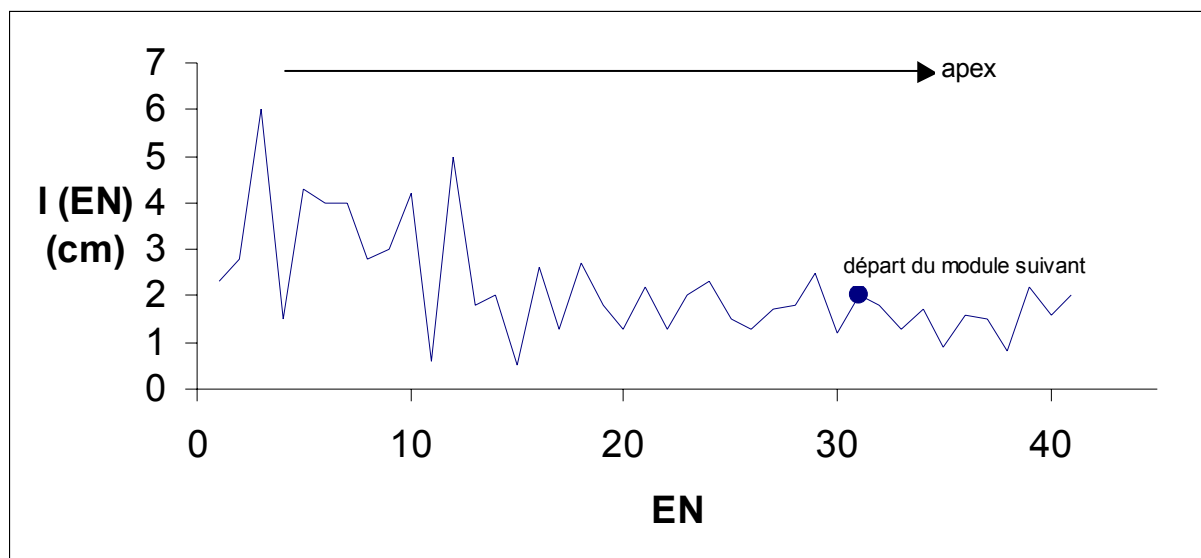
Vue d'ensemble
(310 cm)

Modèle architectural		Prevost	
		A1	A2
Structure	Type	sympodial	
Feuilles	Phyllotaxie	alterne spiralée	alterne distique
	Taille moyenne	15 cm	
	Forme	simple, acuminée	
	Nervation	nervures II se rejoignant avant la base	
	Structure	entière	
Croissance Primaire	Modalité	rythmique, par modules	
	Durée de vie	définie	
	Direction	orthotrope	plagiotrope
Ramification	Modalité	acrotone	
	Chronologie	différée	immédiate
Symétrie	Type	radial	bilatéral
Floraison	Modalité	non observée	
	Localisation		

***Mabea speciosa* (Euphorbiaceae)**

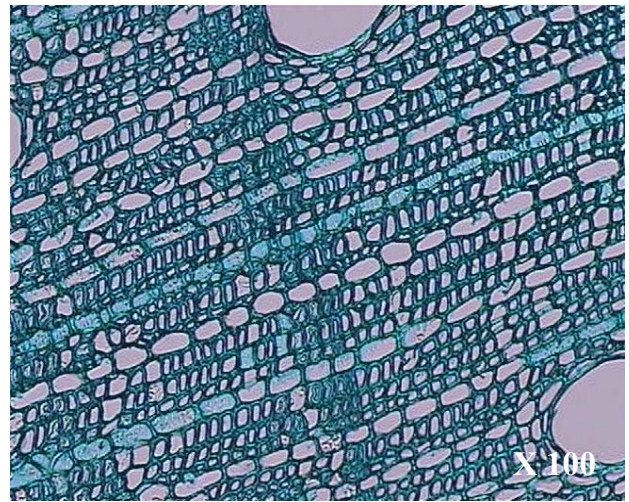
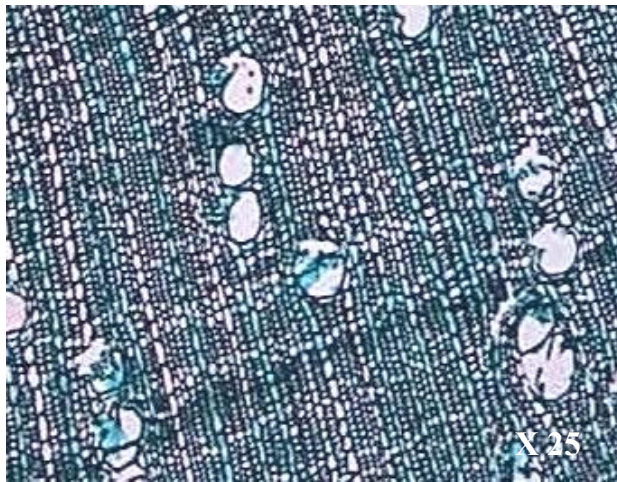
1) Croissance primaire

Cette espèce a une croissance sympodiale. La mise en place de la tige a lieu de la façon suivante : croissance orthotrope, ramification immédiate acrotone, puis nécrose d'apex, enfin mise en place d'un relais par ramification différée qui engendre un nouveau module. On reconnaît là le modèle architectural de Prévost. Voici le détail des entre-nœuds au sein d'un module de croissance sur un arbre de grande taille (4,60 m) :



Détail d'un module

- on n'observe pas de rythmicité au sein d'un module
- par contre, on peut diviser le module en une première partie à entre-nœuds longs, et une deuxième à entre-nœuds plus courts qui porte la ramification.



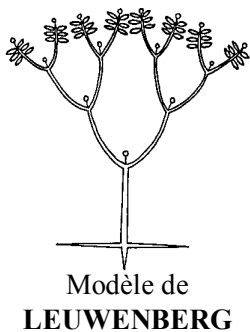
2) Croissance secondaire

- *Description du plan ligneux*

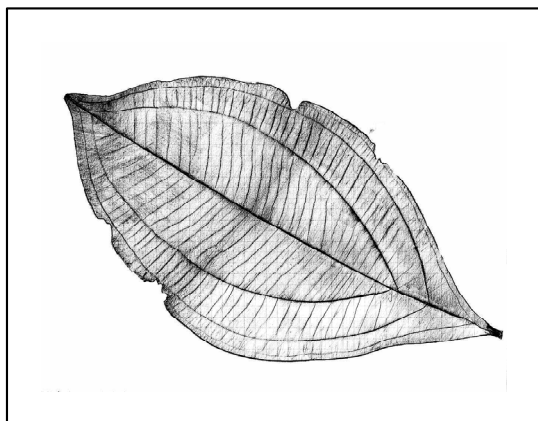
Les coupes de 15 µm d'épaisseur ont été réalisées sur le 4^{ème} module de l'axe principal. Les vaisseaux sont peu nombreux et généralement solitaires. Les rayons de parenchyme, unisériés, sont très nombreux et de structure hétérogène. Le parenchyme s'associe autour des pores en manchons très étroits. Les cellules des fibres sont toutes de structure très proche, parfois plus densément regroupés en fines bandes circulaires.

