

Notes biologiques sur quelques palmiers guyanais

Jean-Jacques de GRANVILLE

Botaniste ORSTOM

Institut de Botanique, 5, rue Broussonnet,
Montpellier, 34.

RÉSUMÉ

L'auteur analyse plusieurs cas de ramification et de réitération naturelle ou accidentelle chez diverses espèces de palmiers du sous-bois guyanais, plus particulièrement ceux qui poussent en touffes. Il discute à propos de ces notions appliquées aux palmiers et met en évidence le rôle de la réitération dans la multiplication végétative de *Geonoma baculifera*.

Il décrit, par ailleurs, un processus original de collecte naturelle d'humus par les feuilles en entonnoir des palmiers du genre *Astrocaryum*.

Enfin, il fait état de la production tardive de feuilles juvéniles entières, alternant plus ou moins avec des feuilles de type adulte, pennées, chez *Syagrus inajai*.

MOTS-CLÉS : Croissance et développement — Palmiers — Ramification — Réitération — Structure — Feuilles — Guyane française.

SUMMARY

The author describes branching in several palm species from the undergrowth of the guianese forest, especially referring to their model, its reiteration and the factors determining those. In such mostly clustered palms, such as *Geonoma baculifera*, these notions are critically considered, and the role of reiteration in vegetative multiplication is discussed.

An original process of humus collection by leaf-funnels in the genus *Astrocaryum* is also described.

Lastly, late production of juvenile leaves in *Syagrus inajai* has been studied, particularly the rhythm and localisation of such leaves with reference to leaves with an adult morphology.

KEY WORDS : Growth and development — Palm trees — Branching — Reiteration — Structure — Leaves — French Guiana.

1. RAMIFICATIONS, RÉITÉRATION ET MARCOTAGE NATUREL CHEZ LES PETITS PALMIERS DU SOUS-BOIS

L'une des caractéristiques assez générales des palmiers est de rester monocaules, à l'exception d'*Hypbaena thebaica*, exemple souvent cité de ramification

dichotomique aérienne et naturelle chez un palmier. Un autre cas de dichotomie vraie mais moins spectaculaire car affectant un stipe prostré a été étudié chez *Nypa fruticans* (Tomlinson, 1971).

Les autres cas de ramification aérienne du stipe par développement de bourgeons axillaires sont toujours accidentels et généralement dûs à un traumatisme entraînant la mort du méristème apical (la foudre par exemple). Corner, 1966, en signale l'existence chez le cocotier (*Cocos nucifera*) et le rônier (*Borassus aethiopicum*) et Barbosa Rodriguez (1903) donne des exemples précis de telles ramifications chez *Cocos romanzoffiana* et *Astrocaryum jauari*. Au musée de Cayenne est exposé un fragment du stipe bifide de *Roystonea regia* provenant de la Place des Palmistes. Un cas remarquable relaté par Martens (1973) qui en publie d'étonnantes photographies, est celui des trois exemplaires de *Phoenix roebelenii* du Palais National de Guatemala City dont l'un d'eux porte jusqu'à 43 « branches » !

Beaucoup plus fréquents sont les palmiers en touffes, ramifiés à la base du stipe. Corner (1966) qui fait remarquer leurs convergences avec beaucoup d'herbes, en particulier bambous et graminées, cite notamment les genres *Metroxylon*, *Oncosperma*, *Pinanga*, *Caryota*, *Bactris*, *Phoenix*. Les *Desmoncus* qui sont des palmiers grimpants, constituent une variante des palmiers en touffes et croissent de la même façon que les genres précités. Les *Calamus*, également grimpants, en sont une autre variante : leurs tiges proviennent du développement des bourgeons axillaires d'un axe épicotyle court portant des feuilles en rosette, issu de la graine. Corner note que lorsque les surgeons sont plus longs, ils deviennent de véritables rhizomes à croissance plagiotrope et feuilles écailleuses et donnent naissance à une touffe moins dense de stipes corrélativement moins développés. Il cite le cas extrême et spectaculaire d'une petite espèce de *Pinanga* presque entièrement souterraine puisque les rhizomes dépassent 3 mètres de long et sont terminés par des bouquets de feuilles, à l'aspect de plantules éparpillées à la surface du sol. Ces palmiers en touffes appartiennent, selon Hallé et Oldeman

