# ALTERNANCE DE CATAPHYLLES ET DE FEUILLES ASSIMILATRICES CHEZ LES *ARACEAE*: IMPLICATIONS ÉCOLOGIQUES

Patrick BLANC

Laboratoire de Botanique tropicale, Université Pierre et Marie CURIE (Paris VI), 12 rue Cuvier, 75005 PARIS [1].

## SUMMARY

The morphological and adaptive significance of alternative levels, characterized either by cataphylls or by photosynthetic leaves, is shown in the family *Araceae*. Within a single plant, the cataphyll levels allow a fragmentation of the photosynthetic sites. This dissociation is realized along vertical or horizontal planes, and may be spatial or temporal; spatial dissociation occurs by actual splitting of the short axis (splitting of bulbils); temporal dissociation occurs both in wet tropical climatic zones (with no or little change through the year), and in dry tropical or temperate climatic zones with a seasonal stress (dry or cold season). The alternating levels of cataphylls and photosynthetic leaves is interpreted as an adaptation to low light intensity under the canopy, secondarily, to a dry season, and thirdly to a cold season. Cataphyllar levels may be related to normal growth, or to vegetative propagation.

Les *Araceae* forment, le long de leur tige, deux types de pièces foliaires: des cataphylles et des feuilles assimilatrices. Les cataphylles sont des feuilles réduites à la gaine; elles entourent complètement la tige au niveau du nœud. La préfeuille d'un axe est toujours une cataphylle mais d'autres cataphylles peuvent être formées pendant la croissance végétative d'un axe, intercalées entre des feuilles assimilatrices. Ces deux types de pièces foliaires présentent d'importantes différences biologiques: la feuille assimilatrice, constituée d'une gaine, un pétiole et un limbe, persiste en tant qu'organe structuré et chlorophyllien pendant un laps de temps prolongé alors que la cataphylle disparaît (caduque) ou change de structure rapidement en se nécrosant (marcescente); la cataphylle n'est toujours que faiblement chlorophylienne et cela pendant un laps de temps très court. Les principales traces d'existence de la cataphylle sont la cicatrice qu'elle laisse sur la tige et les entre-nœuds qui la séparent de la pièce foliaire précédente et de la pièce foliaire suivante: ces traces sont la conséquence de l'initiation méristématique qui est la même pour une cataphylle et pour une feuille assimilatrice. Ainsi, c'est la tige, par son allongement, qui est marquée par la formation d'une cataphylle. Sur une tige, plus le nombre de cataphylles successives sera important et plus les feuilles assimilatrices situées de part et d'autre du niveau à cataphylles seront éloignées. Cet éloignement a pour conséquence directe l'exploitation d'espaces lumineux différents par les feuilles assimilatrices qui sont séparées par cette portion de tige vide d'organe assimilateur.

Les feuilles assimilatrices peuvent se succéder de façon continue le long d'un axe, leur ensemble formant un niveau assimilateur continu; les cataphylles n'existent, dans ce cas, qu'en tant que préfeuilles d'axes; cette croissance caractérise de nombreuses espèces (cf. BLANC, 1978). Chez *Philodendron* et *Anthurium*, la tige est constituée par un enchaînement linéaire d'articles monophylles qui forment une (*Philodendron*) ou deux

[1] L'auteur remercie F. HALLÉ pour la lecture critique du manuscrit et A. ROUSTEAU pour l'aide apportée à la réalisation finale des illustrations.

croissance caractérise de nombreuses espèces (cf. BLANC, 1978). Chez *Philodendron* et *Anthurium*, la tige est constituée par un enchaînement linéaire d'articles monophylles qui forment une (*Philodendron*) ou deux (*Anthurium*) cataphylles, une seule feuille assimilatrice et une inflorescence terminale (cf. ENGLER, 1877). Dans ce cas, il y a bien alternance de cataphylles et de feuilles assimilatrices le long d'une même tige mais l'alternance régulière d'un seul représentant de chaque type de pièce foliaire, ainsi que la réduction des entre-nœuds, n'entraînent pas une dissociation des niveaux assimilateurs. En fait, lorsqu'il y a dissociation des niveaux assimilateurs par des niveaux cataphyllaires, chaque niveau assimilateur peut être représenté par:

— une branche constituée d'un ensemble de feuilles petites, proches les unes des autres, mais ne se recouvrant pas. L'espace utilisé pour l'assimilation chlorophylienne est alors un plan horizontal;

— un manchon continu de feuilles entières ou découpées disposées le long d'un axe vertical; c'est généralement une liane plaquée à un tronc d'arbre. L'espace utilisé pour l'assimilation chlorophylienne s'inscrit dans une fraction de cylindre vertical;

— une rosette de feuilles entières dont les limbes se répartissent dans tout l'espace disponible à partir de la zone d'insertion commune. L'espace défini par les feuilles correspond à une demi-sphère posée sur le sol ou contre un tronc d'arbre;

— une feuille isolée dont le pétiole est souvent long et le limbe disposé horizontalement; le limbe peut être entier ou, très souvent, découpé en segments pouvant être très nombreux. L'espace défini par le limbe est un plan horizontal, souvent proche du cercle.