- *Rythmicité*

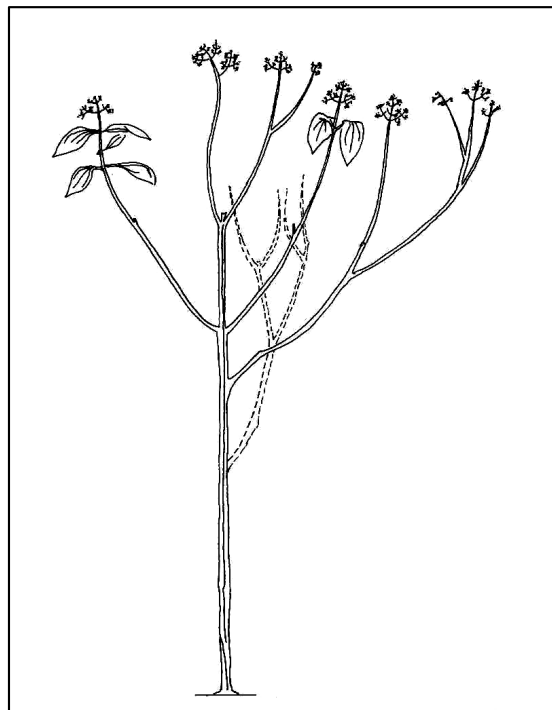
Malgré la présence de zones plus denses à certains endroits, aucun cerne net ne peut être défini.



Miconia alata (*Melastomaceae*)



**Détail d'une feuille
(14 cm)**



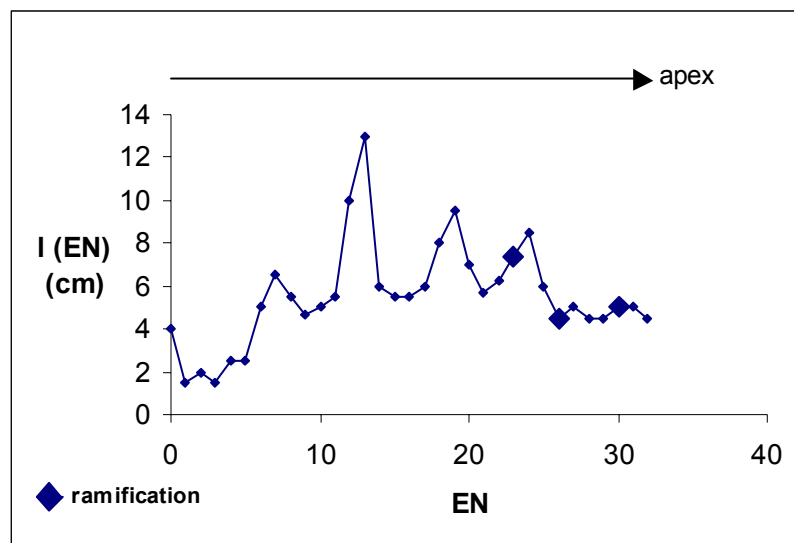
**Vue d'ensemble
(266 cm)**

Modèle architectural		Leeuwenberg		
Structure	Type	A1	A2	A3
		monopodial devenant sympodial	Relais de A1	
Feuilles	Phyllotaxie	opposée-décussée	IDEM	IDEM
	Taille moyenne	20*12 cm		
	Forme	simple, elliptique		
	Nervation	pennée, scalariforme		
	Structure	entière		
Croissance Primaire	Modalité	rythmique		
	Durée de vie	définie, par floraison terminale		
	Direction	orthotrope		
Ramification	Modalité			
	Chronologie	immédiate		
Symétrie	Type	radiale		
Floraison	Modalité	fertile		
	Localisation	terminale		

***Miconia alata* (Melastomaceae)**

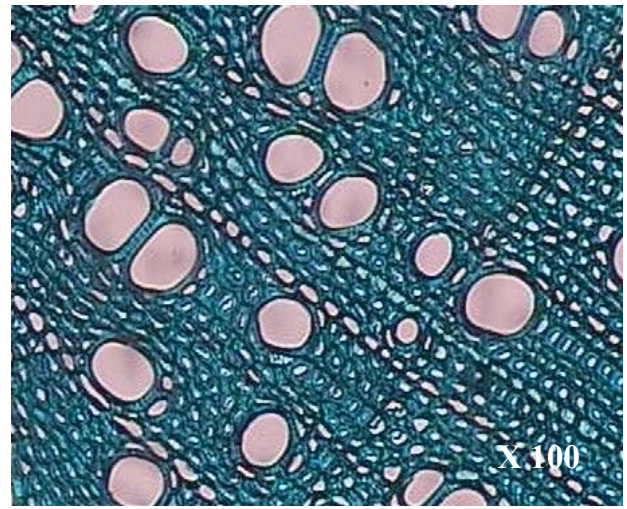
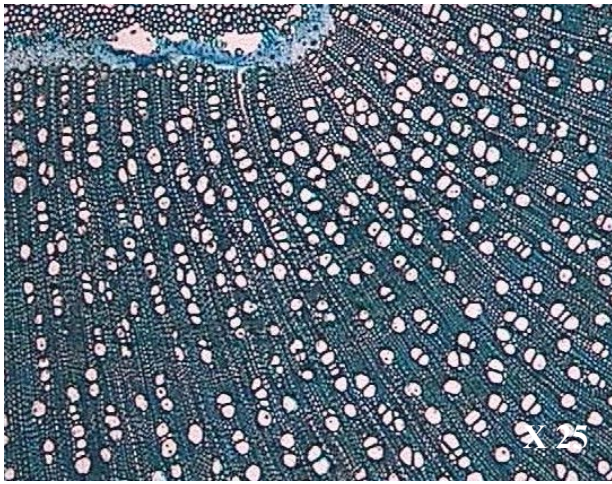
1) Croissance primaire

Cette espèce a une croissance définie par mort de l'apex (inflorescence terminale) suivie d'une ramification immédiate opposée décussée, ce qui lui donne cet aspect dichotomique caractéristique du modèle de Leeuwenberg. La ramification peut avoir lieu sans qu'il y ait eu mort d'apex. C'est le cas pour l'individu décrit ci-dessous :



