

Aperçu sur la structure des pneumatophores de deux espèces des sols hydromorphes en Guyane

Mauritia flexuosa L. et
Euterpe oleracea Mart. (*Palmae*).
Généralisation au système respiratoire
racinaire d'autres palmiers

J. J. DE GRANVILLE
Botaniste de l'ORSTOM
Centre ORSTOM de Cayenne
B.P. 165, 97301 — Cayenne

RÉSUMÉ

Après un bref historique des études réalisées jusqu'à ce jour sur les systèmes respiratoires racinaires des phanérogames et, en particulier des palmiers, l'auteur décrit en détail la morphologie et l'histologie des pneumatophores de deux espèces de palmiers guyanais. Il s'avère que ceux-ci sont pourvus d'appareils respiratoires ou pneumatodes de types différents : des pneumatodes en anneaux, ou pneumatozones autour des pneumatophores de *Mauritia flexuosa* et des pneumatodes portés par des radicules spécialisées ou pneumatorrhizes chez *Euterpe oleracea*.

L'étude du système racinaire d'une quinzaine de palmiers fréquents en Guyane permet de les rattacher, dans tous les cas, à l'un ou l'autre des deux types décrits. Par la stabilité de ces caractères, la morphologie des pneumatodes constitue donc un critère taxonomique très valable.

Enfin, se basant sur l'observation des plantules de certains palmiers, l'auteur imagine la structure de l'appareil respiratoire racinaire encore mal défini de l'ancêtre hypothétique disparu qui aurait, par spécialisation ultérieure, donné naissance aux deux types actuels.

ABSTRACT

After a brief historical account of the studies already made concerning the root respiratory systems of the phanerogams and particularly, of the palm trees, the author describes in detail the morphology and the histology of the pneumatophores of two Guiana palm tree species. These species appear provided with respiratory apparatus or pneumatodes of different types : ring-pneumatodes or pneumatozones surrounding the pneumatophores of *Mauritia flexuosa* and pneumatodes carried by specialized radicles or pneumatorrhizes in *Euterpe oleracea*.

The study of the root system of about fifteen palm trees common in Guiana makes it possible to connect them to one or to the other of the two types described, in all cases. Thus, the morphology of the pneumatodes constitutes a very good taxonomic criterion owing to the stability of these characteristics.

Finally, by taking as a basis the observation of the seedlings of certain palm trees, the author imagines the structure of the root respiratory apparatus, still not clearly defined, of the assumed extinct ancestor which might have been the origin of the two present day species through ulterior specialization.

INTRODUCTION

Nombreux sont les botanistes qui se sont intéressés ou s'intéressent aux palmiers. Peu d'entre eux, cependant, se sont penchés sur leur système racinaire. C'est une des raisons qui nous a incité à aborder ce sujet presque neuf.

Une autre raison, la principale sans doute, fut la découverte, au cours de nos missions dans la forêt guyanaise, de pneumatophores chez *Euterpe oleracea* Mart. puis, *Mauritia flexuosa*, L., deux espèces chez lesquelles on n'avait encore jamais décrit de tels types de racines aériennes, extrêmement communes pourtant. Qui plus est, jusqu'ici, les auteurs ne parlent que fort peu de pneumatophores chez les palmiers en général.

Enfin, la troisième raison de notre intérêt apparut lorsque nous avons commencé à observer de près ces pneumatophores : d'une part, leur structure était tout à fait différente chez les deux espèces précitées, d'autre part, elle ne ressemblait à rien qui fut déjà signalé chez les pneumatophores des dicotylédones fréquemment étudiés, à savoir les pneumatophores classiques, à lenticelles, les mieux connus.

Nous avons donc entrepris l'étude détaillée de ces deux espèces en nous efforçant aussi d'élargir nos observations à d'autres palmiers afin d'en tirer une règle générale.

1. HISTORIQUE

Les racines aériennes, échasses, pneumatophores dressés ou genouillés qui caractérisent nombre de formations marécageuses tropicales ont, depuis fort longtemps, intrigué et attiré les botanistes qui ont entrepris l'étude des espèces les plus répandues :

E. WARMING (1883) s'est intéressé au palétuvier, *Rhizophora mangle*, dont il donne les caractéristiques sur de nombreux plans : croissance, reproduction, morphologie, anatomie... Après les travaux de A. PITOT (1951 et 1958) sur les racines-échasses du palétuvier, les radicelles capillaires de cette même espèce ont été décrites tout récemment par Y. ATTIMS et G. CREMERS (1967).

Avicennia a donné lieu à plusieurs notes parmi lesquelles celles de H. SCHENCK (1889) puis de V.J. CHAPMAN (1944) qui publie une étude morphologique et anatomique détaillée des pneumatophores de *A. nitida* ainsi que des dispositifs de mesure d'échanges gazeux.

Après les travaux de K. GOEBEL (1886) sur les racines respiratoires de *Sonneratia*, une étude longue et complexe, étayée de nombreux calculs, a été entreprise sur ce même genre par W. TROLL et O. DRAGENDORFF (1931).

Des plantes moins connues ont aussi retenu l'attention des botanistes : P. GROOM et S. E. WILSON (1925) s'intéressent aux pneumatophores (anatomie essentiellement) de *Amoora*, *Carapa* et *Heritiera*. Les pneumatophores de *Taxodium distichum* ont été étudiés par E. HOFMAN (1927), ceux de *Mitragyna stipulosa* par J. Mc. CARTHY (1962).

Les racines respiratoires du cyprès ont fait l'objet de plusieurs publications : H. KURTZ et H. DEMAREE (1934), P. J. KRAMER, W. S. RILEY et T. T. BANISTER (1952), L. A. WHITEFORD (1956)...

En 1940, le Japonais Y. OCURA tente d'établir une classification en sept types principaux (basée sur la morphologie) de tous les pneumatophores connus.

Bien d'autres travaux encore ont été entrepris sur la physiologie de la mangrove, la structure des racines respiratoires en général, les mesures d'échanges gazeux etc. On peut citer : W. P. WILSON (1889), WIELER (1898), WESTERMAIER (1900), SCHOUTE (1910), F. C. von FABER (1923), P. F. SCHOLANDER, L. van DAM et S. I. SCHOLANDER (1955)...

En ce qui concerne les Palmiers, les études portant sur l'appareil racinaire sont beaucoup plus limitées :

Dès 1887 pourtant, L. JOST, dans ses recherches sur les organes respiratoires des végétaux, signale la présence de petites plaques et verrues « farineuses » sur certaines racines de *Pandanus* et de plusieurs genres de palmiers : *Phoenix*, *Livistona*, *Pritchardia*, *Kentia*, *Chamaedorea*, *Caryota*, *Thrinax*. Ayant prouvé, par des expériences de porosité, le rôle que ces organes peuvent jouer dans la respiration, il les qualifie de *pneumatodes*. JOST distingue déjà deux types différents de pneumatodes : ceux qui ont l'aspect de petites verrues coniques, blanches, réparties à la surface des racines principales de *Thrinax*, *Caryota*, *Chamaedorea*, *Cocos*, ainsi que chez les *Pandanaceae*, et ceux qui se présentent sous la forme de plaques ou zones pulvérulentes et blanchâtres, disposées en anneaux larges le long de racines aériennes à géotropisme négatif. Ce deuxième type se rencontre chez les autres genres étudiés, notamment *Livistona* et *Phoenix*. Ces études approfondies sur ces deux derniers genres l'amènent à décrire le tissu lâche des

pneumatodes qui serait relié au parenchyme cortical (mêlé de fibres de sclérenchyme) soit directement (pneumatodes entourant la base des radicelles de *Phoenix*), soit par l'intermédiaire d'une couche sclérenchymateuse mince, à cellules divisées tangentiellement, mortes et contenant de l'air. De toute façon, au niveau des pneumatodes, il n'y a plus ni rhizoderme, ni gaine sclérenchymateuse hypodermique épaisse. Les cellules du tissu lâche forment entre elles de nombreuses et larges lacunes et ont leur paroi garnie, à l'extérieur, de petites « verrues ».

G. L. GATIN (1907) reprend les observations de JOST non seulement sur les racines mais aussi sur le pétiole et la gaine du cotylédon des plantules de certains palmiers. Il démontre aussi que de telles formations n'ont pas une origine tératologique, comme JOST l'avait supposé à partir d'observations faites uniquement « in vitro ». Chez *Borassus flabelliformis*, il retrouve des pneumatodes identiques à ceux décrits par JOST sur *Phoenix* : ce sont, d'une part, des plaques granuleuses allongées sur les racines principales, d'autre part, des manchons entourant la base hypertrophiée des radicelles, enfin, de petites plaques situées sur le pétiole et la gaine cotylédonaires, à la germination. Dans les trois cas, l'anatomie est la même. Il distingue, au niveau d'un pneumatode, de l'intérieur vers l'extérieur :

1) Le parenchyme cortical, contenant des sclérites (remplacent la couche continue de sclérenchyme hypodermique qui existe là où il n'y a pas de pneumatode et qui fait défaut au niveau des organes respiratoires).

2) A la limite de ces sclérites, une « assise génératrice diffuse », couche de « raccord » caractérisée par des cellules minces où se produisent des cloisonnements tangentiels lors de la formation de la « plaque farineuse » (à l'origine du gonflement du pneumatode). Les cellules les plus externes de cette couche se sclérifient.

3) Plusieurs couches d'éléments qui se sclérifient uniquement au niveau des pneumatodes.

4) Une couche de fibres sclérifiées et subérisées, à paroi épaisse, s'exfoliant plus ou moins.

5) Le rhizoderme qui s'exfolie ainsi que les deux ou trois couches d'éléments minces sous-jacents qui ont augmenté de volume et sont repoussés vers l'extérieur.

Des structures tout à fait semblables se retrouvent sur le pétiole cotylédonaire des plantules d'*Hyphaene coriacea*, de *Latania loddigesii* et de *Lodoicea maldivica*, espèces également étudiées par GATIN. L'auteur insiste sur la nature secondaire de ces organes particulièrement bien mise en évidence chez *Hyphaene coriacea* où il existe une assise génératrice formant un épiderme scléreux et qui se trouve en continuité avec l'assise génératrice diffuse des « plaques farineuses ». Enfin, GATIN propose de remplacer le terme de pneumatodes, donné par JOST à ces organes, par celui de « lenticelles primitives ».

En 1921 est publiée l'œuvre de Mlle M. ERNOULD intitulée « Recherches anatomiques et physiologiques sur les racines respiratoires » qui porte sur plusieurs espèces : *Bruguiera gymnorhiza*, *Avicennia officinalis*,

Sonneratia acida, mais aussi deux palmiers : *Raphia laurentii* et *Metroxylon sagus*, dont les racines forment des pneumatophores, plus grands et massifs chez la première espèce que chez la seconde, mais de structures identiques. L'auteur mentionne l'existence de pneumatodes en anneaux, d'aspect granuleux, qui font le tour complet des pneumatophores à plusieurs niveaux. Du point de vue anatomique, les racines présentent un parenchyme cortical où rayonnent de vastes espaces intercellulaires, entouré d'une gaine rigide de sclérenchyme, puis de deux couches de cellules à paroi mince dénommées hypoderme par Mlle ERNOULD. Le rhizoderme est fortement cutinisé et l'apex recouvert d'une coiffe épaisse. Au niveau d'un pneumatode, la partie la plus externe du parenchyme cortical présente des cellules à cloisonnement tangentiel (assise génératrice diffuse de GATIN). On rencontre ensuite, de l'intérieur vers l'extérieur, une couche de sclérenchyme à cellules laissant entre elles de très petits méats, puis une ou deux couches de cellules allongées, ornées de petites «verruës» et formant un tissu lâche, très lacuneux.