(1970) au modèle de Tomlinson (1) défini par la production d'axes d'ordre 2 mais aussi 3, 4, 5..., orthotropes équivalents entre eux et à l'axe initial de la base duquel sont issus les axes secondaires (les axes d'ordre plus élevé sont issus des bases successives).

En Guyane, l'un des palmiers les plus spectaculaires, croissant selon le modèle de Tomlinson est le « pinot » ou « wassaïe » (*Euterpe oleracea*) dont Oldeman (1969) a étudié la forme et publié des photos de la ramification basale. D'après lui, dès l'âge de 1 à 3 ans le pinot commence à se ramifier à la base et les individus les plus âgés comportent une vingtaine d'axes ou « branches » de hauteur variable selon leur âge. On peut se demander si de telles « branches » conformes à l'axe père ne sont pas en fait des réitérations d'un modèle initial monocaule (modèle de Corner dans le cas du pinot), ce qui remettrait en cause l'existence même du modèle de Tomlinson. Oldeman soutient cependant que la localisation précise des méristèmes d'où sont issus les axes successifs est un argument suffisant pour ne pas les considérer comme des réitérations. Hallé (*comm. pers.*) fait d'autre part remarquer qu'une abondante réitération n'est pas compatible avec l'anatomie des monocotylédones, l'apparition de modèles réitérés supposant un surcroît de vascularisation qui ne peut être assuré que par un cambium.

D'autres palmiers, moins spectaculaires que le pinot croissent selon ce modèle : *Astrocaryum vulgare* (« awara ») et *Astrocaryum jauari* en milieu découvert; *Astrocaryum mumbaca* dans le sous-bois, possédant rarement plus de 3 à 4 stipes, épineux, de 3 à 5 mètres de haut. Presque tous les *Bactris* ainsi que *Hyospathe elegans* et quelques espèces de *Geonoma* (*G. baculifera*, *G. maxima*, *G. stricta*, *G. leptospadix*, *G. deversa*, *G. oldemani*) se ramifient selon le modèle de Tomlinson sans toutefois former de touffes aussi denses et spectaculaires que le pinot. Un exemplaire âgé de *Bactris simplicifrons* à 5 tiges grêles issues d'un véritable rhizome est représenté planche I, A et B. Il illustre particulièrement bien le modèle de Tomlinson.

Chez les *Geonoma* et *Hyospathe elegans*, la ramification basale est facultative et sans doute liée aux conditions du milieu. Un des exemples les plus remarquables de ce phénomène nous est apparu chez *Geonoma leptospadix* qui pousse tantôt selon le modèle de Corner,

tantôt selon le modèle de Tomlinson. Nous n'avons trouvé cette espèce, en Guyane, que dans deux localités : sur les pentes bien drainées des collines du sud-ouest sur socle granitique (région des « Tumuc-Humac »), il est toujours monocaule, conforme à la description qu'en donne Wessels Boers (1965), avec un stipe atteignant 1 mètre de haut. Le long du Chemin des Emerillons, par contre, où nous avons retrouvé cette espèce en abondance dans la forêt sur éluvions, tous les exemplaires, même fleuris, se présentent sous l'aspect de touffes, abondamment ramifiés à la base, avec un stipe principal extrêmement court de 0 à 10, exceptionnellement 20 cm ! Peut-être s'agit-il de deux variétés, mais aucun autre caractère ne permet, apparemment, de les différencier (pl. I, C et D).