Le déplacement des niveaux assimilateurs peut s'effectuer dans l'espace et, dans ce cas, plusieurs niveaux assimilateurs seront présents simultanément, séparés par les niveaux cataphyllaires; mais ce déplacement peut également s'effectuer dans le temps et le niveau cataphyllaire permettra alors la succession des niveaux assimilateurs dans le temps, mais au même endroit.

## I. — DÉPLACEMENT VERTICAL DANS L'ESPACE

Les cataphylles sont sur un axe vertical à croissance ascendante et, périodiquement, les niveaux cataphyllaires sont séparés par des niveaux assimilateurs disposés horizontalement. Cette stratégie n'a été rencontrée que chez des espèces lianescentes dont la tige est plaquée à un support vertical par des racines adventives.

### *1. — Rosettes (Pl. I, 1)* [2]

Ce cas se rencontre chez des espèces épiphytes du genre *Philodendron* dont les rosettes de feuilles assimilatrices, à entre-nœuds courts, sont séparées par des flagelles ascendants ne portant que des cataphylles; la dynamique de croissance de *Philodendron linnaei*, une espèce guyanaise, a déjà été décrite (BLANC, 1980). La germination a lieu sur un tronc, souvent près du sol, puis les rosettes se succèdent vers le haut, espacées de un à trois mètres. Ainsi, la lumière atteint chaque niveau assimilateur latéralement et les surfaces assimilatrices ne se recouvrent pas. La floraison apparaît à l'intérieur des rosettes de feuilles assimilatrices situées dans la couronne de l'arbre.

### *2. — Feuilles isolées (Pl. I, 2)*

Plusieurs espèces des genres *Rhaphidophora* et *Amydrium* présentent ce mode de croissance. *Amydrium medium* est une espèce très fréquente dans le bois des forêts denses humides de la région malaise; cette

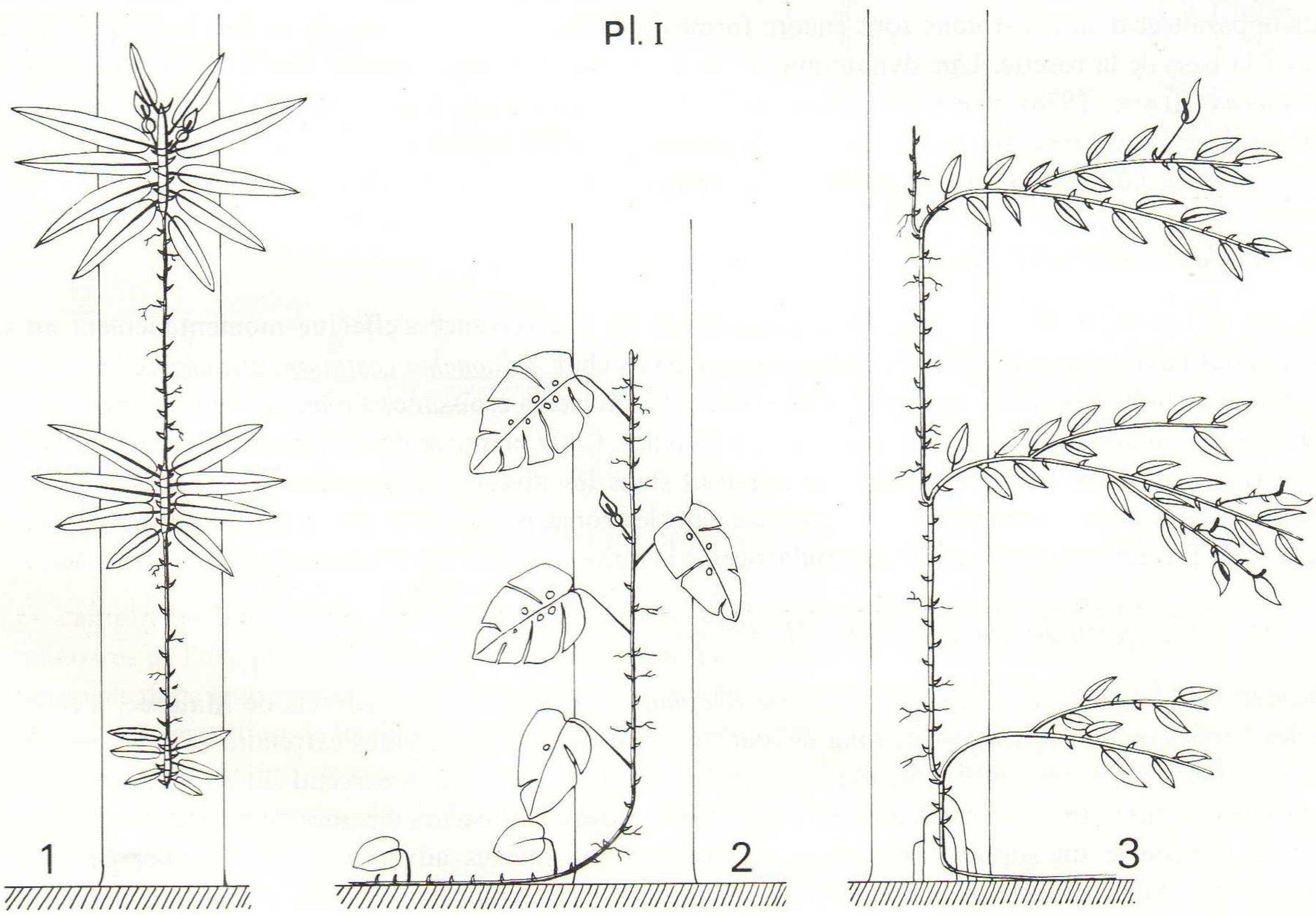
[2] Les échantillons de référence sont déposés au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