Si l'on compare les observations de GATIN et de Mlle ERNOULD, on s'aperçoit que, malgré quelques petites différences de structure, on retrouve globalement les mêmes tissus dans les deux cas, à savoir au-dessous d'un pneumatode, à l'extérieur du parenchyme cortical :

— une assise génératrice diffuse à cloisonnements tangentiels ;

— une zone sclérifiée (mince sous le pneumatode, épaisse ailleurs) plus ou moins subérisée vers l'extérieur, selon GATIN ;

— un tissu lâche à cellules ornementées qui repousse le rhizoderme et les deux assises sous-jacentes de cellules parenchymateuses.

Mlle ERNOULD réalise une expérience de culture de *Livistona australis* dans des sols plus ou moins riches en eau qui lui permet de déduire que la formation de pneumatophores et l'intensité du développement du système racinaire est un phénomène d'accommodation au milieu. En effet, dans les sols non asphyxiants seulement, les jeunes palmiers ne forment guère de pneumatophores. Nous verrons ultérieurement que nos observations ne confirment pas toujours cette hypothèse.

J. O. WRIGHT (1951) qui étudie le système racinaire d'*Elaeis guineensis* ne fait cependant pas état de pneumatodes bien que cette espèce présente des racines secondaires à géotropisme négatif.

T. A. DAVIS (1959, 1961) parle de petites protuberances blanches sur les racines principales et secondaires du cocotier et les qualifie de pneumatophores.

On trouve, dans l'ouvrage de TOMLINSON (1961) sur l'anatomie des Palmiers, une revue très sommaire et incomplète des travaux publiés sur deux pneumatodes (pp. 47-48).

Enfin, dans son étude sur les palmiers E. J. H. CORNER (1966) mentionne la présence de petites racines respiratoires (pneumatodes) courtes et aiguës sur les racines principales les plus superficielles de *Cocos nucifera*. D'autres genres, toujours selon CORNER, présentent également de tels organes :

Elaeis, *Oncosperma*, *Phoenix* et *Raphia* mais pas, semble-t-il, *Nipa* qui pourtant est un palmier des marécages par excellence.

2. MAURITIA FLEXUOSA

2.1. MORPHOLOGIE

2.1.1. Généralités

Dans la zone côtière de Guyane, partout où prédominent les sols hydromorphes, le long des fleuves, des étendues d'eau calme, dans les savanes marécageuses, se dressent de grands palmiers aux feuilles digitées (cas rare en Guyane), portant de longues folioles, au stipe massif et rectiligne. Ce sont des « palmiers-bâche », *Mauritia flexuosa* L. (fig. 1-A). Leurs fruits ovoïdes, rougeâtres et recouverts d'écaillés (sous-famille des *Lepidocaryoidae*) sont également fort reconnaissables. On les trouve fréquemment rejetés par la mer, sur les plages, avec les jeunes plantules d'*Avicennia*.

A la base du palmier, dans un rayon de deux mètres environ autour du stipe, s'étale un tapis très dense de petits pneumatophores brunâtres, dressés, grêles, ramifiés, qui évoquent un véritable paillason (pl. I-A). Au delà de cette zone, la densité des pneumatophores diminue au fur et à mesure qu'on s'éloigne de l'arbre.

2.1.2. Le système racinaire

Si l'on déterre un pneumatophore, on s'aperçoit qu'il s'insère sur une des racines principales naissant de la base du palmier. D'autre part, le pneumatophore lui-même porte, à sa partie inférieure, de petites racelles absorbantes.

a) Les racines principales (racines d'ordre I)

Elles prennent naissance à la base du stipe, rarement au-dessus du sol, sauf pour les individus poussant dans des endroits fréquemment inondés ou sur le bord des rivières, dans la zone de balancement des marées. Dans ce cas, elles forment un manchon qui remonte plus ou moins le long du stipe — jusqu'à 50 cm — (pl. I-A). A ce niveau, leur section est sensiblement circulaire. Leur géotropisme est positif jusqu'à une profondeur sans doute variable en fonction de la nature du sol et de son degré d'hydromorphie : dans une savane, sur « pégasse » (dépôt de matière organique non décomposée), nous avons relevé une profondeur moyenne de 20 cm au-dessous de la surface du sol de la nappe de racines principales rayonnant autour du palmier. Ces racines devenant rapidement horizontales semblent peu ramifiées et atteignent une longueur considérable (40 m), sans changer notablement de diamètre : dans cette même savane, nous avons pu observer des pneumatophores jusqu'à plus de 35 m du palmier auquel ils appartiennent (naturellement, à cette distance, leur densité est très faible), ce qui porte à 5 000 m² la surface de sol occupée par le système racinaire horizontal. On imagine

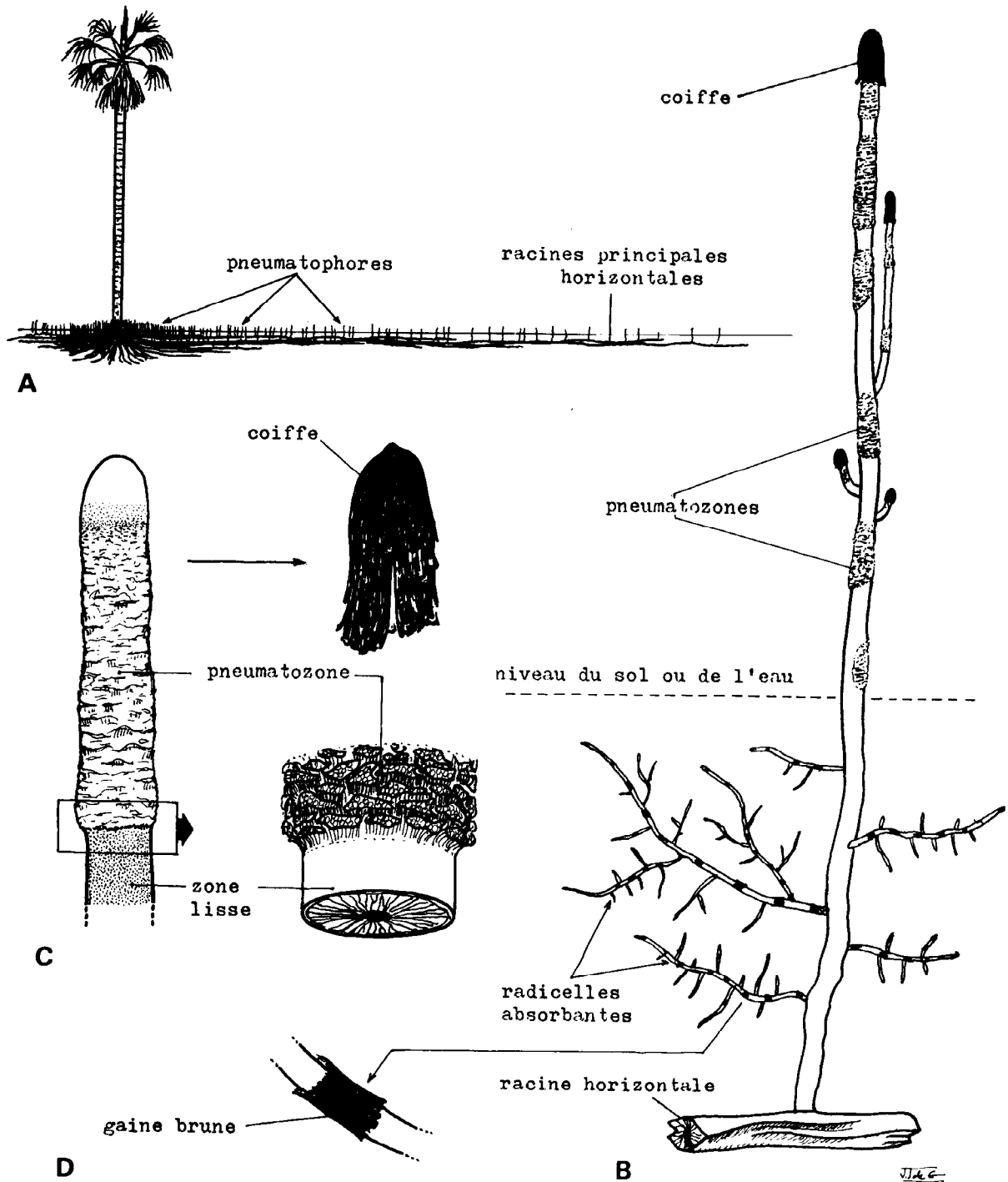


Fig. 1. — *Mauritia flexuosa*
 A : aspect général du palmier ; B : pneumatophore (x 1,3) ; C : apex d'un pneumatophore ; D : détail d'une radicelle

alors la complexité et l'intrication des appareils racinaires des différentes espèces poussant dans une formation marécageuse dense. A 30 m de leur origine, les racines ne sont plus cylindriques mais aplaties dorsiventralement et pourvues de crêtes latérales longitudinales. Elles ont, à ce stade, acquis une véritable plagiotropie.

b) *Les pneumatophores* (racines d'ordre II)

Ce sont des racines orthotropes, à géotropisme négatif, naissant sur la face supérieure des racines horizontales. Leur diamètre est, en général, inférieur à 5 mm (fig. 1-B).

La *partie souterraine* (comprise entre la racine horizontale et la surface du sol) est légèrement ondulée (conséquence des obstacles rencontrés au cours de leur cheminement vers le haut), jaunâtre, lisse et porte des ramifications plus ou moins plagiotropes, peu abondantes (voir par. C).

La *partie aérienne* est brun clair, parfaitement rectiligne et porte également des ramifications mais, contrairement à celles situées sur la partie souterraine, celles-ci sont orthotropes et ont rigoureusement la même morphologie et la même structure anatomique que l'organe qui les porte. L'originalité de ces pneumatophores est de ne présenter aucune lenticelle comme ceux, que nous sommes habitués à rencontrer chez les dicotylédones, mais une succession de zones lisses (analogues à la partie souterraine) et de zones rugueuses, plus claires, renflées, « farineuses ». Ce sont manifestement ces zones spongieuses qui participent aux échanges gazeux ; c'est pourquoi nous avons appelé *pneumatozones* ce type particulier de pneumatodes. Elles forment en général des anneaux plus ou moins larges autour du pneumatophore ; le rapport surface des pneumatozones/surface des zones lisses restant d'ordinaire inférieur à 1 à la base de la partie aérienne, supérieur à 1 au sommet (fig. 1-B et C, pl. I-B et C). Dans de rares cas, les pneumatozones ne font pas le tour du pneumatophore et ont alors l'aspect de plaques au contour sinueux qui doivent alors ressembler beaucoup aux pneumatodes décrits par GATIN chez les plantules de *Borassus*. Les pneumatozones examinées à la loupe présentent des amas de cellules dressées perpendiculairement à la surface du pneumatophore, séparés par des espaces ayant l'aspect de craquelures (fig. 1-C et pl. I-G).