Description de l'axe 1

- on observe un rythme dans la longueur des entre-nœuds



2) Croissance secondaire

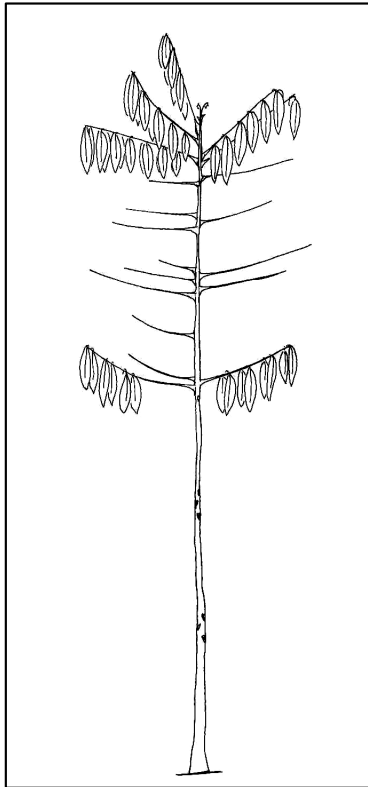
- *Description du plan ligneux*

Les coupes de 20 µm d'épaisseur ont été réalisées sur la 5^{ème} UC, vers la base de l'axe principal. Les vaisseaux, associés par deux, sont en forte densité. Les rayons de parenchyme sont 1 à 2-sériés, et comptent des cellules ovales. Le parenchyme associé aux pores est difficilement discernable du reste des éléments. Les cellules des fibres ont une épaisse paroi, se regroupant en bandes plus denses.

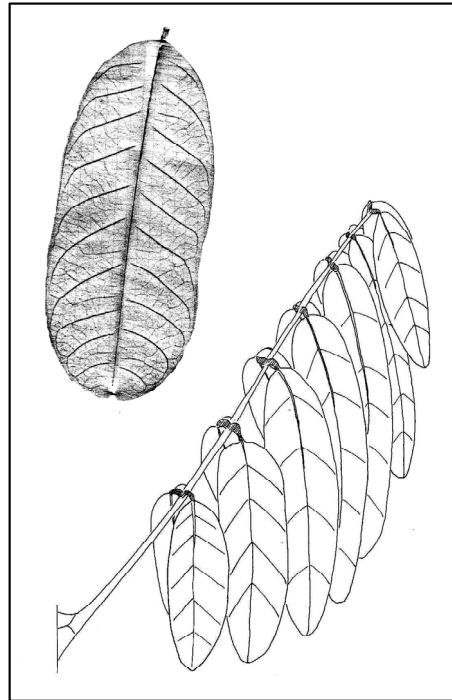
- *Rythmicité*

La rythmicité est due à la présence de fibres à lumen plus étroit et à paroi plus épaisse formant une zone plus dense.

Carapa procera
(*Meliaceae*)



**Vue d'ensemble
(460 cm)**



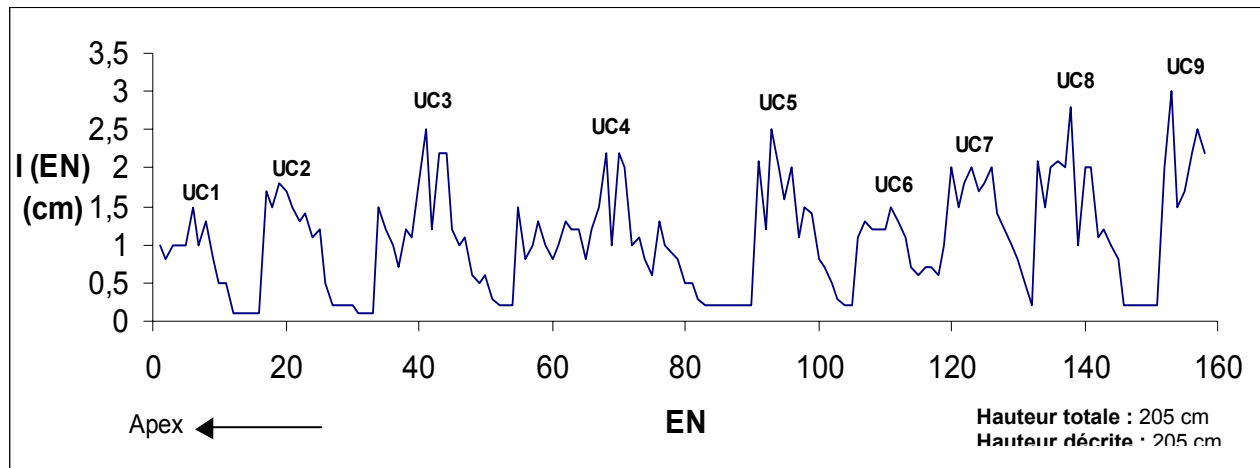
**Détail : feuille (55 cm)
et foliole (16 cm)**

Modèle architectural		indéterminé	
		A1	A2
Structure	Type		<div style="border: 1px solid black; padding: 2px; text-align: center;">IDEM</div>
Feuilles	Phyllotaxie	alterne-spiralée 3/8	
	Taille moyenne	60cm (rachis)	
	Forme	folioles oblongs	
	Nervation	pennée	
	Structure	composée, paripennée	
Croissance Primaire	Modalité	rythmique	
	Durée de vie	indéfinie	
	Direction	orthotrope	
Ramification	Modalité	indéterminée	
	Chronologie	différée de 1UC	
Symétrie	Type	radiale	
Floraison	Modalité	non observée	
	Localisation		

***Carapa procera* (Meliaceae)**

1) Croissance primaire

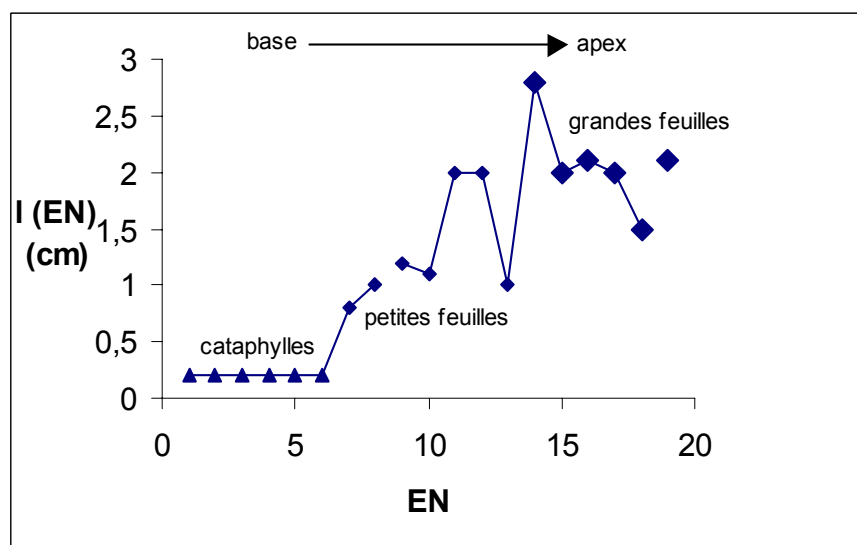
Le *Carapa* a une croissance monopodiale indéfinie, on observe donc uniquement des ralentissements de la croissance, associés à la présence de cataphylles, ce qui permet de délimiter les unités de croissance.