fréquence est vraisemblablement liée à l'efficacité de son système de colonisation. La germination a lieu au sol et les premières pièces foliaires sont des cataphylles. La tige grimpe verticalement sur les rochers et les bases de troncs d'arbres en se fixant par les racines adventives. Les feuilles assimilatrices sont émises isolément et de façon irrégulière: elles sont séparées les unes des autres par un nombre variable de cataphylles (de l'ordre de deux à huit); habituellement, le nombre de cataphylles émises entre deux feuilles assimilatrices diminue lorsque la plante s'élève sur le support. Les limbes foliaires sont toujours suffisamment espacés et leurs zones de captation de la lumière ne se recouvrent pas. Très souvent, la tige se développe également au sol et les limbes sont alors séparés horizontalement. La floraison apparaît à l'intérieur d'un niveau cataphyllaire.

### *3.— Branches plagiotropes (Pl. I, 3)*

*Pothos oxyphyllus*, une espèce du sous-bois de la forêt dense humide de Sumatra, germe au sol et forme un axe qui se fixe à un support vertical par ses racines adventives. Cet axe orthotrope ne forme que des cataphylles puis se détache du support, devient plagiotrope et émet des feuilles assimilatrices. Au niveau du coude formé par le détachement de la branche, un relais de croissance orthotrope apparaît, se plaque au support par ses racines adventives et n'émet, à son tour, que des cataphylles; il se détache un à deux mètres au-dessus, formant des feuilles assimilatrices. La plante se présente donc physionomiquement sous forme d'une tige principale plaquée le long du tronc, ne portant que des cataphylles avec, périodiquement, des branches latérales horizontales et feuillées, séparées les unes des autres de un à deux mètres. Les branches porteuses de feuilles assimilatrices se ramifient et s'étalent ainsi dans le plan horizontal; les feuilles assimilatrices d'une

Pl. I: Déplacement vertical dans l'espace des niveaux à feuilles assimilatrices. 1) *Philodendron linnaei* Kunth (d'après BLANC, 1980); 2) *Amydrium medium* (Zoll. et Mor.) Nicolson; 3) *Pothos oxyphyllus* Miq...



même branche ne se recouvrent donc pas. L'espace séparant deux niveaux assimilateurs permet à la lumière de pénétrer latéralement et d'éclairer ainsi tous les niveaux. La floraison intervient à l'intérieur des niveaux assimilateurs mais les inflorescences sont fréquemment séparées des feuilles par des cataphylles. Le mode de croissance particulier de cette espèce entraîne son appartenance au modèle architectural de MANGENOT, ce modèle n'étant observé chez aucune autre Monocotylédone (cf. CASTRO DOS SANTOS, 1981).

## II. — DÉPLACEMENT HORIZONTAL DANS L'ESPACE

Les cataphylles sont sur un axe horizontal et séparent les niveaux assimilateurs émis de façon périodique le long d'axes verticaux. L'essentiel du développement de la plante se fait dans le plan horizontal et en contact direct avec le sol, entraînant un enracinement adventif continu; ce déplacement horizontal des niveaux assimilateurs est très souvent lié à la multiplication végétative.

### *1. — Rosette (Pl. II, 1)*

Les rosettes de feuilles assimilatrices séparées entre elles par des axes horizontaux, n'émettant que des cataphylles, se rencontrent souvent chez les espèces aquatiques ou de sites très humides. Les axes porteurs de cataphylles sont des stolons et il s'agit alors de multiplication végétative puisque chaque rosette devient indépendante grâce au développement de son propre système racinaire adventif. *Cryptocoryne ciliata* est une espèce de la mangrove du Sud-Est asiatique; elle forme des clones très importants s'étendant uniquement grâce au système de stolons: à la base d'une rosette de feuilles, un méristème axillaire se développe en axe grêle souterrain, à croissance horizontale et n'émettant que des cataphylles; après avoir parcouru une distance de 0,5 m à 1 m, l'extrémité de l'axe se redresse et forme une rosette de feuilles assimilatrices; un stolon axillaire de relais apparaît et d'autres stolons sont encore formés ultérieurement, toujours issus de bourgeons latéraux situés à la base de la rosette. Une dynamique de croissance comparable avait été décrite chez *Montrichardia arborescens* (BLANC, 1978), une espèce peuplant les berges des rivières de Guyane mais présentant une tige verticale développée avec une touffe de feuilles terminales. Chez les espèces présentant cette alternance de rosettes et de stolons, la floraison apparaît à l'intérieur de la rosette de feuilles assimilatrices.