Enfin, l'*apex* du pneumatophore (exposé au soleil) est protégé du dessèchement par une *coiffe* très épaisse, brun-noirâtre.

Les mêmes éléments (pneumatozones et coiffe) sont visibles sur les ramifications de la partie aérienne (racines d'ordre III).

c) *Les racines d'ordre III de la partie souterraine des pneumatophores*

Ce sont de petites racines absorbantes, jaunâtres, lisses, au parcours sinueux. Elles portent de minuscules radicelles d'ordre IV et, parfois, d'ordre V, perpendiculaires mais identiques aux axes mères. Toutes ces racines sont annelées de petites gaines

brun sombre, faciles à retirer, dont nous n'avons pu établir la nature et l'origine (fig. 1-B et D).

2.2. HISTOLOGIE

2.2.1. Généralités

Des coupes faites dans les organes précédemment décrits montrent, dans les racines horizontales et les pneumatophores (du moins leur partie inférieure), un cylindre central petit par rapport au diamètre de la racine et un cortex très épais pourvu d'espaces aérifères considérables entre les feuilletts rayonnants du parenchyme. Au fur et à mesure que l'on remonte de la base vers l'apex du pneumatophore, l'importance du cortex et des lacunes aérifères diminue progressivement.

2.2.2. Histologie du pneumatophore

L'examen des coupes transversales et longitudinales de la partie aérienne du pneumatophore met en évidence les tissus suivants, du centre vers la périphérie (fig. 2-A).

a) La zone centrale, du *parenchyme médullaire* à grandes cellules arrondies, progressivement lignifiées, sauf parfois au centre.

b) La zone périphérique du parenchyme médullaire, complètement sclérifiée (cellules à paroi lignifiée, à lumière petite) où alternent des faisceaux conducteurs de *xylème* et de *phloème*, au nombre de 15 à 30 chacun, accolés au péricycle (fig. 2-A).

c) Le *péricycle* formé d'une couche de cellules souvent allongées, à paroi cellulosique, mais se lignifiant parfois plus ou moins dans les pneumatophores âgés (ainsi que dans les racines principales). Dans certains cas, le péricycle est difficile à identifier.

d) Un *endoderme* très visible, à cellules lignifiées sur toutes leurs parois (fig. 2-A).

e) Le *parenchyme* cortical que l'on peut diviser en trois régions :

— Une zone formée de quelques couches de cellules, petites, alignées en files radiales, mais serrées et ne formant que de faibles lacunes entre elles (fig. 2-A).

— Une zone très importante formée de files de grandes cellules constituant des feuilletts rayonnants entre lesquels s'ouvrent d'immenses méats allongés où l'air circule librement (fig. 2-A).

— Enfin, la zone périphérique, à cellules de nouveau plus petites et à lacunes réduites. Dans certains cas, on y distingue nettement une couronne d'éléments plus grands à l'aspect de vaisseaux, secréteurs ou conducteurs (?), à paroi cellulosique, de section sensiblement circulaire, dont la nature et la fonction restent à préciser (fig. 2-A).

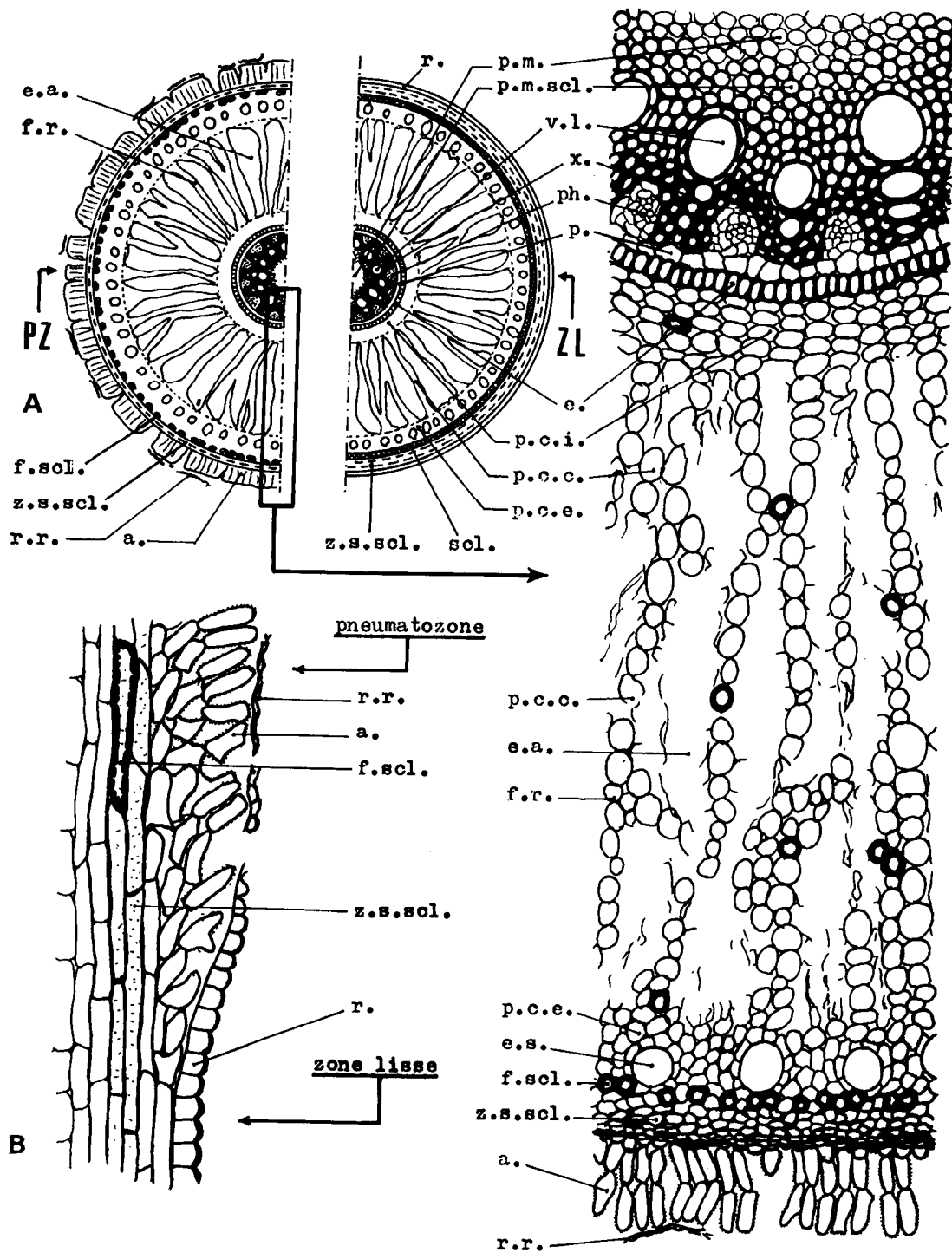


Fig. 2. — *Mauritia flexuosa*

A : coupe transversale d'un pneumatophore : pz : au niveau d'une pneumatophore zone, zl : au niveau d'une zone lisse ; B : coupe longitudinale d'un pneumatophore (zone de transition)

- a. : aerenchyme.
- e. : endoderme.
- e.a. : espaces aérifères.
- e.s. : éléments sécréteurs ou conducteurs (?).
- f.r. : feuillettes rayonnantes du parenchyme cortical central.
- f.scl. : fibres sclérifiées ou sclérites.
- p. : péricycle.
- p.c.c. : parenchyme cortical central.
- p.c.e. : parenchyme cortical externe.
- p.c.i. : parenchyme cortical interne.

- ph. : phloème.
- p.m. : parenchyme médullaire.
- p.m.scl. : parenchyme médullaire sclérifié.
- r. : rhizoderme.
- r.r. : restes de rhizoderme.
- scl. : manchon de sclérenchyme.
- v.l. : vaisseau ligneux.
- x. : xylème.
- z.s.scl. : zone subéroïde sclérifiée.

Des amas de cellules sclérifiées aux épaissements de lignine considérables sont fréquents dans la région périphérique du parenchyme et des cellules scléreuses sont disséminées dans tout le cortex (pl. I-H).

f) A la périphérie du parenchyme, on distingue assez fréquemment 1 ou 2 couches de cellules plus ou moins nettement sclérifiées (rôle de soutien). Les coupes longitudinales montrent qu'il s'agit de fibres formant ainsi un cylindre rigide périphérique. Si la coupe est faite au niveau d'une pneumatozone, ce manchon continu est remplacé par quelques fibres isolées, aux parois très sclérifiées, séparées par des éléments qui restent cellulotiques (fig. 2-A et pl. I-I).

L'épaisseur des coupes ne nous a pas permis de distinguer une « assise génératrice diffuse », comme le signale GATIN (1907), sous les pneumatodes, mais peut-être celle-ci n'existe-t-elle pas chez cette espèce?

g) La zone subéroïde formée de plusieurs couches de petites cellules allongées en fibres, à paroi subérisée puis, souvent, lignifiée — rôle protecteur — (fig. 2-A et pl. I-I)

h) Enfin, si la coupe a été faite au niveau d'une zone lisse, on distingue un rhizoderme ayant l'aspect et la fonction d'un épiderme caulinaire. Ses cellules sont allongées, grandes, à paroi cutinisée. On ne peut le qualifier d'assise pilifère car les pneumatophores ne portent aucun poil absorbant.

Par contre, si la coupe est faite au niveau d'une pneumatozone, le rhizoderme fait place à un aérenchyme formé de 2 ou 3 couches de cellules allongées perpendiculairement à la surface du pneumatophore, mortes, lignifiées, peut-être subérisées, à paroi un peu épaissie, ornée extérieurement de minuscules verrues (pl. I-J et K), laissant entre elles de nombreux méats et agglomérées en petits paquets, ce qui donne l'aspect « craquelé » des pneumatozones observées à la loupe (fig. 2-A et pl. I-H et I).

Les coupes longitudinales permettant d'observer la région de transition entre une zone lisse et une pneumatozone révèlent que le rhizoderme ne donne pas naissance à cet aérenchyme, mais au contraire, est repoussé par lui. Les cellules de l'aérenchyme naissent à partir des couches immédiatement sous-jacentes au rhizoderme et leur formation est précoce, simultanée au développement du pneumatophore car on ne voit jamais apparaître de nouveaux pneumatodes sur un pneumatophore dont la croissance est achevée (fig. 2-B).

Tout, dans l'organisation de cet aérenchyme, semble préadapté à la rétention de l'air (ornementation des cellules, méats) et en faire la « grille » d'une minuscule « bouche d'aération ». A l'intérieur du pneumatophore et des racines horizontales, les immenses méats longitudinaux entre les feuillettes rayonnants de parenchyme paraissent également jouer le rôle d'une véritable « tuyauterie » de circulation d'air.

Quant à la coiffe, elle est constituée de nombreuses couches de cellules subérisées, riches en tannins, dont les plus externes s'exfolient petit à petit.

Il convient de mentionner aussi l'abondance des files de cellules parenchymateuses bourrées de tannins dans le cylindre central comme dans le cortex, essentiellement vers l'apex du pneumatophore.