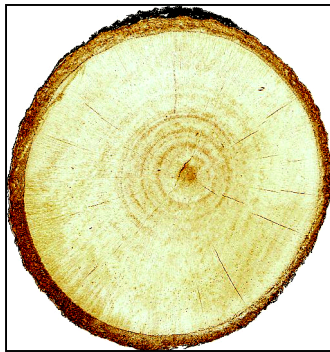
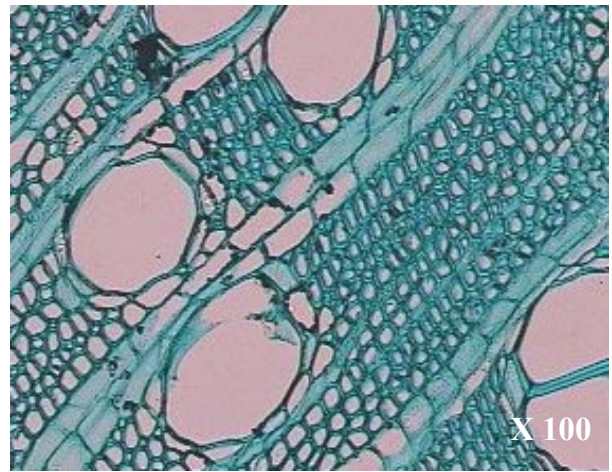
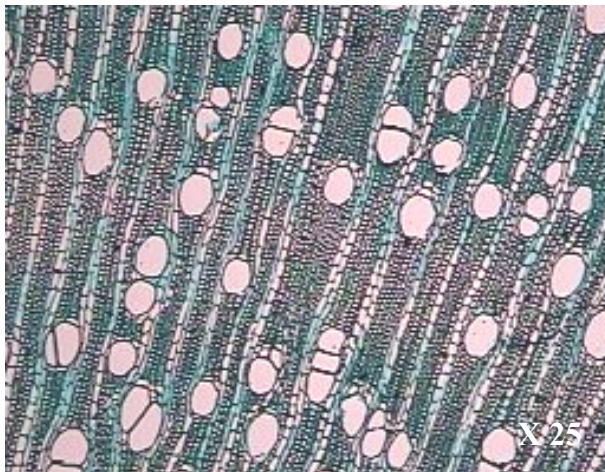
Description de l'axe 1

- Seul un des individus étudiés présentait un rameau : nous ne pouvons donc caractériser de manière fiable la modalité de ramification.
- entre les UC 6, 7 et 8, les cataphylles n'ont pas été observées, mais elles sont sûrement présentes

Observons plus en détail la structure d'une unité de croissance :



Détail d'une Unité de Croissance (UC n°8)



Coupe à la base, Ø 4,5 cm

- chaque UC se divise en trois parties : une série de cataphylles, une série de petites feuilles, puis une série de grandes feuilles
- il y a une bonne corrélation entre la taille des feuilles et la taille des entre-nœuds.

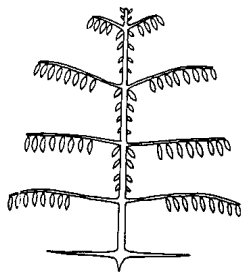
2) Croissance secondaire

- *Description du plan ligneux*

Les coupes de 15 µm d'épaisseur ont été réalisées sur la 6^{ème} unité de croissance, comptées depuis l'apex. Les vaisseaux sont de très grosse taille, isolés ou parfois accolés par deux. Les rayons de parenchyme sont 2-sériés et plutôt hétérogènes quant à leur structure. Le parenchyme associé aux pores est en manchon très étroit et circulaire autour du pore. Les fibres présentent une structure hétérogène : certaines cellules regroupées plus ou moins en bandes ont une paroi cellulosique plus épaisse.

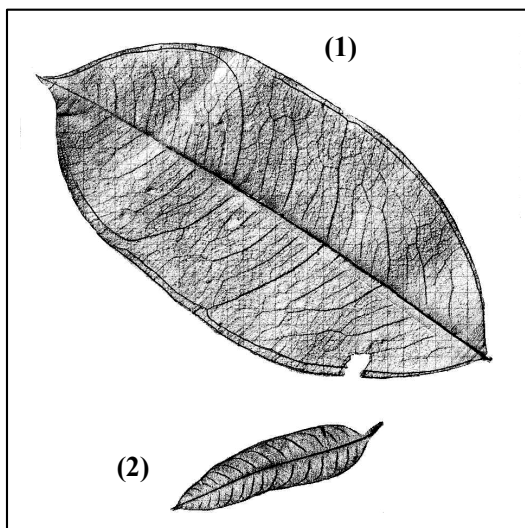
- *Rythmicité*

La présence de bandes de fibres plus dense, à paroi épaisse, pourrait marquer la présence de cernes. Ceci peut-être confirmé par les observations à la loupe binoculaire sur rondelle de bois poncé, mettant en évidence l'alternance de ces bandes plutôt sombres avec des bandes claires. Les pores semblent par ailleurs être plus nombreux et plus gros au niveau de ces bandes sombre.



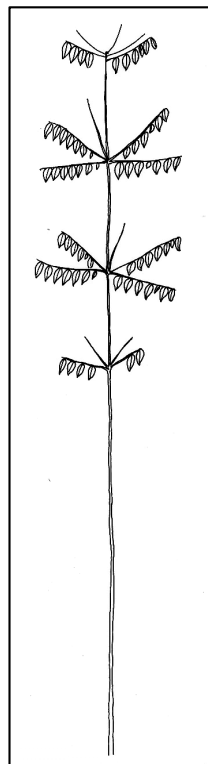
Modèle de
MASSART

Virola michelii (*Myristicaceae*)