### *2. — Feuilles isolées (Pl. II, 2)*

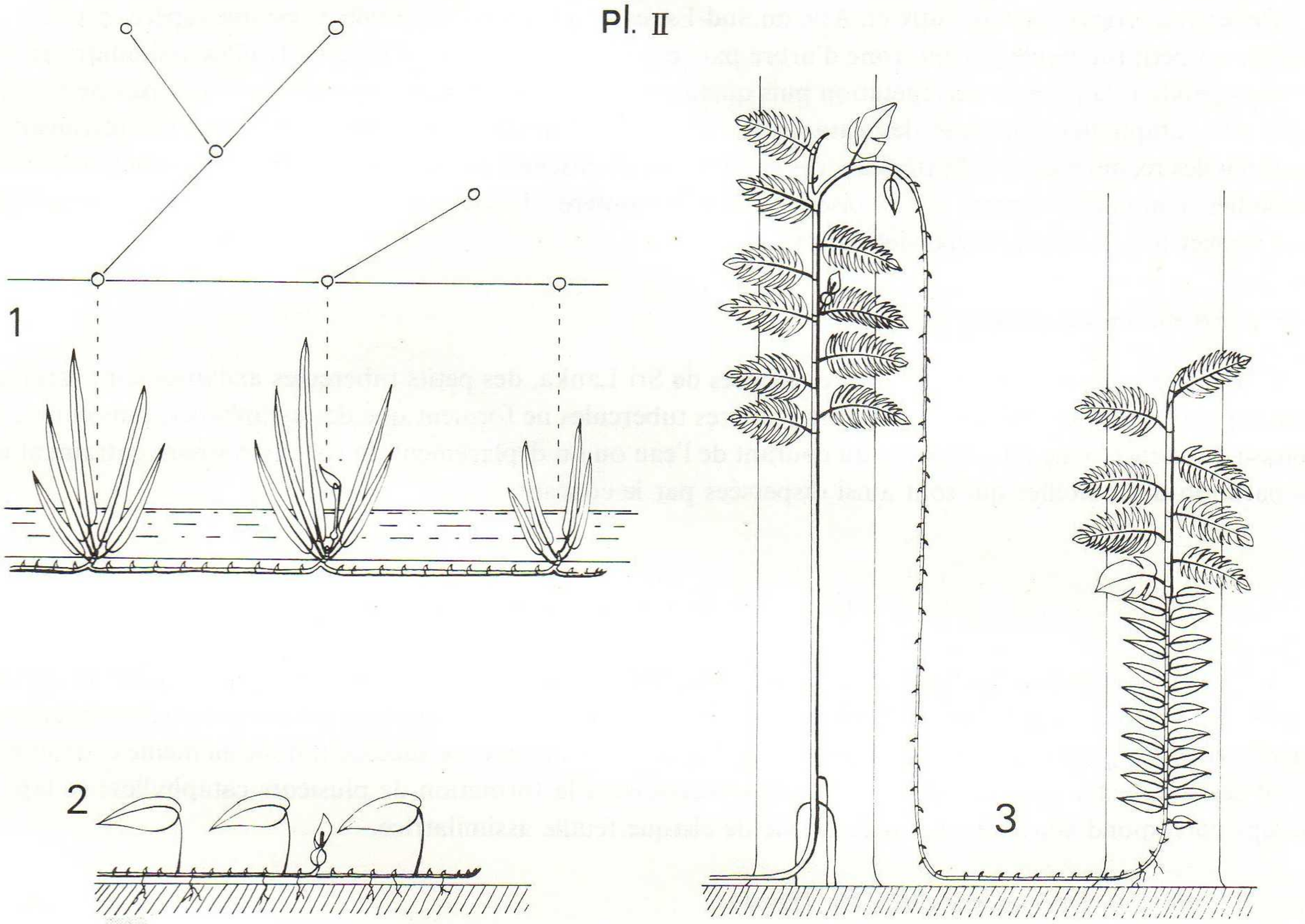
Ce cas se rencontre chez des espèces lianescentes dont la croissance s'effectue momentanément au sol, comme nous l'avons montré chez *Amydium medium*. Mais chez *Aglaonema costatum*, une espèce herbacée du sous-bois des forêts tropicales asiatiques, fréquemment cultivée, la croissance s'effectue toujours par émission de feuilles assimilatrices séparées par plusieurs cataphylles. Cette plante se développe horizontalement, la tige étant couchée dans la litière. La floraison apparaît dans les niveaux cataphyllaires. *Alocasia beccarii*, de Malaisie, présente cette dynamique de croissance dans les zones particulièrement sombres du sous-bois alors qu'elle peut former plusieurs feuilles assimilatrices à la suite dans des sites moins sombres.