3. EUTERPE OLERACEA

3.1. MORPHOLOGIE

3.1.1. Généralités

Le « pinot » ou « ouassaie », *Euterpe oleracea* Mart. est, comme le « palmier-bâche », inféodé aux sols hydromorphes mais, contrairement à ce dernier, on ne le trouve jamais en savane et son habitat n'est pas limité à la bande côtière où, pourtant, il occupe de vastes espaces marécageux (plaine de Kaw) en formation presque monospécifique. Il est également très commun dans toute la Guyane, le long des ruisseaux, en forêt. Son écologie et sa morphologie ont été étudiées tout récemment (R. A. A. OLDEMAN, 1969).

C'est un palmier élégant, au stipe grêle et élevé, donnant des rejets à la base et, de ce fait, poussant en « touffes » (fig. 3-A). La partie inférieure du stipe est entourée par un manchon, en général assez important, de belles racines rouge-vif, à géotropisme positif, qui s'enfoncent dans l'eau du marécage. Ce manchon remonte parfois à plus de 2 m le long du stipe des individus les plus âgés. (A ce niveau, cependant, les racines qui le constituent sont mortes). Autour du palmier, de petits pneumatophores rougeâtres se dressent à quelques centimètres au-dessus de l'eau.

3.1.2. Le système racinaire

a) Les racines principales (racines d'ordre I)

Les « pinots » poussant en formations relativement denses, il ne nous a pas été possible d'en estimer la longueur mais il est vraisemblable qu'elle n'atteint pas celle des racines du « palmier-bâche ». Nous n'avons pas non plus mis en évidence une dorsiventralité caractérisée par un aplatissement, comme chez l'espèce précédente.

Les racines d'*Euterpe* sont couvertes, sur leurs parties exposées à l'air libre (manchon de la base du stipe), de minuscules organes coniques, blancs et d'aspect granuleux qui, comme nous le verrons, sont de petites racines spécialisées dans la fonction respiratoire. Nous leur avons donc donné le nom de *pneumatorhizes* (fig. 3-B et pl. II-B)

Les racines, après avoir atteint le niveau de l'eau deviennent horizontales et courent à faible profondeur sous l'humus, presque à la surface même du sol car elles sont pratiquement toute l'année recouvertes d'eau, donc mieux protégées que celles de *Mauritia* qui se localisent à une certaine profondeur (20 cm). Leur croissance paraît sympodiale par suite de la mortification périodique de l'apex. Enfin, elles portent des ramifications essentiellement sur leur face supérieure (fig. 3-B).

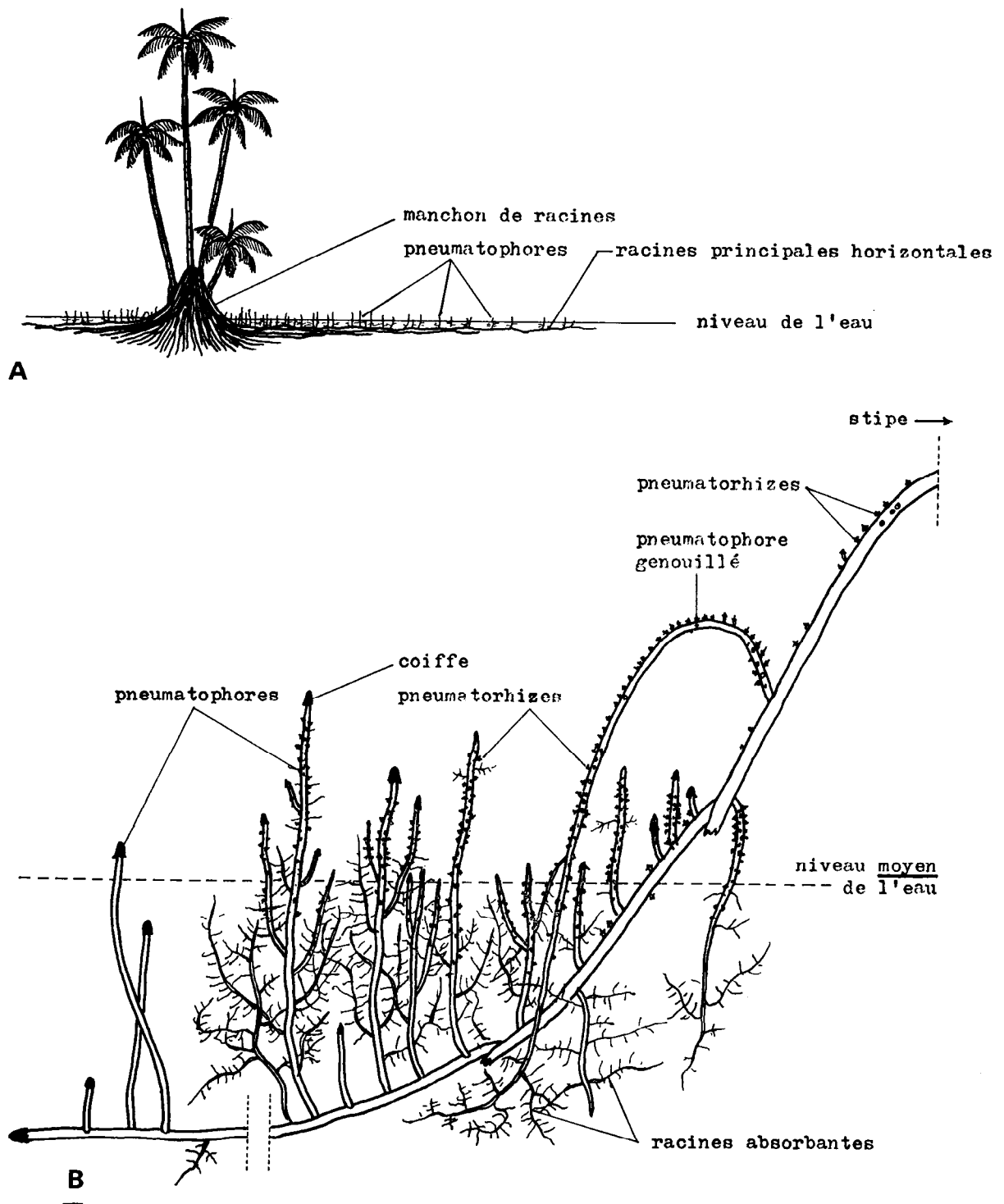


Fig. 3. — *Euterpe oleracea*

A : aspect d'ensemble d'un palmier ; B : racine principale horizontale avec pneumatophores, pneumatophores et racines absorbantes (x 0,5)

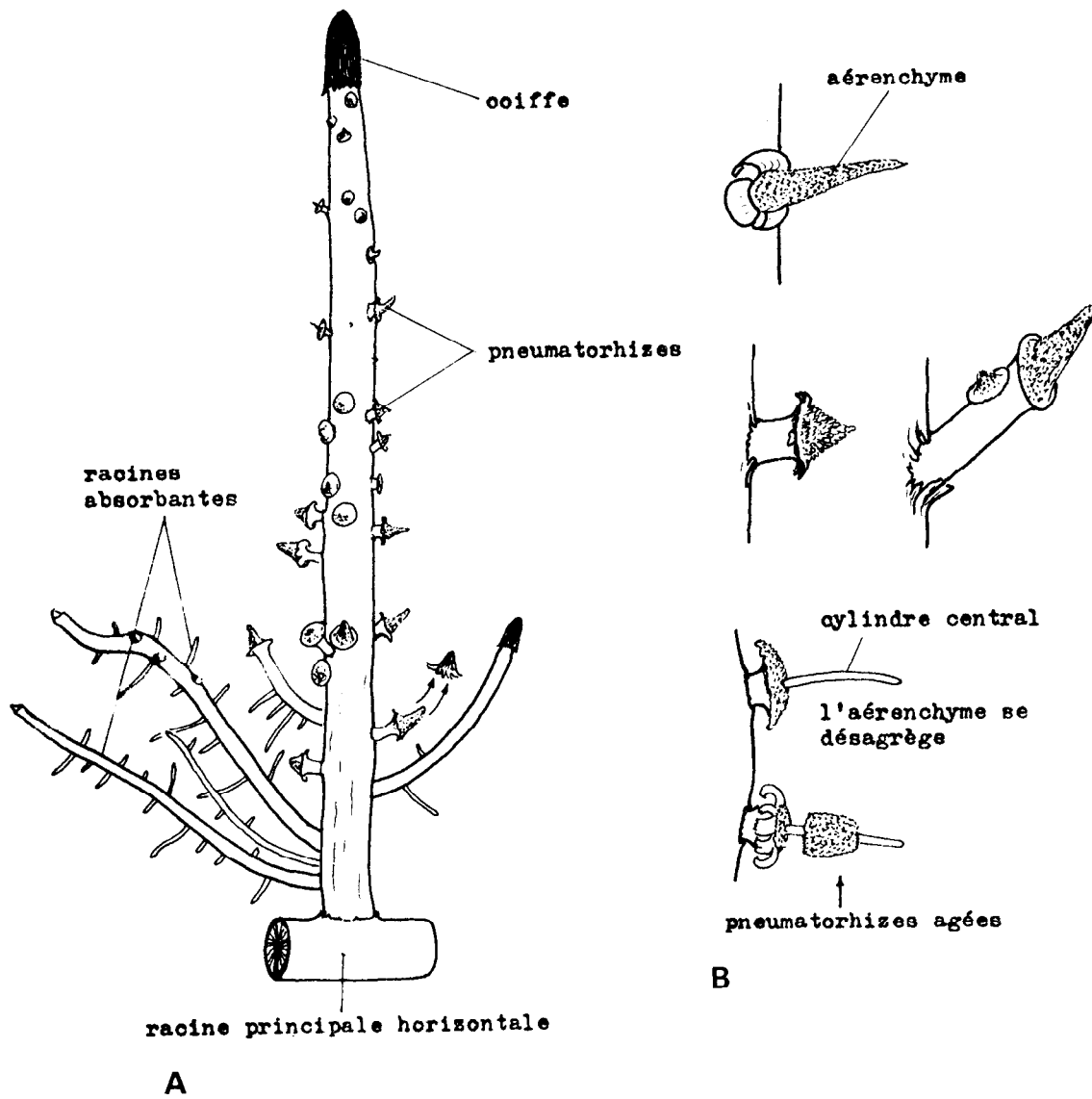


Fig. 4. — *Euterpe oleracea*
 A : pneumatophore ; B : quelques aspects des pneumatophores

b) *Les pneumatophores* (racines d'ordre II)

Issus des racines horizontales, leur géotropisme est négatif et ils se dressent au-dessus de l'eau. Comme pour le « palmier-bâche », on peut diviser leur étude en deux parties :

La *partie inférieure*, au-dessous de la surface de l'eau, est jaunâtre, lisse et porte de nombreuses ramifications d'ordre III et IV — racines absorbantes, capillaires — (fig. 3-B et fig. 4-A).

La *partie aérienne*, rouge et lisse, est beaucoup moins ramifiée que chez *Mauritia* et chaque pneumatophore reste en général solitaire (fig. 4-A et pl. II-A) Par contre, cette zone est recouverte d'un grand nombre de *pneumatophores*, identiques à celles de la partie aérienne des racines d'ordre I (fig. 4-B). Enfin, l'apex est protégé par une coiffe épaisse et brunâtre.