Nous avons observé de véritables réitérations aériennes fortuites chez *Bactris* sp. (pl. II, A) espèce croissant selon le modèle de Tomlinson. Ce sont, en fait, des

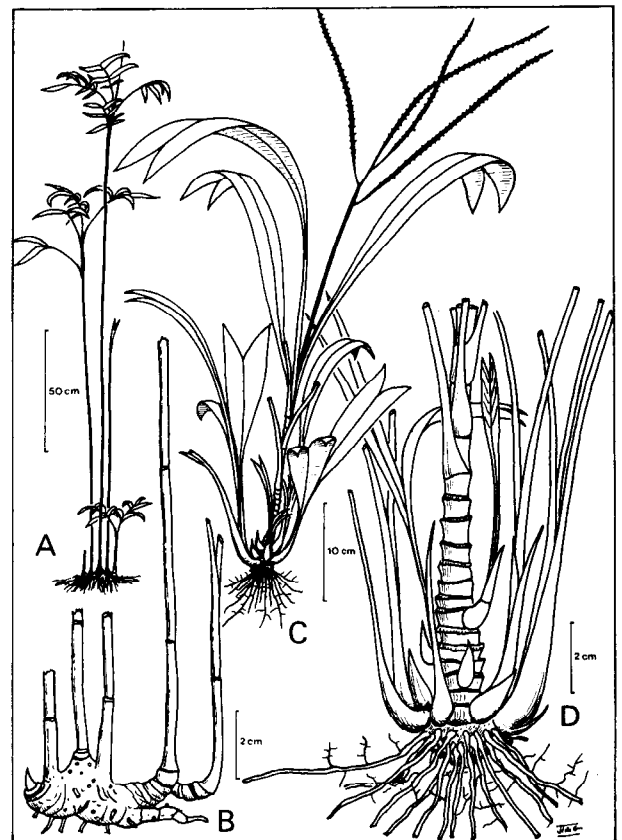


PLANCHE I. — A et B : *Bactris simplicifrons*, croissant selon le modèle de Tomlinson. (A : vue d'ensemble, B : détail du pied). C et D : *Geonoma leptospadix* en touffe, poussant selon le modèle de Tomlinson. Les « branches » les plus âgées prennent naissance sur les premiers entre-nœuds formés. (C : vue d'ensemble, D : détail du pied).

(1) Le concept de *modèle* inventé par Hallé et Oldeman (1970) fait appel aux caractères architecturaux majeurs des arbres : 28 modèles ont été définis en fonction de la ramification, de la différenciation morphologique des axes végétatifs, de la position des organes sexuels. Oldeman (1974) introduit la notion de réitération qui correspond à la réplique partielle ou intégrale du modèle initial à partir de n'importe quel méristème végétatif autre que celui de la graine.