### *3. — Manchon vertical de feuilles (Pl. II, 3)*

De nombreuses espèces lianescentes, comme *Rhaphidophora korthalsii*, des forêts de Malaisie, n'émettent que des feuilles assimilatrices tout le long de leur tige. Lorsque la tige atteint l'extrémité de son support, ou qu'elle se détache accidentellement, elle se transforme en flagelle qui redescend au sol, n'émet que des cataphylles, et parcourt une distance parfois très longue (jusqu'à plusieurs dizaines de mètres) avant que son extrémité rencontre un support vertical et se fixe par des racines adventives pour former des feuilles assimilatrices. Ainsi, chaque manchon de feuilles assimilatrices recouvrant un tronc d'arbre se trouve séparé

d'un autre manchon, et donc d'un autre arbre, par le flagelle porteur de cataphylles. La floraison intervient à l'intérieur du manchon de feuilles assimilatrices. Là encore, l'axe porteur de cataphylles est lié à la multiplication végétative puisque chaque tige située sur un tronc d'arbre peut poursuivre son développement indépendamment de la nouvelle plante formée à l'extrémité du flagelle.

Pl. II: Déplacement horizontal dans l'espace des niveaux à feuilles assimilatrices. 1) *Cryptocoryne ciliata* Fisch.; 2) *Aglaonema costatum* N.E. Br.; 3) *Rhaphidophora korthalsii* Schott.




## III. — Déplacement par rupture

Les cataphylles sont formées sur des axes courts, à l'intérieur de l'espace exploité par les feuilles assimilatrices de l'axe principal, porteur des axes courts. Les axes courts, correspondant alors à des bulbilles, sont bloqués dans leur croissance après avoir formé ces quelques cataphylles protectrices; la reprise de leur croissance et l'apparition de feuilles assimilatrices n'interviendront qu'après séparation de la bulbille, c'est-à-dire que les feuilles assimilatrices n'apparaîtront que lorsque les volumes d'exploitation de la bulbille et de la plante-mère seront dissociés. La formation des cataphylles est donc ici liée à un autre processus de multiplication végétative.

### *1.— En milieu terrestre (Pl. III, 1)*

Des espèces tubérisées, particulièrement dans les genres *Amorphophallus* et *Dracontium*, présentent des bulbilles sur la face supérieure de leur tubercule; chez *Dracontium asperum*, ces bulbilles sont disposées de façon sériée à l'aisselle des pièces foliaires et elles peuvent être très nombreuses. Elles affleurent souvent à la surface du sol et se détachent lors de perturbations: dessèchement et réhydratation du sol, passage d'animaux...

### *2.— En milieu aérien (Pl. III, 2)*

*Remusatia vivipara* se rencontre en Asie du Sud-Est et en Afrique occidentale. C'est une espèce épiphyte qui forme un petit tubercule fixé au tronc d'arbre par ses racines adventives. Plusieurs feuilles assimilatrices sont émises pendant la période de végétation puis quelques axes grêles axillaires apparaissent, ces axes ne formant que des cataphylles; chacune des cataphylles axille une bulbille constituée d'un axe court recouvert de cataphylles recourbées vers l'extérieur; ces cataphylles en crochets permettent une dispersion épizoochore des bulbilles, vraisemblablement par les oiseaux et les mammifères. La très vaste aire de répartition de cette espèce est à relier à ce mode de dispersion végétative.

### *3.— En milieu aquatique (Pl. III, 3)*

Chez *Cryptocoryne walkeri* et d'autres espèces de Sri Lanka, des petits tubercules axillaires sont formés là où apparaîtraient les stolons d'autres espèces; ces tubercules ne forment que des cataphylles, puis entrent en phase de latence. Une perturbation du courant de l'eau ou un déplacement du sol environnant entraînent une séparation des bulbilles qui sont ainsi dispersées par le courant.