Nous avons remarqué, dans certains cas, particulièrement chez les pneumatophores dont la croissance se poursuit d'une manière anormalement longue, un changement brutal de signe du géotropisme à partir d'une certaine hauteur, aboutissant à la formation de racines aériennes genouillées. Ce phénomène se produit aussi chez les pneumatophores naissant au niveau de l'eau, ou même au-dessus, sur les racines du manchon (fig. 3-B).

Les fluctuations du niveau aquifère dans la pinotière étant fréquentes et, souvent, de forte amplitude, il n'y a pas de limite nette entre partie aérienne et partie inférieure : les pneumatophores empiètent sur le domaine des racines absorbantes et vice versa.

c) *Les pneumatophores* (racines d'ordres II, III et IV).

Leur nature est révélée par les coupes (fig. 5-A et pl. II-K) : ce sont de véritables radicules mais à croissance très limitée, ne dépassant guère 4 mm. pour les plus longues d'entre elles. Leur forme est conique et elles sont recouvertes d'un tissu blanc, lâche et poudreux. Les différents stades observés permettent de retracer les étapes de la formation des pneumatophores : la jeune racine, de formation endogène, traverse d'abord le cortex de l'axe mère, perce le rhizoderme et émerge à l'air libre. Très vite alors, l'apex meurt, la coiffe disparaît et l'extrémité éclate véritablement, exposant à l'air libre le tissu blanc précité (pl. II-B). Enfin, dans les vieilles pneumatophores, ce tissu, fragile, disparaît et il ne reste plus alors que le système vasculaire central qui se dresse comme un minuscule filament (fig. 4-B).

3.2. HISTOLOGIE

3.2.1. Généralités

Comme chez *Mauritia flexuosa*, dans les racines principales et les pneumatophores, le cylindre central est relativement petit et le cortex très développé avec de grandes lacunes aërières, sauf vers l'apex.

3.2.2. Histologie des pneumatophores et des pneumatophores

L'organisation est la même que dans les pneumatophores du « palmier-bâche » c'est-à-dire, de l'intérieur vers l'extérieur (fig. 5-A) :

— Un parenchyme médullaire plus ou moins sclérifié ;

— Des faisceaux conducteurs du xylème et de phloème accolés au péricycle (plus ou moins net) ;

— Un endoderme bien visible, lignifié ;

— Un parenchyme cortical où sont noyées des fibres lignifiées et des cellules scléreuses, formant des feuilletts rayonnants. On y retrouve aussi, comme chez *Mauritia*, vers l'apex du pneumatophore, des cellules à tannins disposées en files régulières — ainsi d'ailleurs que dans le parenchyme médullaire — (pl. II-M) ;

— Un manchon d'éléments allongés, subérisés et plus ou moins sclérifiés, ayant le même rôle protecteur et de soutien que chez *Mauritia flexuosa* (nous n'avons pu distinguer la zone subéroïde du manchon de sclérenchyme dans les coupes observées) ;

— Un rhizoderme cutinisé.

Enfin, les coupes faites au niveau d'une pneumatophore montrent que l'organisation de cette dernière est identique mais simplifiée par rapport à celle du pneumatophore. Les tissus les plus apparents sont (fig. 5-B et pl. II-K) :

— Le système vasculaire central (où le parenchyme semble très réduit et complètement sclérifié) ;

— Un parenchyme cortical uniforme, dépourvu d'éléments lignifiés et de grands méats rayonnants ;

— Un manchon de fibres lignifiées et subérisées très important en regard de la taille de la pneumatophore ;

— Le rhizoderme ;

— Enfin, toute la partie terminale, élargie, est occupée par l'aérenchyme, tissu blanc, lâche dont les cellules, mortes et lignifiées, ressemblent beaucoup à celles de l'aérenchyme des pneumatophores de *Mauritia* : parois épaisses, ornementées extérieurement, points de contact réduits, laissant de nombreuses lacunes entre les cellules (pl. II-L). L'origine parenchymateuse de l'aérenchyme ne fait aucun doute dans ce cas : en effet, ses cellules sont en files, dans le prolongement de celles du parenchyme cortical.

4. REMARQUES SUR LA STRUCTURE RACINAIRE D'AUTRES PALMIERS

Nous avons examiné, dans la mesure du possible, le système racinaire de tous les palmiers rencontrés en Guyane. Ces observations, plus ou moins incomplètes, demanderaient des précisions ultérieures.

4.1. ESPÈCES A PNEUMATOZONES

Mauritia martiana Spruce, plus petit que *Mauritia flexuosa*, est aussi beaucoup moins fréquent et les seuls exemplaires que nous ayons pu observer sont ceux du jardin botanique municipal. Les feuilles

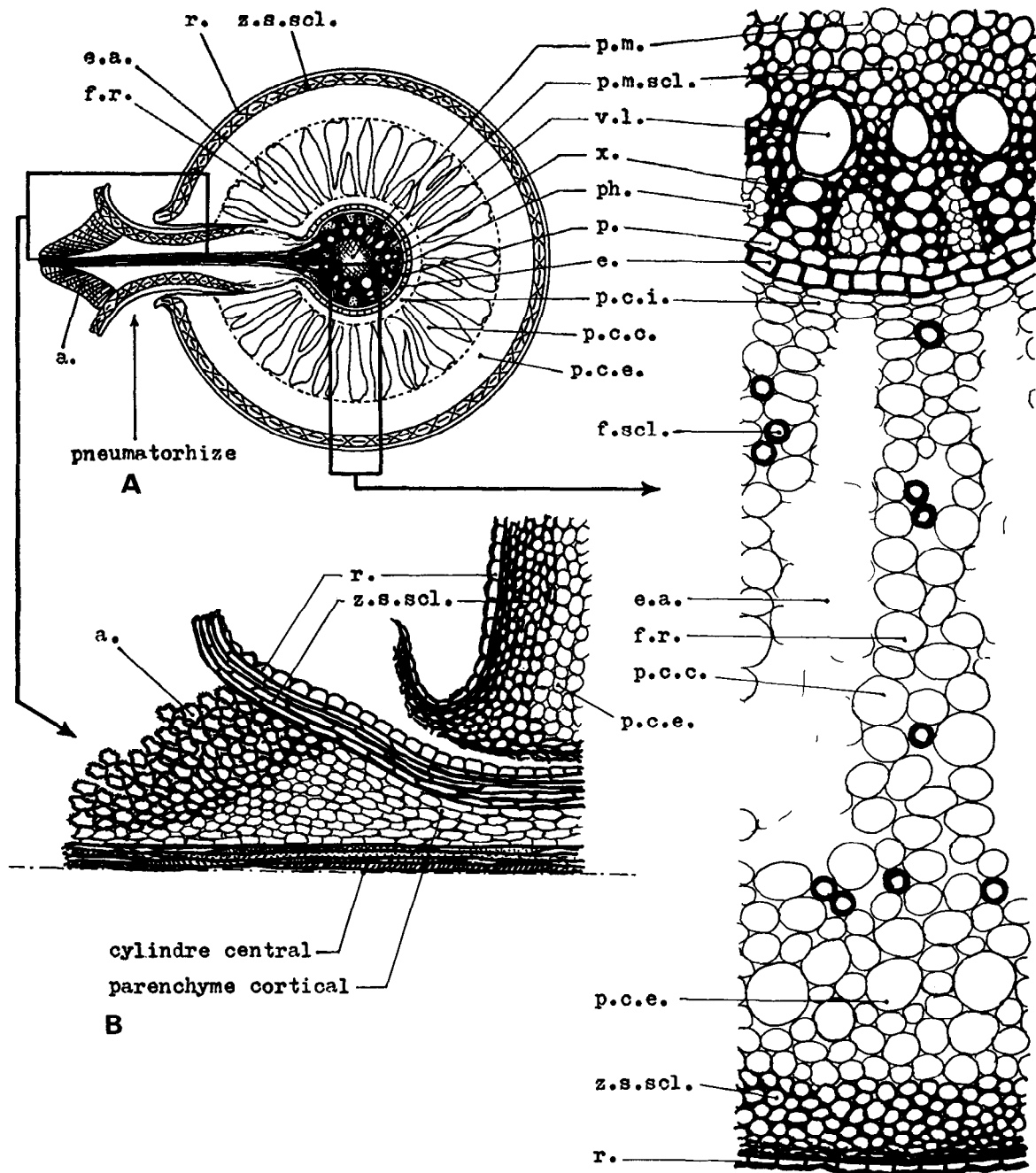


Fig. 5. — *Euterpe oleracea*

A : coupe transversale d'un pneumatophore ; B : coupe longitudinale d'une pneumatophore

a. : aerenchyme.
 e. : endoderme.
 e.a. : espaces aérifères.
 e.s. : éléments sécréteurs ou conducteurs (?).
 f.r. : feuillets rayonnants du parenchyme cortical central.
 f.scl. : fibres sclérifiées ou sclérites.
 p. : péricycle.
 p.c.c. : parenchyme cortical central.
 p.c.e. : parenchyme cortical externe.
 p.c.i. : parenchyme cortical interne.

ph. : phloème.
 p.m. : parenchyme médullaire.
 p.m.scl. : parenchyme médullaire sclérifié.
 r. : rhizoderme.
 r.r. : restes de rhizoderme.
 scl. : manchon de sclérenchyme.
 v.l. : vaisseau ligneux.
 x. : xylème.
 z.s.scl. : zone subéroïde sclérifiée.