Détails de feuilles prélevées
sur la même branche

(1) : 15 cm, (2) : 7 cm



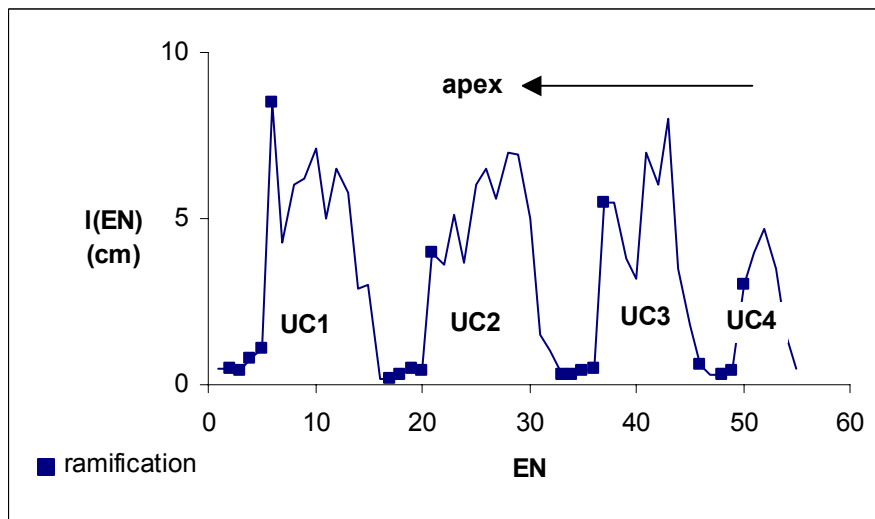
Vue d'ensemble
(323 cm)

Modèle architectural		Massart	
		A1	A2
Structure	Type	monopodial	
Feuilles	Phyllotaxie	spiralee 2/5	alterne distique
	Taille moyenne	5*3 cm	14*5 cm / 5*1,5 cm
	Forme	elliptique	
	Nervation	pennée	
	Structure	simple	
Croissance Primaire	Modalité	rythmique	
	Durée de vie	indéfinie	
	Direction	orthotrope	plagiotrope
Ramification	Modalité	acrotone	
	Chronologie	immédiate	
Symétrie	Type	radiale	bilatérale
Floraison	Modalité	non observée	
	Localisation		

Virola michelii (Myristicaceae)

1) Croissance primaire

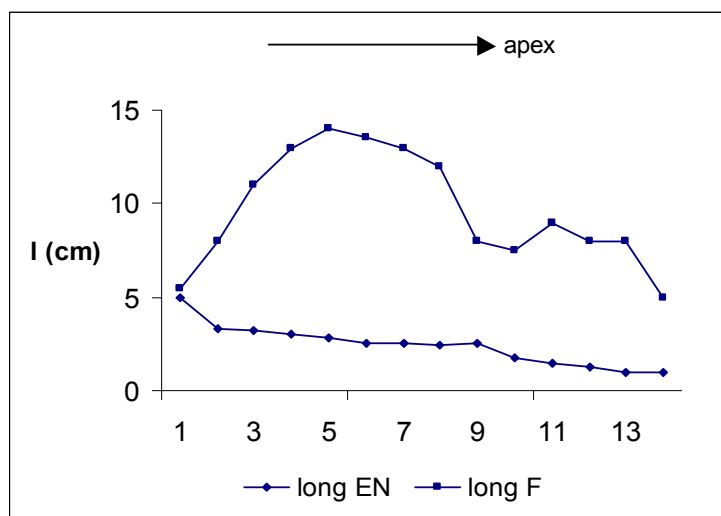
Cette Myristicacée a une croissance monopodiale indéfinie. Elle met en place un axe 1 orthotrope et des ramifications étagées plagiotropes : on reconnaît là le modèle de Massart.



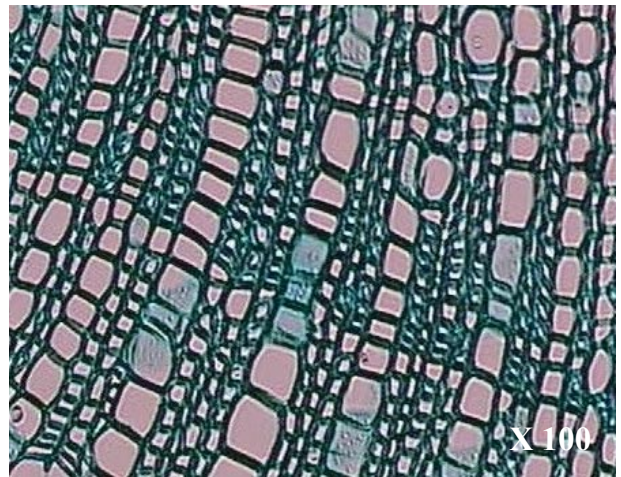
Description des entre-nœuds sur l'axe 1

- la rythmicité est très marquée
- les rameaux sont toujours situés au niveau des entre-nœuds courts, sauf le rameau le plus bas (le premier mis en place) qui est porté par le dernier entre-nœud long de l'unité de croissance.

Nous avons cherché également à analyser les rythmes au sein des rameaux en mesurant la longueur des entre-nœuds ainsi que la longueur des feuilles :



Longueur des entre-nœuds et des feuilles sur un rameau



- on remarque que ce rameau comporte deux unités de croissance
- la longueur des feuilles semble être une grandeur beaucoup plus significative que la longueur des entre-nœuds pour marquer le rythme dans les rameaux de cette espèce.

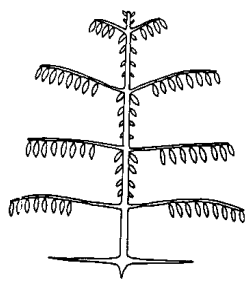
2) Croissance secondaire

- *Description du plan ligneux*

Les coupes de 20 μm d'épaisseur ont été réalisées à la base de l'axe principal. Les vaisseaux sont difficiles à voir par rapport à la taille des cellules des rayons de parenchyme. En effet, les rayons de parenchyme comportent de grosses cellules carrées, unisériés, à taille cependant hétérogène. Le parenchyme associé est difficile à déceler. Les fibres ont une paroi assez épaisse de forme rectangulaire. On constate une répartition hétérogène : certaines cellules à paroi plus épaisse se concentrent en une bande contrastant assez nettement avec de larges zones de cellules à paroi plus fine.

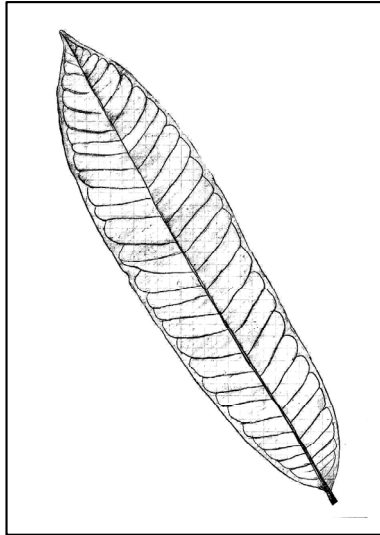
- *Rythmicité*

Des cernes nets apparaissent, limités par un accroissement de la taille de la paroi des cellules de fibre s'arrêtant brusquement. Ces zones denses sont soulignées par un raccourcissement des cellules des rayons, visible sur des cernes concentriques.