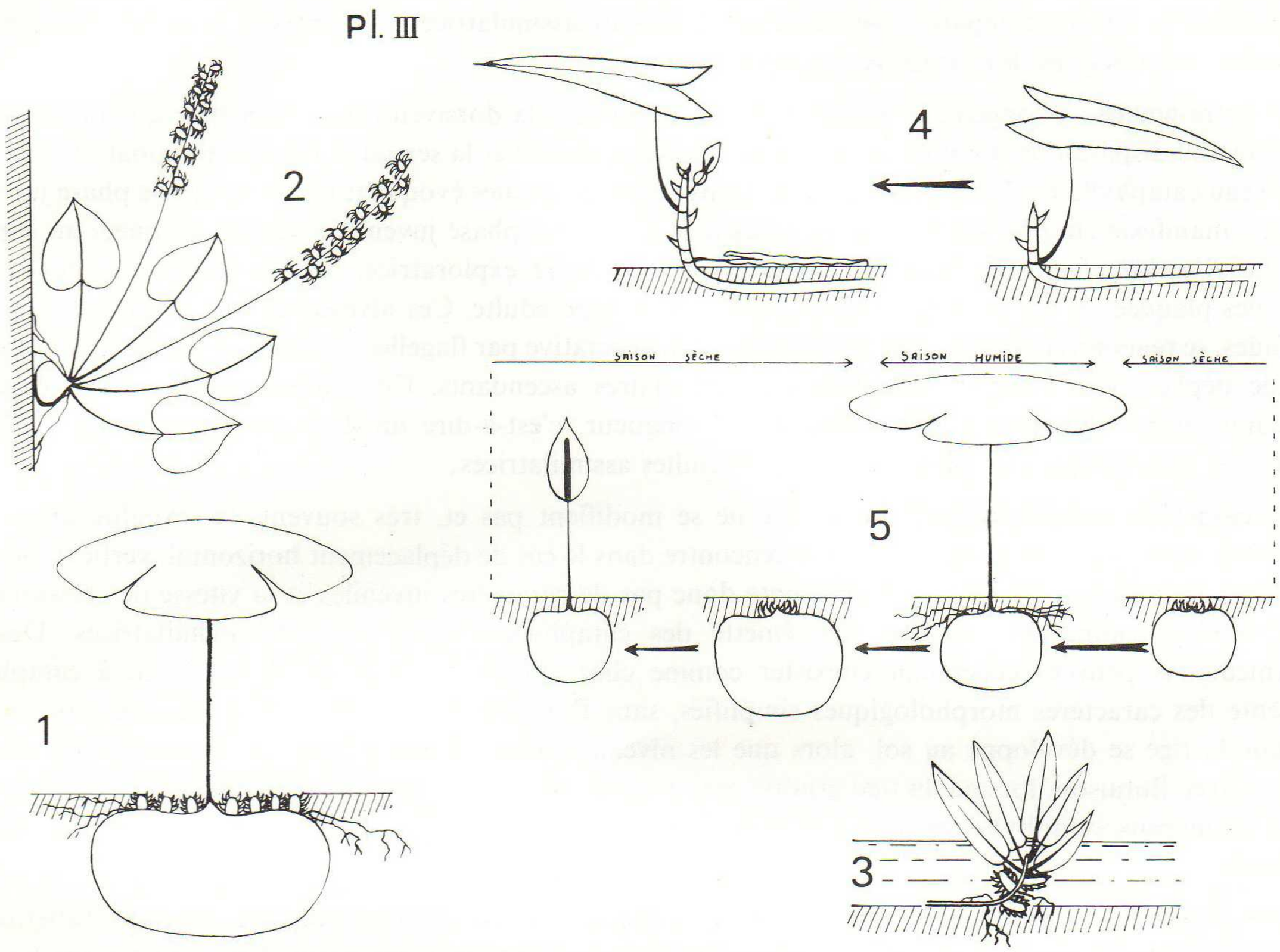
## IV.— Déplacement dans le temps

Les entre-nœuds sont courts et la croissance est continue. Les feuilles assimilatrices sont isolées et séparées entre elles par des cataphylles. La brièveté des entre-nœuds et la tubérisation fréquente de la tige entraînent un déplacement négligeable du point végétatif dans l'espace. Les feuilles se succèdent donc au même endroit mais sont séparées entre elles par le laps de temps nécessaire à la formation de plusieurs cataphylles; ce laps de temps correspond souvent à la durée de vie de chaque feuille assimilatrice.

### *1.— Sans lien avec les saisons (Pl. III, 4)*

De nombreuses espèces à rhizome ou à tubercule gorgés de réserves habitent le sous-bois des forêts denses humides où la saison sèche n'est que faiblement marquée. Ainsi, *Alocasia denudata* vit dans les sous-bois sombres de Malaisie; sa tige est tubérisée et atteint 10 à 20 cm de longueur, ses parties âgées se nécrosant au fur et à mesure. Cette espèce ne possède habituellement qu'une seule feuille assimilatrice fonctionnelle à la fois; cependant, dans les sites plus éclairés, tels que bords de chemins ou de cours d'eau, cette même espèce possède souvent deux ou même trois feuilles assimilatrices simultanément. La feuille assimilatrice est portée par un long pétiole et le limbe est disposé horizontalement; cette position horizontale est facilitée mécaniquement par les lobes postérieurs du limbe, le pétiole s'insérant ainsi vers le centre de gravité du limbe, comme dans une feuille peltée. Cette position horizontale favorise une captation maximale de la lumière mais, lorsque deux feuilles coexistent, leurs limbes se recouvrent en partie du fait de leur disposition et de leurs grandes surfaces par rapport à la longueur du pétiole. La feuille vit vraisemblablement quelques mois, à en juger par ce que l'on constate en culture, et une plante possède une feuille assimilatrice fonctionnelle quelle

Pl. III: 1, 3: Déplacement par rupture des niveaux à feuilles assimilatrices; 1) *Dracontium asperum* C. Koch; 2) *Remusatia vivipara* (Lodd.) Schott; 3) *Cryptocoryne walkeri* Schott;
4, 5: Déplacement dans le temps des niveaux à feuilles assimilatrices. 4) *Alocasia denudata* Engl.; 5) *Amorphophallus kerri* N.E. Br.




que soit la saison; les individus proches les uns des autres ne sont d'ailleurs pas synchronisés quant à leur rythme de formation de la feuille assimilatrice. La floraison apparaît à l'intérieur du niveau cataphyllaire.