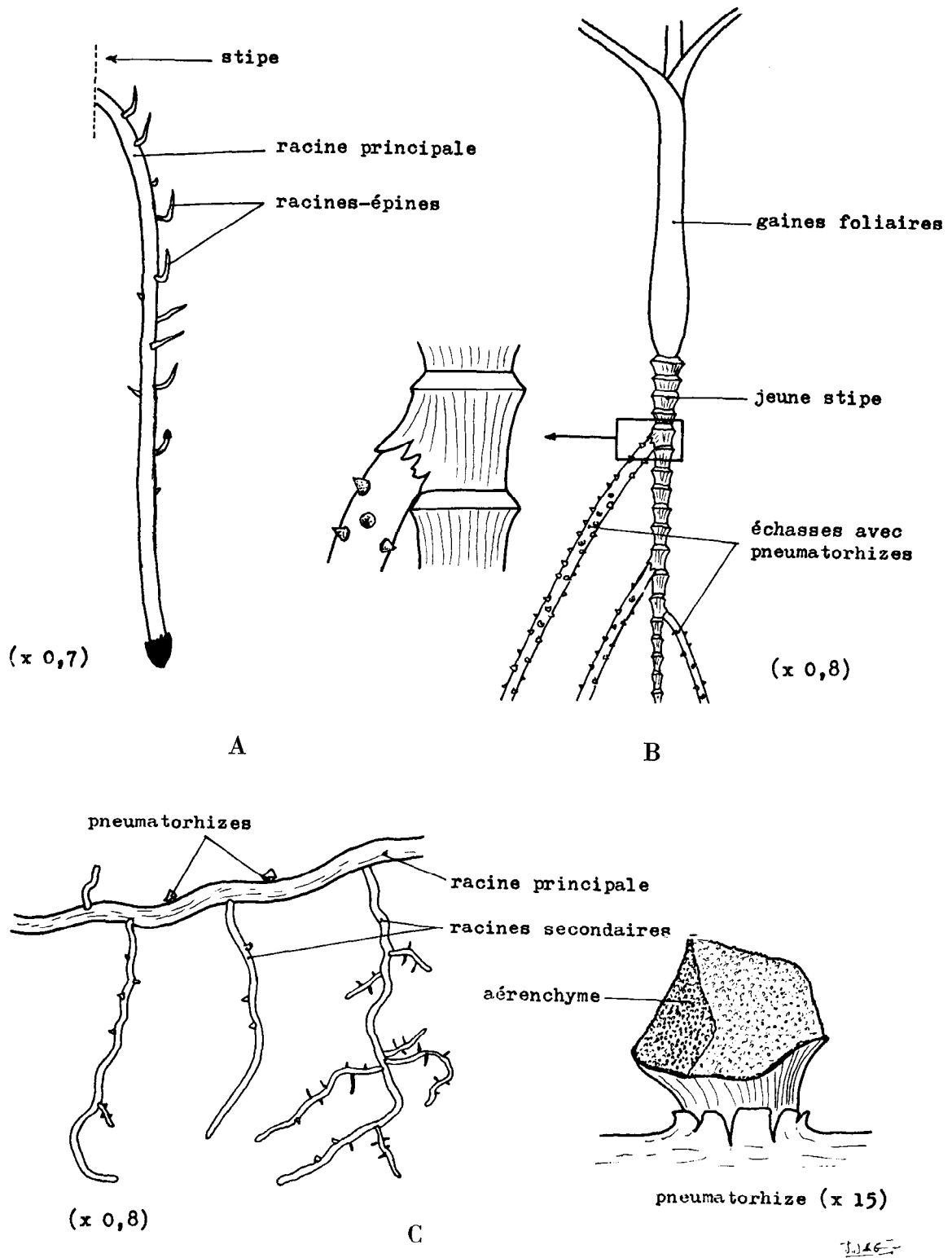


Fig. 6. — A : *Mauritia martiana* ; B : *Iriartea exorrhiza* (base d'un jeune palmier) ; C : *Cocos nucifera*

sont également palmées mais le stipe est plus grêle et a la particularité d'être recouvert d'épines de 2 à 5 cm. de long, parfois plus ou moins recourbées vers le haut (pl. I-F). A la base, contrairement au « palmier-bâche », les racines forment un volumineux manchon brun clair et sont pourvues des mêmes épines que le stipe (fig. 6-A). Ces épines sont en fait des radicelles mais à géotropisme quelconque, à croissance limitée, de même valeur morphologique que les pneumatophores. D'ailleurs, à partir du moment où les racines s'enfoncent dans le sol, elles ne portent plus d'épines mais de véritables pneumatophores, petits et peu abondants, munis d'« anneaux respiratoires », de pneumatozones, comme ceux de *Mauritia flexuosa*.

Dans de rares cas, nous avons pu observer de semblables « épines » sur le stipe de *Mauritia flexuosa*.

Raphia taedigera Mart. est également une espèce peu répandue en Guyane mais dont il existe quelques exemplaires au jardin botanique de l'ORSTOM. Bien qu'il y soit planté sur sol drainé, il émet de petits pneumatophores à pneumatozones qui se dressent dans l'herbe, au-dessus du sol, rigoureusement semblables extérieurement à ceux de *Mauritia* (pl. I-D et E). Ceci prouve bien que la formation de pneumatophores n'est pas due aux conditions du milieu (présence d'eau), mais que c'est un caractère interne, régi par le génôme et qu'il ne s'agit que d'une préadaptation à la vie en sol asphyxiant.

Nous avons eu l'occasion de vérifier que l'anatomie des pneumatophores est également identique à celle rencontrée chez *Mauritia*, avec toutefois un manchon de sclérenchyme, immédiatement sous-jacent à la zone subéroïde, plus net. Le péricycle est peu visible et le parenchyme médullaire sclérifié jusqu'au centre. L'aérenchyme est identique à celui du « palmier-bâche ». Comme dans les autres cas, les tannins sont abondants dans la coiffe et la région apicale du parenchyme.

4.2. ESPÈCES A PNEUMATORHIZES

Iriartea exorrhiza Mart. (« Awara-mon-père ») est un palmier poussant volontiers au bord de l'eau mais aussi sur les sols forestiers bien drainés. Sa caractéristique essentielle est de posséder de belles racines-échasses couvertes d'épines dures, coniques et vulnérantes (pl. II-D). Les racines les plus anciennes sont vers la base du faisceau d'échasses, les plus récentes apparaissent au sommet ; elles sont plus massives et contribuent à l'agrandissement du cône de sustentation (fig. 6-B et pl. II-C).

L'étude morphologique et anatomique des jeunes racines montre que les épines sont en fait des radicelles, des pneumatophores analogues à celles du « pinot », avec un aérenchyme poudreux et blanc. Par la suite, l'aérenchyme, au lieu de se désagréger, se lignifie et se consolide, aboutissant à la formation d'une épaisse couche indurée protégeant le parenchyme. La pneumatophore est alors devenue une épine (pl. II-E).

Chez le « cocotier », *Cocos nucifera* L., espèce pan-tropicale des rivages, il n'y a ni pneumatophores

ni racines-échasses, mais un faisceau de racines assez massives, au tracé sinueux et capricieux qui s'enfoncent dans le sable. Elles peuvent, selon T.A. DAVIS (1961), atteindre 25 m. Sur le fond velouté, rouge sombre de celles-ci, on distingue très nettement de petites pneumatophores peu abondantes, pyramidales, blanches, de 1 à 3 mm. de long (fig. 6-C et pl. II-G). Les racines secondaires qui sont semblables aux autres et qui prennent naissance sur elles portent aussi quelques rares pneumatophores (fig. 6-C).

Attalea regia (Mart.) W. Boer (« Maripa »), espèce commune en Guyane le long des fleuves et dans les formations secondaires du littoral, a des racines qui ne sont jamais visibles au-dessus du sol et il est nécessaire de dégager la base du stipe pour les observer. Elles sont sinueuses, grisâtres, bosselées, dures et lignifiées et portent de petites pneumatophores blanches (pl. II-H).

Les racines de *Bactris campestris* Mart. (petit palmier des savanes) sont ramifiées et couvertes de nombreuses pneumatophores blanches, aiguës (pl. II-I).

Dans le genre *Astrocaryum*, caractérisé par des palmiers très épineux, nous avons vu des pneumatophores chez trois espèces, en Guyane : *A. vulgare* Mart. (« Awara »), héliophyte des végétations secondaires et littorales, *A. paramaca* Mart. (« Counana ») et *A. sciophilum* (Miquel) Pulle (« Mourou-mourou ») qui sont toutes deux des espèces acaules ou presque du sous-bois des forêts primaires (pl. II-J).

Chez *Oenocarpus bacaba* Mart. (« Comou ») et *O. oligocarpa* (Gris.) W. Boer (« Patawa ») espèces forestières solitaires, les racines sont rectilignes, très dures, lignifiées et forment parfois un petit manchon à la base du stipe. Elles portent de nombreuses pneumatophores.

Chez beaucoup d'espèces de palmiers, les pneumatophores sont souvent plus ou moins alignées le long des racines, mais jamais aussi nettement que chez le « patawa » où nous avons remarqué une disposition régulière selon 4 génératrices (pl. II-F).

Enfin, nous avons également trouvé des pneumatophores sur les racines de *Desmoncus polyacanthos* Mart. (palmier lianescent des lisières), de *Geonoma deversa* (Poit.) Kunth (petite espèce des sous-bois) et du « palmier royal », ou « palmiste », *Roystonea oleracea* (Jacquin) Cook., originaire de Trinidad et des Barbades.

5. CONCLUSIONS

De cette étude se dégagent plusieurs faits essentiels :

Chez les deux espèces étudiées en détail ici, les pneumatophores portent des organes respiratoires qui ressemblent peu à ceux connus chez les *Dicotylédones*. D'autre part, les deux systèmes sont également très différents l'un de l'autre. Enfin, tous les palmiers mentionnés dans cette étude se rattachent, par la structure de leur appareil respiratoire racinaire, à l'un ou l'autre des deux types. Ceci est très important et prouve la grande stabilité de ces types et l'intérêt que leur structure peut présenter à des fins systématiques (Tableau I).

TABLEAU I
RÉPARTITION DES SOUS-FAMILLES DE PALMIERS
PARMI LES TYPES RESPIRATOIRES
RACINAIRES DÉCRITS

SYSTÈMES A PNEUMATORHIZES	Structure classique	<i>Arecoïdæ</i> : <i>Ænocarpus</i> , <i>Roystonea</i> , <i>Geonoma</i> , <i>Chamaedorea</i> . <i>Cocoïdæ</i> : <i>Cocos</i> , <i>Astrocaryum</i> , <i>Bactris</i> , <i>Attalea</i> , <i>Thrinax</i> , <i>Desmoncus</i> . <i>Caryotoïdæ</i> : <i>Caryota</i> .
		<i>Arecoïdæ</i> : <i>Euterpe</i> . <i>Cocoïdæ</i> : <i>Elaeis</i> .
		<i>Arecoïdæ</i> : <i>Iriartea</i> . (<i>Pandanaceae</i>)
SYSTÈMES A PNEUMATOZONES	Pneumatophores	<i>Lepidocaryoïdæ</i> : <i>Mauritia</i> , <i>Raphia</i> , <i>Metroxylon</i> . <i>Coryphoïdæ</i> : <i>Livistona</i> , (<i>Pritchardia</i> , <i>Chamaerops</i> ?). <i>Phœnicoidæ</i> : <i>Phœnix</i> .

En effet, chez *Mauritia flexuosa*, *M. martiana*, *Raphia taedigera* (d'après nos observations), *Raphia laurentii* et *Metroxylon sagus* (selon M. ERNOULD) ainsi que chez *Livistona* et *Phœnix* (L. JOST), on ne trouve que des pneumatophores à *pneumatozones*, c'est-à-dire dont les pneumatodes sont disposés en anneaux le long des racines. Or, tous ces palmiers appartiennent à trois sous-familles : *Lepidocaryoïdæ* pour les cinq premiers, *Coryphoïdæ*, et *Phœnicoidæ* respectivement pour les deux autres. D'après CORNER (1966), ces trois sous-familles, sauf, peut-être, celle des *Lepidocaryoïdæ* sont d'ailleurs, relativement voisines et assez primitives.

Par contre, nous avons trouvé des *pneumatorhizes* (petites racines respiratoires spécialisées faisant office de pneumatodes) chez *Cocos nucifera*, *Bactris campestris*, *Attalea regia*, *Desmoncus polyacanthos*, plusieurs espèces du genre *Astrocaryum*, *Elaeis guineensis* et *Thrinax* sp. (JOST), palmiers appartenant tous à la sous-famille des *Cocoïdæ*, ainsi que chez *Iriartea exorrhiza*, *Euterpe oleracea*, *Roystonea oleracea*, *Geonoma deversa*, *Ænocarpus bacaba*, *O. oligocarpa* et *Chamaedorea* sp. (JOST), tous de la sous-famille

des *Arecoïdæ* (voisine des *Cocoïdæ* dans la classification proposée par CORNER). Ces structures caractérisent donc hautement les taxons respectifs dont ils sont l'apanage.