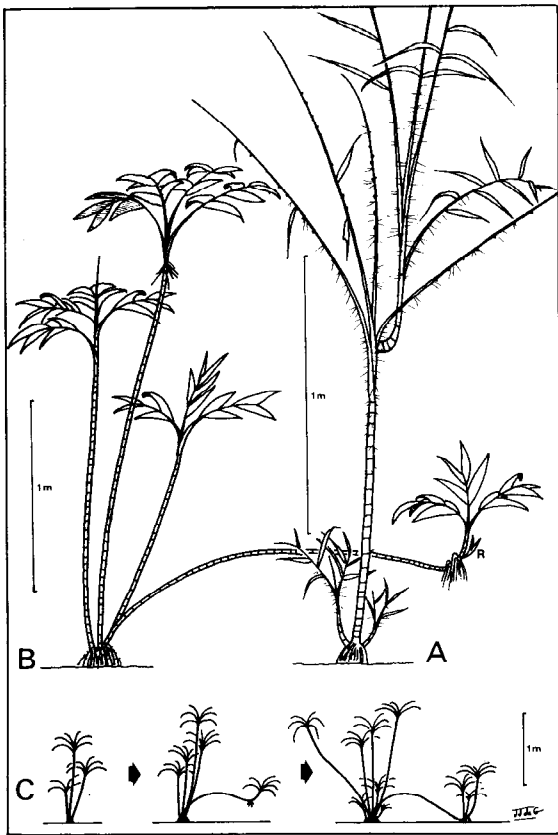


PLANCHE II : A : *Bactris* sp. poussant selon le modèle de Tomlinson (2 « branches » à la base) et portant une réitération accidentelle dans la région apicale du stipe, due à la mort du méristème terminal. B : *Hyospathe elegans* poussant selon le modèle de Tomlinson. Les stipes les plus âgées portent, dans leur région apicale, des manchons racinaires et, l'un d'eux, une réitération (R.). C : Marcottage naturel chez *Geonoma baculifera* dont les stipes les plus âgées s'inclinent, s'enracinent au contact du sol et donnent de nouveaux pieds.

relais sympodiaux dûs à la mort accidentelle du méristème terminal. Par contre, de telles réitérations se remarquent fréquemment chez *Hyospathe elegans* et systématiquement chez *Geonoma baculifera*, sans qu'il y ait, pour autant, mort du méristème apical. Elles peuvent se produire à partir du moment où le stipe dépasse 1 mètre de haut et s'incline souvent plus ou moins, soit entraîné par son propre poids, soit accidentellement (chutes de branches de la voûte perturbant la stabilité, déjà précaire, du palmier). Les réitérations apparaissent souvent à un endroit quelconque du stipe mais le plus fréquemment dans la région apicale. Un manchon racinaire néoformé sur le stipe même dans une zone où il n'est pas en contact avec le sol peut précéder la

réitération (pl. II, B). Nous avons également remarqué les manchons racinaires chez certains exemplaires âgés de « pinots » (*Euterpe oleracea*), d'« awara-mon-père » (*Iriartea exorrhiza*) et de « comous » (*Oenocarpus bacaba*) (pl. IV, A) à une hauteur variable du stipe mais généralement dans le quart inférieur à 2 ou 3 mètres du sol, sans toutefois, qu'il y ait réitération à leur niveau. Les racines qui accompagnent chaque réitération sur le stipe de *Geonoma baculifera* ont précisément le rôle d'assurer le plus rapidement possible le surcroît de vascularisation dont il fut question plus haut et qu'un cambium ne peut bien entendu assurer que dans le cas d'anatomies dicotylédones (la réitération, chez les dicotylédones, ne s'accompagne pas souvent de formation de racines au niveau du méristème d'où elles sont issues). Chez cette espèce, particulièrement apte à réitérer, on peut mettre en évidence un phénomène séquentiel sans doute en relation avec le rythme de floraison (mais cela reste à vérifier) : Hallé (*comm. pers.*) a observé une tige affaissée de *Geonoma baculifera* présentant très régulièrement tous les 6 entre-nœuds un bourgeon (ou plus vraisemblablement un méristème, ceux de la base étant déjà développés (pl. III, A). La mise en place séquentielle de ces méristèmes s'effectue très tôt ainsi que le révèle la dissection de l'apex. Nous avons retrouvé, chez un autre individu de la même espèce, accidentellement coupé à mi-hauteur, le même rythme de réitération tous les 6 entre-nœuds (pl. III, B et IV, B). On ne peut donc pas dire dans ce cas pour le moins curieux chez un palmier, s'il s'agit vraiment de réitération ou de ramification séquentielle.