*2.— Lié aux saisons (Pl. III, 5)*

Suivant la latitude, la saison contraignante est froide ou sèche. Peu d'espèces d'*Araceae* vivent dans les milieux à saison contraignante marquée, mais presque toutes les espèces qui s'y trouvent sont tubérisées et souterraines (*Arum*, *Biarum*, *Arisaema*, *Amorphophallus*...). La saison contraignante entraîne un repos végétatif apparent puisqu'il ne se forme pas de feuille assimilatrice. Les feuilles assimilatrices se succèdent à intervalles réguliers correspondant aux saisons favorables (humide ou chaude) et sont séparées entre elles par des cataphylles. Ainsi, bien que la plante passe par une phase de repos végétatif apparent, le méristème apical continue à émettre des cataphylles. NOUGARÈDE et RONDET (1981) montrent que, chez *Arum italicum*, le point végétatif fonctionne de façon continue tout au long de l'année. Chez *Amorphophallus kerri*, de Thaïlande, la feuille assimilatrice apparaît dès le début de la saison des pluies puis disparaît quelques mois plus tard, après la fin de la saison humide; la feuille assimilatrice, très grande et multipartite, s'étale dans un plan horizontal. La floraison intervient à l'intérieur d'un niveau cataphyllaire, à la fin de la saison sèche.

## Discussion

Tous ces exemples montrent que les niveaux à cataphylles correspondent, selon les espèces, à des stades différents dans le développement. Les caractères en commun que présentent tous les niveaux à cataphylles sont d'ordre morphologique (nature même de la cataphylle) et d'ordre biologique (dissociation des niveaux assimilateurs). En les comparant aux niveaux à feuilles assimilatrices, les niveaux à cataphylles peuvent présenter, selon les cas, les caractères suivants:

— les entre-nœuds s'allongent, le diamètre de l'axe diminue, la dorsiventralité de la tige, quand elle existe, s'atténue ou disparaît, le nombre de racines adventives diminue et la sexualité n'apparaît jamais à l'intérieur du niveau cataphyllaire. Toutes ces simplifications morphologiques évoquent un retour à une phase juvénile; ceci est manifeste chez les espèces lianescentes présentant une phase juvénile à feuilles plaquées au support comme *Rhaphidophora korthalsii*: le flagelle, après sa phase exploratrice, donne naissance à des feuilles juvéniles plaquées et jamais à des feuilles détachées de type adulte. Ces niveaux cataphyllaires, à caractères juvéniles, se rencontrent dans le cas de multiplication végétative par flagelles et stolons mais également dans le cas de déplacement vertical par niveaux cataphyllaires ascendants. Ces simplifications morphologiques s'accompagnent d'une vitesse de croissance en longueur, c'est-à-dire un déplacement du point végétatif, nettement plus grande que dans les niveaux à feuilles assimilatrices;

— les caractères morphologiques de la tige ne se modifient pas et, très souvent, la sexualité apparaît à l'intérieur du niveau cataphyllaire. Ceci se rencontre dans le cas de déplacement horizontal, vertical, ou dans le temps. Le niveau à cataphylles ne présente donc pas de caractères juvéniles et la vitesse de croissance de l'axe semble comparable, que la tige émette des cataphylles ou des feuilles assimilatrices. Des cas intermédiaires peuvent cependant coexister comme chez *Amydrium medium* où le niveau à cataphylles présente des caractères morphologiques simplifiés, sans floraison et avec une vitesse de croissance rapide lorsque la tige se développe au sol, alors que les niveaux cataphyllaires présentent des caractères de type adulte, avec floraison, lorsque la tige grimpe sur un support vertical; les feuilles assimilatrices apparaissant entre les niveaux cataphyllaires sont d'ailleurs morphologiquement plus simples au sol que sur un support vertical;

— les cataphylles sont formées par des axes spécialisés, à entre-nœuds réduits, souvent tubérisés et correspondant alors à des bulbilles. Il s'agit, dans ce cas, d'une structure particulière directement liée à la multiplication végétative.

Qu'ils présentent des caractères juvéniles ou adultes, les niveaux cataphyllaires dépendent, en grande partie, des réserves nutritives formées par les niveaux assimilateurs: le niveau à cataphylles peut être considéré comme parasite du niveau assimilateur, bien que la tige soit habituellement chlorophyllienne. Le déplacement du point végétatif par le niveau cataphyllaire est donc limité par cette dépendance trophique et se pose alors le problème du stimulus responsable de l'arrêt de formation de cataphylles pour l'émission de feuilles assimilatrices. Il est possible que ce stimulus dépende uniquement des corrélations internes à la plante mais des facteurs mésologiques encore à préciser, et pouvant être liés, entre autres, à la lumière et à l'apport hydrique doivent, dans certains cas au moins, jouer un rôle dans le rythme d'émission des cataphylles et des feuilles assimilatrices.