Enfin, un troisième type, que nous n'avons pas observé mais qui est décrit par GATIN sur les plantules de *Borassus* est caractérisé par la présence simultanée, sur la jeune racine, de plaques « farineuses », de forme quelconque (qui pourraient se rapprocher des *pneumatozones*) et de zones gonflées et « farineuses » à la base hypertrophiée des radicelles absorbantes (que l'on assimilerait plutôt à des *pneumatorhizes* dont la croissance se serait poursuivie).

Si l'on admet que les premiers stades de l'ontogenèse illustrent des formes primitives au cours de la phyllogenèse, ce troisième type dont nous venons de faire état représenterait une organisation archaïque où les fonctions respiratoire et absorbante ne seraient pas encore assumées par des organes bien distincts. GATIN n'ayant étudié que des plantules, on ignore, en fait, de quel type de pneumatodes sont pourvus les *Borassus* à l'état adulte et l'on a tout lieu de penser qu'il s'agit de *pneumatozones*, étant donnée leur appartenance à la sous-famille des *Borassoidæ*, voisine des *Coryphoïdæ*.

Nos observations sur les plantules d'*Astrocaryum paramaca* nous ont apporté une seconde preuve de l'évolution des pneumatodes au cours de l'ontogenèse : en effet, sur la jeune racine issue d'une graine, les pneumatodes se présentent sous forme de radicelles dont seule la base est pourvue d'aérenchyme, l'apex poursuivant sa croissance pour former une radicelle absorbante (pl. II - N et O). Or, nous avons vu que, chez ce palmier adulte, les pneumatodes sont des *pneumatorhizes* tout à fait classiques, à croissance bien limitée.

Parallèlement à ces faits, on peut donc penser que l'ancêtre disparu possédait sur ses racines des pneumatodes mal définis, aussi bien à la base des radicelles que sous forme de plaques à la surface des racines principales, comme chez les plantules de *Borassus*. Il aurait donné naissance, par spécialisation ultérieure aux deux types actuellement répandus (fig. 7) :

Le type à *pneumatozones* en dériverait par regroupement en anneaux réguliers des pneumatodes en plaques (à l'origine irrégulières) et disparition des pneumatodes à la base des radicelles qui sont ainsi entièrement vouées à leur rôle d'absorption. Cette organisation correspond à des taxons relativement peu évolués (inflorescence fréquemment terminale, ovaire souvent apocarpique...)

Le type à *pneumatorhizes*, au contraire, en serait issu par disparition des pneumatodes en plaques et persistance des pneumatodes de la base des radicelles mais, en outre, avec répartition des fonctions sur 2 sortes de radicelles : certaines d'entre elles (le plus souvent immergées) ayant perdu leur pneumatode basal, les autres (le plus souvent à l'air libre) ayant perdu leur rôle d'absorption et étant spécialisées uniquement dans les échanges gazeux (*pneumatorhizes*, à croissance limitée). On le rencontre chez les sous-familles les plus évoluées.

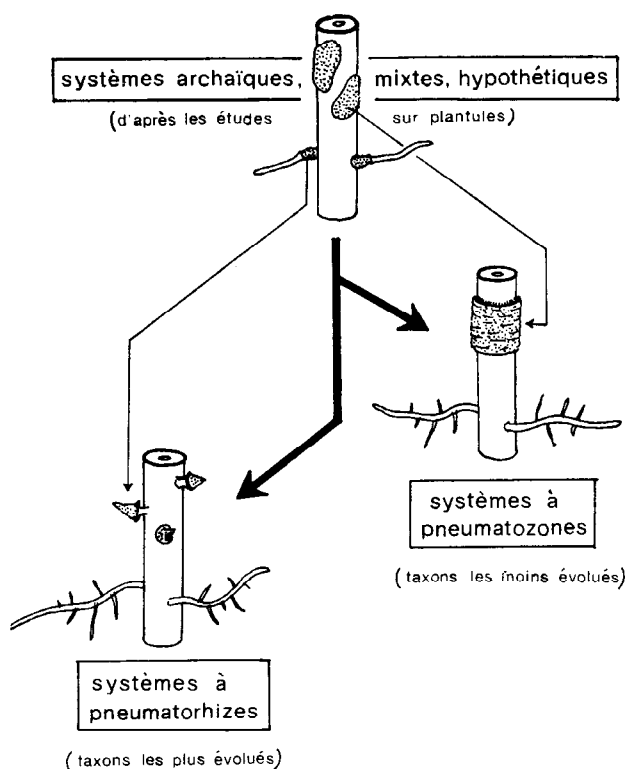


Fig. 7

Nous insistons sur le fait qu'il ne s'agit là que d'une hypothèse, basée sur un nombre trop restreint d'observations pour être solide. L'étude systématique des racines de nombreux palmiers et de leurs plantules devrait être entreprise pour l'étayer ou l'infirmier. Quoiqu'il en soit, on ne peut nier la qualité du critère taxinomique que constituent ces organes respiratoires racinaires, chez les palmiers.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 16 novembre 1972.

BIBLIOGRAPHIE

- ATTIMS (Y.), CREMERS (G.) — 1967 — Les radicules capillaires des palétuviers dans une mangrove de Côte d'Ivoire. *Andansonia*, sér. 2,4 : 547-551.
- CHAPMAN (V.J.) — 1944 — The morphology of *Avicennia nitida* Jacq. and the function of its pneumatophores. *J. Linn. Soc. Bot.*, 52 : 487-533.
- CORNER (E.J.H.) — 1966 — The Natural History of Palms. *Weidenfeld and Nicolson*, London, 493 p.
- DAVIS (T.A.) — 1959 — Pneumatophores (breathing roots) in coconut. Proceedings of the first Conference of Research Workers in India, Trivandrum.
- DAVIS (T.A.) — 1961 — Importance des racines aériennes du Cocotier (*Cocos nucifera*). *Oléagineux*, 11 : 653-661.

- ERNOULD (M.) — 1921 — Recherches anatomiques et physiologiques sur les racines respiratoires. *Mém. Acad. r. Belg. Cl. Sci.*, sér. 2, 6 : 1-52.
- FABER (F.C. von) — 1923 — Zur Physiologie der Mangroven. *Ber. dtsh. Bot. Gesell.*, 41 : 227-234.
- GATIN (G.L.) — 1907 — Observations sur l'appareil respiratoire des organes souterrains des palmiers. *Rev. gén. de Bot.*, 19 : 193-207.
- GATIN (G.L.) — 1907 — Sur le développement des pneumatodes des Palmiers et la véritable nature de ces organes. *C.R. Acad. Sci.*, 144 : 649-651.
- GOEBEL (K.) — 1886 — Über die Luftwurzeln von *Sonneratia*. *Ber. dtsh. Bot. Gesell.*, 4.
- GROOM (P.), WILSON (S.E.) — 1925 — On the pneumatophores of paludal species of *Amoora*, *Carapa* and *Heretiera*. *Ann. Bot. (London)* 39 : 9-24.
- HOFMAN (E.) — 1927 — Vergleichende anatomische Untersuchungen an rezenten Pneumatophoren von *Taxodium distichum* sowie an fossilen Pneumatophoren aus Parschlug in Steiermark. *Berg- u. hüttenm. Jb.*, 75 : 93-106.
- JOST (L.) — 1887 — Ein Beitrag zur Kenntniss der Athmungsorgane der Pflanzen. *Bot. Zeit.*, 37 : 601-606, 617-627, 633-642.
- KRAMER (P. J.), RILEY (W.S.), BANNISTER (T.T.) — 1952 — Gas exchange of cypress knees. *Ecology*, 33 : 117-121.
- KURTZ (H.), DEMAREE (H.) — 1934 — Cypress buttresses and knees in relation to water and air. *Ecology*, 15 : 36-41.
- MAC CARTHY (J.) — 1962 — The form and development of knee roots in *Mitragyna stipulosa*. *Phytomorphology*, 12 (1) : 20-30.
- OGURA (Y.) — 1940 — Mangrove and swamp plants. *Bot. Mag. Tokyo*, 54 : 389-404.
- OLDEMAN (R.A.A.) — 1969 — Etude biologique des pinotières de la Guyane française. *Cah. ORSTOM*, sér. Biol., no 10 : 3-18.
- PITOT (A.) — 1951 — Les « racines-échasses » de *Rhizophora racemosa* C.F.W. Meyer. *Bull. IFAN*, Dakar, 13 (4) : 979-1010.
- PITOT (A.) — 1958 — Rhizophores et racines chez *Rhizophora* sp. *Bull. IFAN*, Dakar, 20 (4) : 1103-1138.
- SCHENCK (H.) — 1889 — Über die Luftwurzeln von *Avicennia tomentosa* und *Laguncularia racemosa*. *Flora*.
- SCHOLANDER (P.F.), VAN DAM (L.), SCHOLANDER (S.I.) — 1955 — Gas exchange in the roots of mangroves. *Amer. J. Bot.*, 42 : 92-98.
- SCHOUTE (J.C.) — 1910 — Die Pneumatophoren von *Pandanus*. *Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg*, 3e suppl., 1ère part : 216-220.
- TOMLINSON (P.B.) — Anatomy of the Monocotyledons. II. Palmae. *Clarendon Press*, Oxford, 1961.
- TROLL (W.), DRACENDORFF (O.) — 1931 — Über die Luftwurzeln von *Sonneratia* Linn. f. und ihre biologische Bedeutung. Mit einem rechnerischen Anhang von Hans Fromherz. *Planta*, 13 : 311-473.

suite p. 22

LÉGENDE DE LA PLANCHE I

SYSTÈMES A PNEUMATOZONES

- A. — *Mauritia flexuosa* : racines principales et pneumatophores, à la base du palmier (x 0,5).
- B. — *Mauritia flexuosa* : détail des pneumatophores montrant l'alternance des zones lisses et des pneumatozones (x 1).
- C. — *Mauritia flexuosa* : racines principales, à la base d'un palmier, portant de petits pneumatophores ; les pneumatozones et les zones lisses sont ici étroites et serrées (x 0,7).
- D. — *Raphia taedigera* : pneumatophores, à la base d'un jeune palmier (x 0,4).
- E. — *Raphia taedigera* : détail d'un pneumatophore montrant la coiffe et l'alternance des zones lisses et des pneumatozones — 4 ici, dont une en partie cachée par la coiffe — (x 0,8).
- F. — *Mauritia martiana* : détail des « racines-épines », sur le stipe (x 0,2).
- G. — *Mauritia flexuosa* : détail de l'apex d'un pneumatophore montrant la coiffe et une pneumatозone (x 5).
- H. — *Mauritia flexuosa* : coupe longitudinale d'un pneumatophore au niveau d'une pneumatозone : au centre, paquet de sclérites, dans le parenchyme cortical ; en haut, à droite, les fibres sclérifiées et subérisées de la périphérie, puis l'aérenchyme aux cellules dressées, irrégulières.
- I. — *Mauritia flexuosa* : coupe transversale d'un pneumatophore au niveau d'une pneumatозone. Du centre (gauche) vers la périphérie (droite) : la région périphérique du parenchyme cortical ; des fibres très sclérifiées, laissant entre elles des cellules à paroi mince ; la zone subéroïde ; L'aérenchyme dont il ne subsiste, sur cette coupe, qu'un petit îlot montrant les deux couches de cellules allongées. Au sommet de cet îlot, on distingue un reste de rhizoderme.
- J. et K. — *Mauritia flexuosa* : détail des cellules de l'aérenchyme.