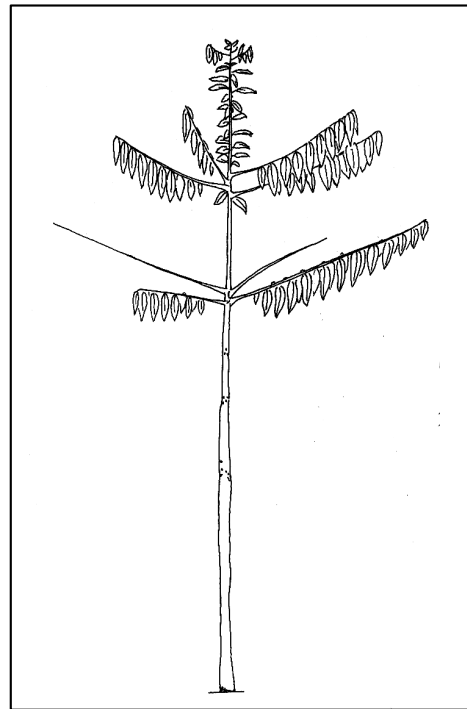


Modèle de
MASSART

Virola surinamensis (*Myristicaceae*)



Détail d'une feuille
(23 cm)



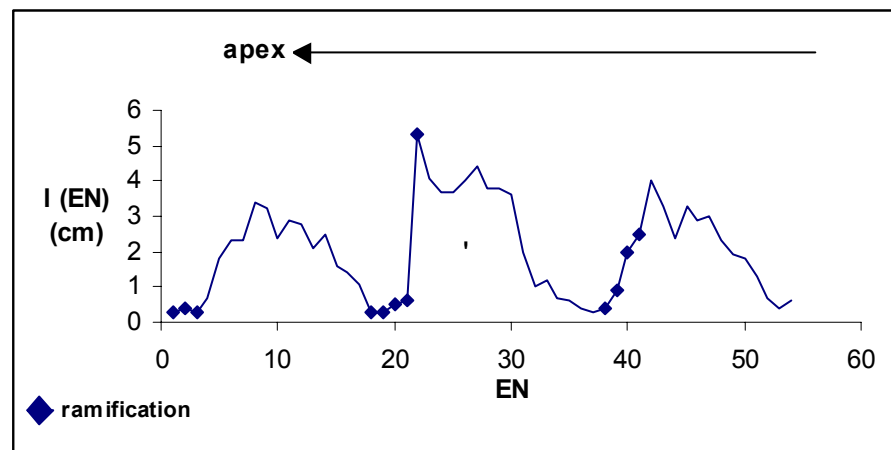
Vue d'ensemble
(405 cm)

Modèle architectural		Massart	
		A1	A2
Structure	Type	monopodial	
Feuilles	Phyllotaxie	spiralée 2/5	alterne distique
	Taille moyenne	5*3 cm	20*7 cm
	Forme	linéaire	
	Nervation	pennée	
	Structure	simple	
Croissance Primaire	Modalité	rythmique	
	Durée de vie	indéfinie	
	Direction	orthotrope	plagiotrope
Ramification	Modalité	acrotone	
	Chronologie	immédiate	
Symétrie	Type	radiale	bilatérale
Floraison	Modalité	non observée	
	Localisation		

***Virola surinamensis* (Myristicaceae)**

1) Croissance primaire

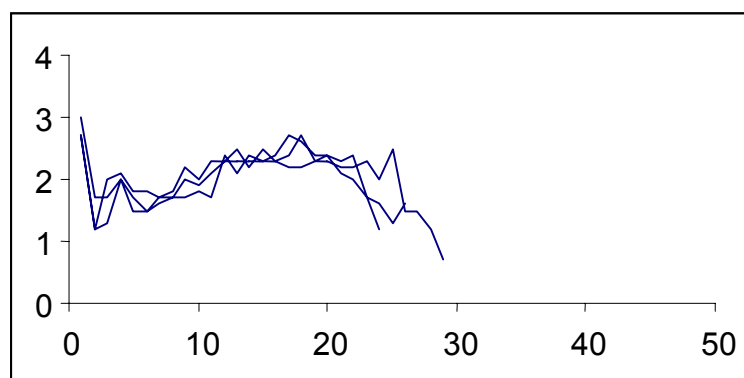
Cette autre espèce de *Virola* suit également le modèle architectural de Massart. On observe le même type de croissance :



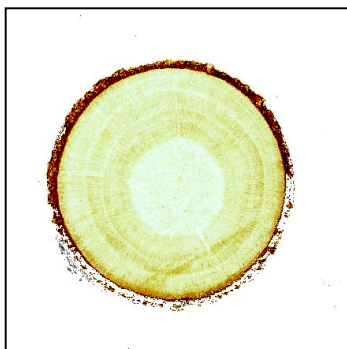
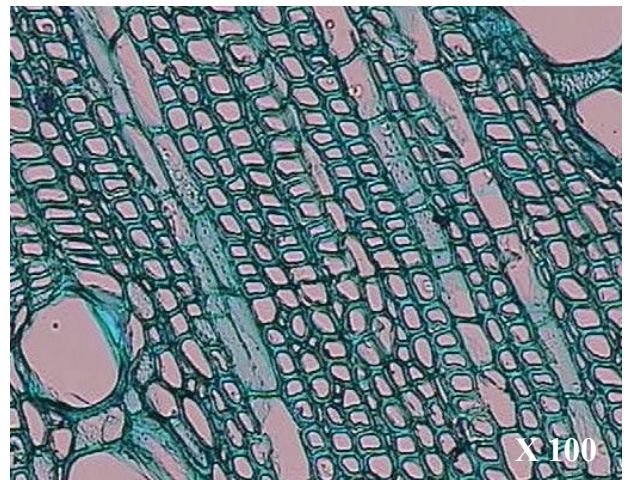
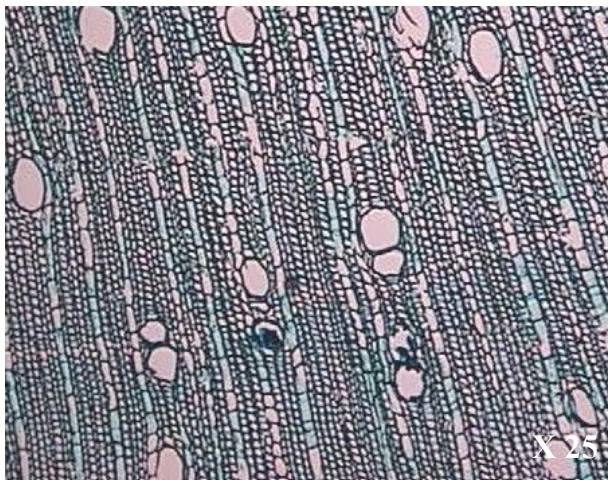
Description de l'axe 1

- les rythmes observés sont là encore très marqués
- on retrouve exactement le même schéma que pour *Virola michelii*, avec une ramification au niveau des entre-nœuds les plus courts.