Chez *Geonoma baculifera*, petite espèce inféodée au sous-bois marécageux, et souvent associée aux « pinots », la réitération devient un véritable mécanisme de multiplication végétative, ce qui est également un cas remarquable chez les palmiers : croissant selon le modèle de Tomlinson, comme le « pinot », les pieds âgés de *G. baculifera* possèdent un nombre important de stipes dont il est quasiment impossible de distinguer le stipe initial des autres. Lorsqu'ils atteignent une hauteur voisine de 2 mètres, ils ne sont plus assez rigides pour supporter le poids du feuillage et s'inclinent jusqu'à toucher le sol ou l'eau du marécage. Au niveau du point de contact, ils s'enracinent tout en se redressant et en se ramifiant, formant un nouveau pied (pl. II, C). Il s'agit d'un véritable marcottage naturel dont on peut se demander quelle est l'importance en comparaison de la reproduction sexuée et si, dans une certaine mesure, les populations très denses et presque monospécifiques de *Geonoma baculifera* qui occupent certains bas-fonds, en forêt, sur des superficies atteignant quelques dizaines de m², ne sont pas des clones, comme les « cambrouzes » guyanaises (formations denses à bambous ou graminées bambusiformes).

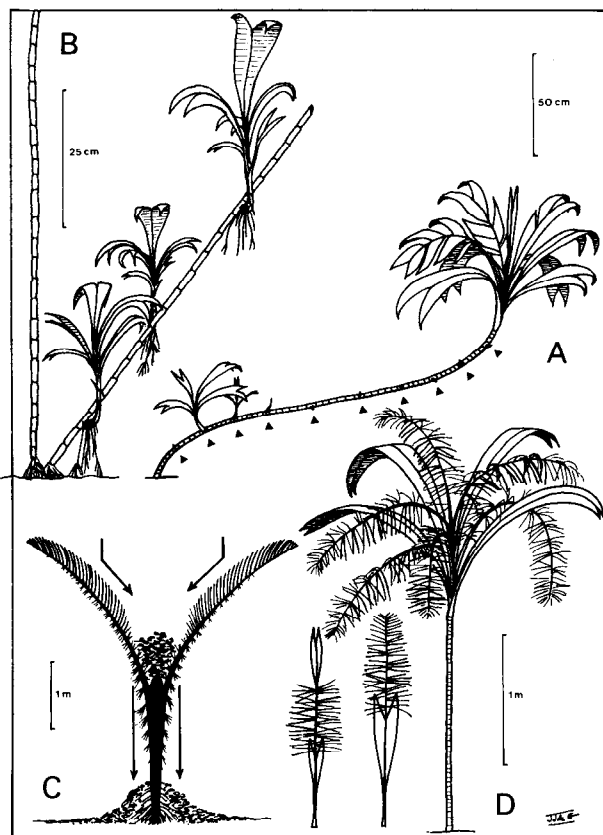


PLANCHE III : A : Tige affaissée de *Geonoma baculifera* présentant des méristèmes secondaires plus ou moins développés, très régulièrement tous les six entre-nœuds-réitération rythmique (d'après F. Hallé). B : Même phénomène observé sur une tige de *Geonoma baculifera* coupée à mi-hauteur (voir détail planche IV B). C : Schéma de la « collecte » de feuilles mortes par un « mourou-mourou » (*Astrocaryum sciophilum*), de la concentration d'humus au pied du stipe et de sa fixation par les racines. D : *Syagrus inajai* dans la phase de transition entre les formes juvénile et adulte : les feuilles juvéniles sont entières, les feuilles adultes pennées. En bas, à gauche, exemple de feuilles mixtes, mi-pennées, mi-entières chez cette espèce.