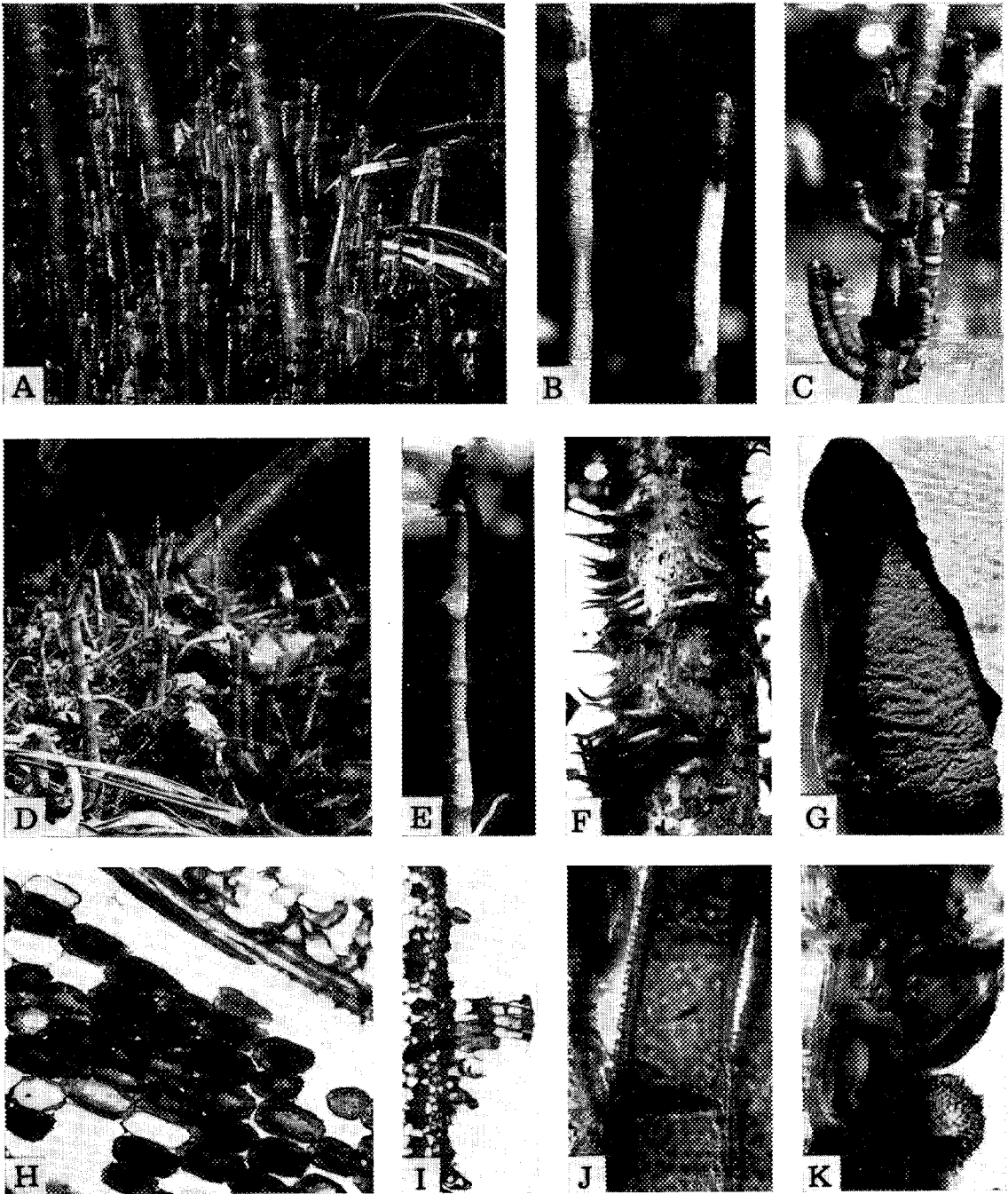


Planche I

LÉGENDE DE LA PLANCHE II

SYSTÈMES A PNEUMATORHIZES

- A. — *Euterpe oleracea* : pneumatophore dressé. On distingue nettement la coiffe et les pneumatorrhizes, blanches (x 0,5).
- B. — *Euterpe oleracea* : détail des jeunes pneumatorrhizes sur une racine principale, à la base du stipe. Celle du bas n'a pas encore « éclaté » ; les autres épanouissent déjà à l'air libre leur aerenchyme blanc et poudreux (x 2,5).
- C. — *Iriartea exorrhiza* : racines-échasses d'un jeune palmier portant quelques épines blanchâtres (pneumatorrhizes), visibles en bas, à droite. En haut, à gauche, apparaît une racine nouvellement formée dont la coiffe n'est pas tombée et qui ne possède pas encore de pneumatorrhizes (x 0,15).
- D. — *Iriartea exorrhiza* : sommet du cône d'échasses d'un palmier âgé (x 0,1).
- E. — *Iriartea exorrhiza* : détail d'une racine âgée : les pneumatorrhizes se sont lignifiées et transformées en épines (x 0,5).
- F. — *Enocarpus oligocarpa* : racine principale portant des pneumatorrhizes disposées régulièrement selon quatre génératrices — deux sont visibles ici — (x 1,2).
- G. — *Cocos nucifera* : racine principale et pneumatorrhizes (x 1,5).
- H. — *Attalea regia* : racine principale âgée montrant quelques pneumatorrhizes dont l'aerenchyme s'est désagrégé et a disparu. Il ne reste plus, dressé au centre de chacune d'elles, que le système vasculaire (x 2).
- I. — *Bactris campestris* : racine secondaire avec de nombreuses pneumatorrhizes (x 1).
- J. — *Astrocaryum sciophilum* : racine principale portant quelques pneumatorrhizes (x 1,3).
- K. — *Euterpe oleracea* : coupe longitudinale d'une pneumatorrhize montrant le système vasculaire, au centre, entouré du parenchyme cortical et du manchon périphérique, lignifié et subérisé, évasé en entonnoir dans sa partie extérieure au pneumatophore. L'aerenchyme qui forme le cône apparaît nettement en sombre sur la photo (x 12).
- L. — *Euterpe oleracea* : détail de l'aerenchyme, tissu lâche, très lacuneux, dont les cellules sont en files, dans le prolongement de celles du parenchyme cortical.
- M. — *Euterpe oleracea* : coupe longitudinale d'un pneumatophore (région apicale) : cellules à tannins (en sombre sur la photo) allongées (à droite), en files (au centre) et isolées (à gauche).
- N et O. — *Astrocaryum paramaca* : jeune plantule montrant, sur la racine, des radicules pourvues de pneumatodes à leur base (x 0,6 et x 1,2).

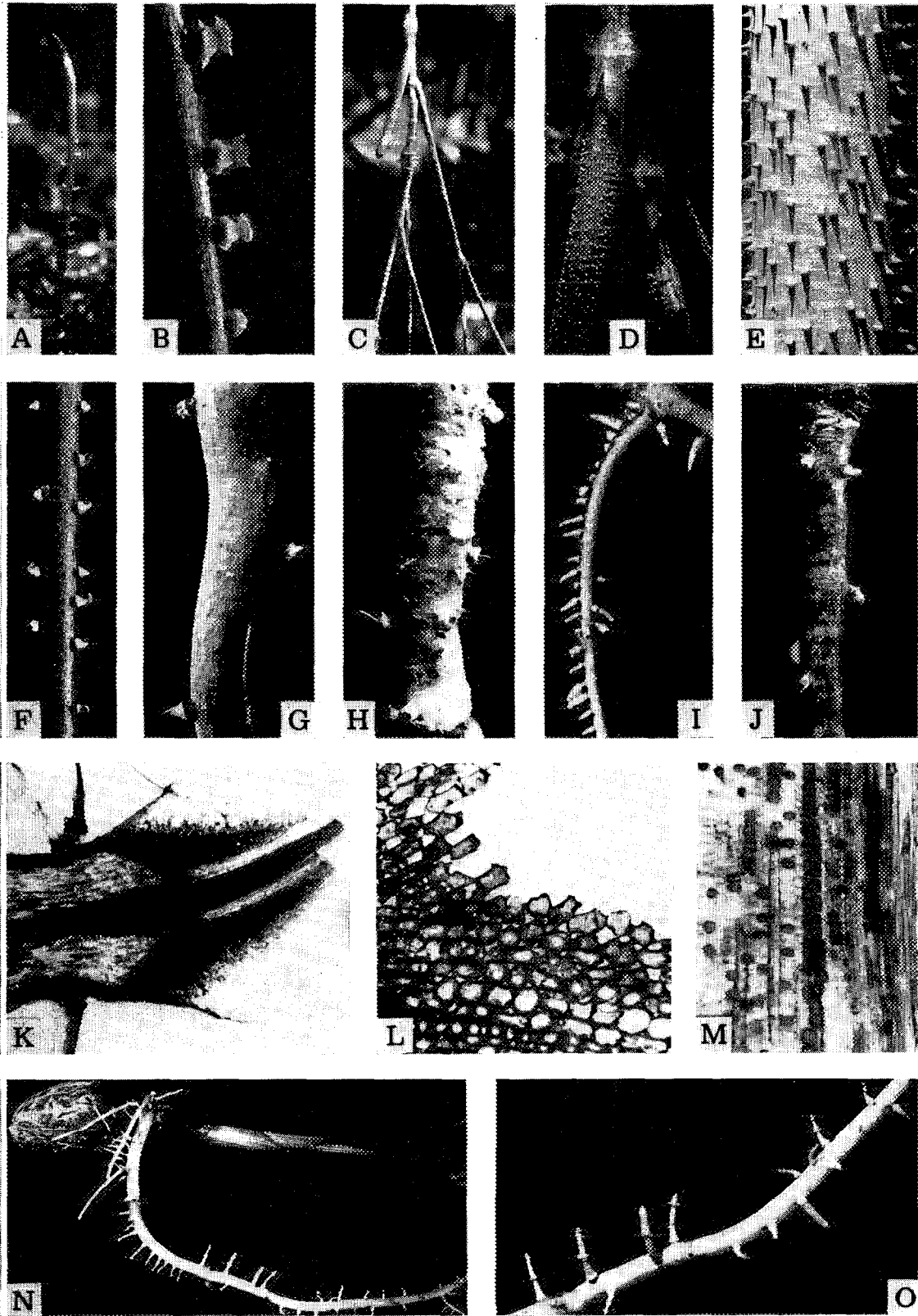


Planche II

- WARMING (E.) — 1883 — *Rhizophora mangle*. *Engl. Jahrb.*, 4 : 519-548.
- WESTERMAIER (M.) — 1900 — Zur Kenntniss der Pneumatophoren. *Bot. Untersuh. im Aufschlufs an eine Tropenreise*.
- WHITEFORD (L.A.) — 1956 — A theory on the formation of cypress knees. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 72 : 80-83.
- WIELER — 1898 — Die Function der Pneumatoden und des Aerenchyme. *Jahrb. für Wissensch. Bot.*, 32 : 503-524.
- WILSON (W.P.) — 1889 — The production of aerating organs on the roots of swamp and other plants. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, 41 : 67-69.
- WRIGHT (J.O.) — 1951 — Unusual features of the root system of the oil-palm in West Africa. *Nature*, 168, 748.