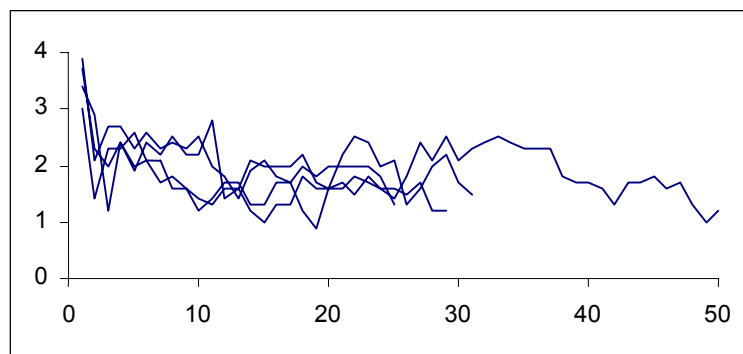
L'analyse des entre-nœuds sur les rameaux nous donne les résultats suivants :



Description des 3 rameaux du premier verticille (de la base vers l'apex)



Coupe entre deux limites d'UC, Ø 2,7 cm



Description des 3 rameaux du premier verticille (de la base vers l'apex)

- on observe une succession des entre-nœuds d'une similitude étonnante au sein d'un même verticille : les rameaux semblent donc parfaitement synchronisés entre eux, ce que l'on n'observe pas systématiquement chez d'autres espèces.
- chaque rameau commence par un entre-nœud très long, témoin d'une ramification immédiate

2) Croissance secondaire

- Description du plan ligneux

Les coupes de 20 μm d'épaisseur ont été réalisées sur la 6^{ème} unité de croissance, vers la base de l'axe principal. Les vaisseaux, isolés mais aussi associés par deux, sont en faible densité. Les rayons de parenchyme sont 1 à 2-sériés et comptent des cellules souvent très allongées (équivalent à 4 ou 5 cellules de fibre). Le parenchyme est difficilement discernable du reste des éléments. Les cellules des fibres sont toutes de structure très proche, conférant un aspect très homogène à la coupe.

- Rythmicité

Pas de rythmicité notable à l'observation de la coupe anatomique. Cependant, on constate une alternance de bandes claires et de bandes plus foncées sur une coupe poncée (cf. ci-contre).

DISCUSSION

Pour la plupart des espèces étudiées nous avons pu mettre en évidence des rythmes dans la croissance primaire. En ce qui concerne la croissance secondaire, seules quelques espèces (*Eperua grandiflora*, *Cecropia obtusa*, *Miconia alata*, *Carapa procera*, *Virola michelii* et *Virola surinamensis*) présentent des structures anatomiques suggérant que l'accroissement en diamètre s'est déroulé de façon rythmée. Cette absence de marqueurs anatomiques de la croissance secondaire est assez fréquente chez des sujets jeunes, tels que ceux que nous avons prélevés. Les rythmes sont plus ou moins marqués selon les espèces, et diffèrent parfois légèrement selon les individus décrits au sein de chaque espèce.

L'étude ne permet pas de déterminer l'origine de ces rythmes (endogène et/ou exogène), tous les individus d'une même espèce ayant été prélevés au même endroit et au même moment ce qui interdit toute comparaison en termes de facteurs externes (saisons, sol, compétition avec d'autres espèces, etc.). De même, nous ne pouvons jamais donner la période temporelle de ces rythmes, car l'analyse est ponctuelle dans le temps : aucun suivi de croissance n'ayant été réalisé sur les arbres échantillons, il est impossible de savoir combien de temps a nécessité la mise en place d'un entre-nœud, d'un module ou d'une unité de croissance.

En revanche, la chronologie du développement des tiges est bien caractérisée, et nous pouvons donc confronter les rythmes de croissance primaire et secondaire, dans le but de décrire globalement la séquence des accroissements en hauteur et en épaisseur des individus prélevés.

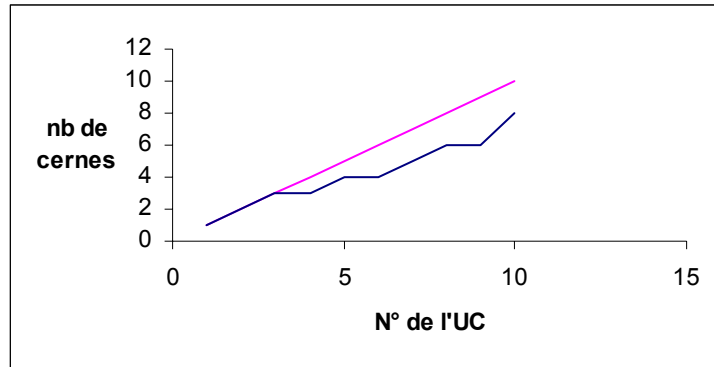
Le nombre de cernes (le terme désignant ici une structure anatomique concentrique délimitée nettement, observée sur une coupe macroscopique ou microscopique) à la base du tronc peut être comparé au nombre d'unités de croissance observées sur la tige. Pour la grande majorité des arbres de forêt tempérée, une relation de ce type est connue : une pousse annuelle (comportant éventuellement plusieurs unités de croissance) correspond à un cerne.

Dans notre cas, trois obstacles majeurs se sont présentés :

- pour beaucoup d'arbres échantillons, le nombre total d'unités de croissance primaire est inconnu, les marqueurs morphologiques de la partie inférieure de la tige ayant disparu avec l'épaississement de l'écorce (p. ex. : *Dicorynia guianensis*, *Symphonia globulifera*, etc.)
- si le nombre total d'unités de croissance est connu, il ne coïncide pas forcément avec le nombre de cernes
- même s'il y a coïncidence entre le nombre total d'unités de croissance et le nombre de cernes, la relation «1 UC = 1 cerne» reste discutable. En effet, les individus testés sont peu nombreux, et ils sont jeunes ce qui signifie qu'ils présentent peu d'unités de croissance et peu de cernes. Statistiquement nous manquons donc souvent d'éléments pour valider une telle relation.