2. ASTROCARYUM SCIOPHILUM ET ASTROCARYUM PARAMACA, PALMIERS COLLECTEURS D'HUMUS

Ces deux espèces, qui restent monocaules et poussent selon le modèle de Corner, sont fréquentes dans le sous-bois guyanais. *A. paramaca*, le « counana » est le plus commun. Toujours acaule, il se trouve sur toutes les pentes au sol riche et profond, de préférence sur socle de « roches vertes », ainsi que dans les flats et bas-fonds, à la condition qu'ils ne soient pas trop marécageux. *A. sciophilum*, le « mourou-mourou » possède un stipe court pouvant atteindre 2 ou 3 mètres de haut. Il est plus localisé que le « counana » et se rencontre généralement sur les pentes et sommets des collines au sol bien drainé sur socle cristallin. Les feuilles de ces deux palmiers se ressemblent beaucoup : de 4 à 6 mètres de long, au nombre de 10 à 15, elles sont toutes plus ou moins dressées et forment une sorte de grand entonnoir recueillant toutes les feuilles mortes et brindilles qui tombent de la voûte. Celles-ci sont guidées vers le centre de l'entonnoir d'où elles ne peuvent s'échapper, retenues par les longues et abondantes épines noires qui hérissent le pétiole des feuilles du palmier. Le phénomène est beaucoup plus accentué chez le « mourou-mourou » que chez le « counana » (pl. IV, C). On peut s'interroger sur le rôle que joue cette accumulation de feuilles mortes plus ou moins en décomposition vis-à-vis du méristème apical qu'il recouvre mais il est difficile d'imaginer un rôle protecteur dans un milieu où il n'est soumis ni au froid, ni à un ensoleillement intense... d'autant plus qu'il se trouve déjà protégé par les ébauches foliaires et les feuilles jeunes. Chaque feuille du palmier libère, à sa chute, une partie des débris accumulés qui tombe au pied du stipe où ils forment un monticule d'humus progressivement fixé par les racines (pl. IV, D). Le processus est schématisé sur la planche III, C.

PLANCHE IV : A : *Oenocarpus bacaba* : base du stipe d'un individu âgé portant un manchon racinaire à 2 mètres du sol. B : Réitération avec production de racines le long d'une tige coupée de *Geonoma baculifera* (détail de la planche III, B). C : *Astrocaryum sciophilum* montrant une accumulation de feuilles mortes importante à la base des pétioles, au sommet du stipe. D : *Astrocaryum sciophilum* : détail de la base du stipe et du monticule de feuilles mortes provenant de la chute, des feuilles du palmier libérant peu à peu les débris accumulés à leur base. E : *Syagrus inajai*, en sous-bois, portant des feuilles juvéniles entières.



TABLEAU I
 REPARTITION DES FEUILLES DE CHAQUE TYPE
 CHEZ 48 EXEMPLAIRES DE SYAGRUS INAJAI DE TAILLES DIFFERENTES

Hauteur du stipe en mètres	Nombre de feuilles entières	Nombre de feuilles mi-entières, mi-pennées	Nombre de feuilles pennées	Nombre total de feuilles
10	—	—	14	14
6 (fertile)	—	—	15	15
6	—	—	13	13
6	12	—	—	12
5	—	—	12	12
5	—	—	12	12
5	—	—	15	15
4,5	—	—	11	11
4	—	—	15	15
3,5 (fertile)	—	—	12	12
3,5	—	4	13	17
3	—	—	14	14
3	—	—	14	14
3	—	3	10	13
3	5	4	2	11
3	10	4	—	14
3	10	—	—	10
2,5	—	—	12	12
2,5	—	—	12	12
2,5	7	1	4	12
2,5	8	3	—	11
2,5	4	—	—	4
2,5	10	—	—	10
2,5	11	—	—	11
2	—	—	1	1
2	—	2	8	10
2	2	—	4	6
2	9	—	—	9
2	9	—	—	9
1,5	6	1	3	10
1,5	12	1	—	13
1,5	8	—	—	8
1,5	11	—	—	11
1,5	10	—	—	10
1,3	10	—	—	10
1	—	—	10	10
1	8	3	—	11
1	7	—	—	7
0,7	7	—	—	7
0,2	6	2	—	8
0	13	—	—	13
0	10	—	—	10
0	10	—	—	10
0	10	—	—	10
0	8	—	—	8
0	8	—	—	8
0	7	—	—	7
0	5	—	—	5