Un moyen de vérifier cette hypothèse est d'observer les coupes transversales réalisées non plus seulement à la base de l'arbre, mais dans chaque unité de croissance. Si l'hypothèse est vraie, le nombre de cernes doit augmenter de 1 chaque fois que l'on descend d'une unité de croissance le long de la tige. Ceci n'a été possible que dans le cas des espèces pour lesquelles nous avons réalisé des coupes macroscopiques (à savoir *Cecropia obtusa*, *Carapa procera* et *Virola surinamensis*) : la durée limitée de l'étude n'a pas permis de réaliser de coupes microscopiques dans les parties supérieures des arbres échantillons.

Prenons le cas de *Carapa procera*. Pour un individu sur lequel 10 unités de croissance ont été décrites en partant de l'apex, voici le nombre de cernes (couple bande sombre + bande claire) comptés sur les coupes transversales prélevées au milieu de ces UC. La droite de pente 1 figure la relation théorique (1 UC = 1 cerne) :

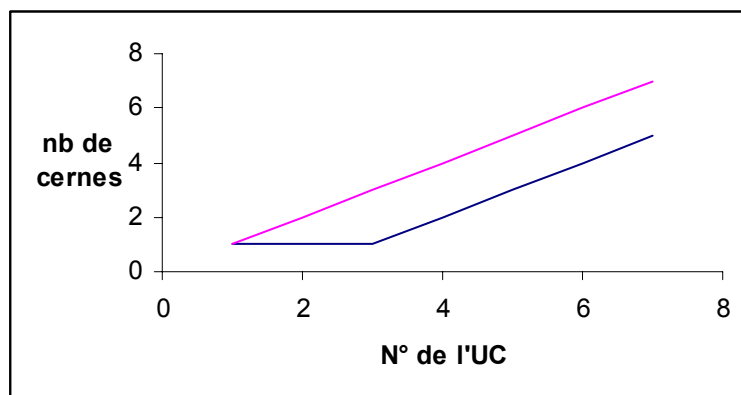


On constate que le nombre de cernes augmente de façon irrégulière, et reste inférieur au nombre d'UC. Plusieurs hypothèses pour expliquer ce décalage :

- un cerne plus discret peut ne pas être décelé lors du comptage
- une limite entre deux unités de croissance primaire peut avoir été fixée de manière abusive
- la plante peut avoir mis en place simultanément deux unités de croissance primaire pour une unité de croissance secondaire, et réciproquement.

Ceci souligne la nécessité de réaliser de telles observations au microscope afin de définir anatomiquement (et non plus qualitativement) la limite entre deux cernes. Il faudrait également prendre en compte plusieurs individus, éventuellement plus âgés.

Prenons enfin le cas de *Virola surinamensis*. Pour un individu sur lequel 7 unités de croissance ont été décrites en partant de l'apex, voici le nombre de cernes (couple bande sombre + bande claire) comptés sur les coupes transversales prélevées au milieu de ces UC. La droite de pente 1 figure la relation théorique (1 UC = 1 cerne) :



Le nombre de cernes augmente de façon régulière, avec un retard de deux unités de croissance : chez cet individu, il est possible qu'un cerne soit mis en place à chaque unité de croissance, mais qu'il augmente en épaisseur avec un retard de deux UC.

CONCLUSION

A l'issue de cette étude, nous avons constaté que même en l'absence de saisons très marquées – et contrairement aux idées reçues – les arbres de forêt guyanaise ne poussent pas nécessairement de manière uniforme : pour quasiment toutes les espèces, des rythmes de croissance primaire et secondaire sont nettement visibles. La relation entre croissance en hauteur et croissance en épaisseur reste cependant difficile à caractériser : avec notre mode opératoire, seules quelques espèces le permettent.

En effet, il est nécessaire de pouvoir observer correctement sur un même individu les unités de croissance primaires et secondaires. Or nous avons remarqué que les unités de croissance primaire deviennent rapidement très difficiles à observer avec l'épaississement des axes, tandis qu'à l'inverse, les limites de croissance secondaire ne sont observables qu'à partir d'un certain diamètre. Un compromis est donc à trouver, ce qui n'est pas toujours possible.

Dans un second temps, la connaissance du pas de temps des rythmes observés, par des suivis de croissance, nous apparaît comme une étape indispensable. Une fois cette connaissance acquise, il serait plus facile non seulement d'étudier les liens entre la croissance I et II, mais aussi d'avoir une idée de l'origine des rythmes : dans quelle mesure sont-ils endogènes, et/ou exogènes, c'est à dire dépendants des facteurs du milieu. Ceci nous permettrait d'améliorer grandement notre connaissance de la physiologie et de la phénologie des espèces tropicales.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Halle f., Martin R., 1968.** Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Mull-Arg. Euphorbiaceae-Crotonoïdes). *Adansonia*, ser. 2, 8(4), pp 475-503.
- Detienne P., 1988.** Cours illustré d'anatomie des bois. CTFT, 47p.
- Halle F., Martin R., 1968.** Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Mull-Arg. Euphorbiaceae-Crotonoïdes). *Adansonia*, ser. 2, 8(4), pp 475-503.
- Edelin, C., 1991.** Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux : le concept de plan d'organisation. In : *Colloque International L'ARBRE, biologie et Développement*, Edelin, C. (Ed.), 10-15/9/1990, *Naturalia Monspeliensa*, Vol. hors série, pp 127-154.
- Edelin, C., 1993.** Aspect morphologique de la croissance rythmique chez les arbres tropicaux. In : *Le rythme de croissance, base de l'organisation temporelle de l'arbre*. Groupe d'étude de l'arbre, Angers. pp 13-23.
- Hallé, F., 1986.** Modular growth in seed plants. In : *The growth and form of modular organisms*, Harper, J-L., Rosen, B-R. et White J. eds. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 313, 77-87.

ANNEXES

Méthode de la coloration à l’Azure II :

- Javel (1 minute) : permet la décoloration, l'élimination des résidus ainsi que l'oxydation des parois.
- Acide acétique (1 minute) : neutralise l'action de la javel pour que la coloration puisse prendre.
- Alcool à 100° (30 secondes) : rinçage des coupes, permet également de rincer le panier afin de ne pas modifier le pH du colorant à cause de l'acide acétique.
- Azure II (CI : 37247-10-2) (10 minutes) : colorant de la cellulose, dont le pH est ajusté à 4.5 avec de l'HCl N lors de la préparation faite à partir de :
 - 250 mg d'azure II (sous forme de poudre)
 - 100 ml d'eau distillée
- Alcool à 100° (1 minute) : rinçage de l'excès de colorant.
- Alcool à 100° (1 minute) : rinçage de l'excès de colorant
- Acétone (1 minute) : solvant organique, permet une bonne solubilisation du liquide de montage
- Eukitt : Liquide de montage. L'eukitt est un liquide de montage synthétique, adapté en raison de sa neutralité pour conserver les colorations fragiles. Il est parfaitement translucide et sèche rapidement.