3. FORMATION TARDIVE DE FEUILLES JUVÉNILES PAR SYAGRUS INAJAI

Syagrus inajai est un palmier de taille moyenne, assez fréquent mais localisé dans le sous-bois guyanais. Son stipe peut atteindre, selon Wessels Boer (1965), 12 mètres de haut, et porte des feuilles pennées dont les folioles sont groupés par 3, 4 ou 5. Comme chez le cocotier, les feuilles juvéniles sont entières, oblancéolées, mais contrairement à ce dernier qui, bien avant de former un stipe, acquiert des feuilles pennées normales, *Syagrus inajai* à la particularité de produire très tardivement des feuilles entières, alors que le stipe commence déjà à s'élever, à un tel point que nous nous sommes cru en présence d'une espèce néoténique inconnue jusqu'à ce que nous ayons pu observer les stades de transition. Jusqu'à une hauteur de stipe très variable, de 0,5 à 2 mètres en général, les feuilles sont entières, étroites et longues de 2 à 3 mètres (pl. IV, E). Nous avons même exceptionnellement remarqué un exemplaire pourvu d'un stipe de 6 mètres de haut possédant des feuilles entières. Les stades de transition présentent des individus avec certaines feuilles entières, d'autres pennées, d'autres enfin sont en partie pennées, en parties entières (pl. III, D). Nous avons examiné 48 palmiers de tailles différentes et compté le nombre de feuilles de chaque type par individu (tabl. I). On remarque que chez ceux dont le stipe est inférieur à 2 mètres, les feuilles sont, à de rares exceptions près, entières et que lorsque le stipe dépasse 3 mètres, elles sont, au contraire, toujours pennées (sauf 1 cas).

Enfin, les deux seuls exemplaires portant des fruits ne présentent que des feuilles pennées et l'on peut supposer que les feuilles physiologiquement juvéniles, même chez les individus âgés sont incompatibles avec la fertilité et qu'il n'y aurait pas néoténie chez cette

espèce comme chez beaucoup de *Geonoma* et de *Bactris* qui conservent toute leur vie des feuilles entières.

Nous avons noté, par ailleurs, que l'apparition de feuilles pennées après les feuilles entières n'était pas irréversible et pouvait être suivie de nouvelles feuilles juvéniles (phénomène de réversion sans doute par dédifférenciation du méristème). Il serait intéressant de pouvoir suivre certains palmiers pendant plusieurs années afin de voir s'il existe une phase intermédiaire assez longue avec alternance de groupes de feuilles adultes et de groupes de feuilles juvéniles.

Manuscrit reçu au Service des Publications de l'ORSTOM
le 27 octobre 1977

BIBLIOGRAPHIE

- BARBOSA RODRIGUEZ (J.), 1903. — Sertum palmarum Brasiliensium. Vve Monnom, Bruxelles, 2 vol.
- CORNER (E. J. H.), 1906. — The natural History of Palms. Weidenfeld and Nicolson, London, 393 p.
- HALLÉ (F.) et OLDEMAN (R.A.A.), 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris, 178 p.
- MARTENS (O.), 1973. — in SMITH (D.) Palmologie, Letters and Excerpts. *Principes*, 17, 4, 167-169.
- OLDEMAN (R.A.A.), 1969. — Etude biologique des pinotières de la Guyane Française. *Cah. ORSTOM., sér. Biol.*, n° 10, 3-18.
- OLDEMAN (R.A.A.), 1974. — L'architecture de la forêt guyanaise. *Mém. ORSTOM*, n° 73, 204 p.
- TOMLINSON (P. B.), 1971. — The shoot apex and its dichotomous Branching in the *Nypa* Palm. *Ann. Bot.*, vol. 35, n° 142; 865-879.
- WESSELS BOER (J. G.), 1965. — *Palmae*, in LANJOUW (J.). Flora of Suriname, 5, 1. E. J. Brill, Leiden.