Plusieurs niveaux à cataphylles et à feuilles assimilatrices peuvent être émis selon une croissance monopodiale et la floraison, terminale, apparaît à l'intérieur d'un niveau à cataphylles ou d'un niveau à feuilles assimilatrices suivant les cas. Le relais de croissance débute alors par l'émission de cataphylles ou de feuilles assimilatrices. Ainsi, la croissance monopodiale ou sympodiale d'une part, et les niveaux à cataphylles et à feuilles assimilatrices d'autre part, sont deux faits architecturaux différents qui se superposent.

La dissociation des niveaux assimilateurs par les niveaux cataphyllaires permet l'adaptation des espèces à des conditions limitantes. Suivant les cas, les conditions limitantes peuvent être une lumière faible, une

saison sèche, une saison froide, ou la disparition d'un support. Ce dernier cas, responsable de la transformation d'une tige en flagelle pendant chez des espèces lianescentes, entraîne un retour à une forme juvénile se développant à partir du sol. Les *Araceae* sont essentiellement représentées dans les forêts tropicales humides, les espèces tempérées ou de zones sèches étant rares et peu diversifiées. En forêt tropicale humide, l'alternance de niveaux à cataphylles et de niveaux à feuilles assimilatrices ne se rencontre pas chez les espèces accomplissant tout leur cycle en épiphyte de couronnes d'arbres, là où l'intensité lumineuse est forte ( la plupart des espèces d'*Anthurium*, de nombreux *Philodendron*...). Par contre, cette alternance se rencontre fréquement chez les espèces accomplissant tout, ou une partie, de leur cycle en sous-bois, c'est-à-dire dans des lieux peu éclairés. Cette adaptation aux zones sombres est particulièrement évidente chez *Alocasia beccarii* qui émet plusieurs feuilles assimilatrices dans un sous-bois relativement clair, alors que chaque feuille assimilatrice est séparée de la suivante par un niveau cataphyllaire horizontal lorsque la plante croît dans un sous-bois plus sombre. Des espèces d'*Amorphophallus* se rencontrent en forêt dense humide; la stratégie de la plante repose sur l'existence d'une grande feuille assimilatrice à limbe disposé horizontalement; cette feuille est comparable physionomiquement à un arbre, le pétiole correspondant au tronc, les nervures principales aux branches et les folioles ultimes à des feuilles. Une seule feuille peut occuper l'espace pendant un temps donné et la formation d'une nouvelle feuille aussi complexe nécessite un important apport énergétique; cet apport est possible par l'accumulation des réserves carbonées dans le tubercule, ces réserves étant formées par les feuilles précédentes. Ainsi, l'alternance de cataphylles et d'une feuille assimilatrice est liée à un rythme dans la mise en réserve et l'utilisation des substances carbonées. Cette stratégie peut expliquer la fréquence des espèces tubérisées dans le sous-bois dans des conditions climatiques peu variables tout au long de l'année. Mais cette même stratégie, considérée ici comme originaire de sites sombres, est très bien adaptée également à des sites où intervient une saison limitante, sèche ou froide; il suffit alors que le niveau assimilateur coïncide avec la saison favorable (humide ou chaude) et que les niveaux cataphyllaires, situés sous le sol, soient émis en saison limitante, pendant que le tubercule est gorgé de réserves. La feuille assimilatrice, de dimensions importantes chez *Amorphophallus*, parfaitement adaptée au sous-bois, est également tout à fait viable en milieu ouvert. Le genre *Amorphophallus* serait donc apparu en sous-bois et aurait différencié des espèces adaptées aux milieux ouverts à saison sèche marquée. Ainsi, l'adaptation à la faible lumière peut être considérée comme à l'origine de l'adaptation à des milieux à saison sèche et même à saison froide. En fait, les espèces vivant dans des régions à saison froide marquée sont rares. Les espèces européennes (genres *Arum*, *Biarum*, *Eminium*...) habitent surtout le pourtour méditerranéen, c'est-à-dire des régions où l'hiver est peu marqué mais la saison sèche importante. RIEDL (1980) montre que, dans ces régions, les *Araceae* occupent toujours des sites relativement humides. La période de végétation apparente, par émission de feuilles assimilatrices, est hivernale: les feuilles apparaissent généralement au début de l'automne, persistent pendant l'hiver et disparaissent au printemps. Ainsi, dans le bassin méditerranéen où le climat est tempéré à pluies d'hiver, mais où les températures basses restent peu limitantes, ces espèces se développent selon un rythme tropical, les feuilles étant formées pendant la saison des pluies; ceci est à relier à l'origine très vraisemblablement tropicale de la famille. L'espèce d'*Arum* vraiment adaptée aux zones tempérées, à saison froide marquée, est *A. maculatum* et, chez cette espèce, les feuilles assimilatrices apparaissent au début du printemps, dès que le froid s'atténue et le cycle végétatif est court, les feuilles disparaissant à la fin du printemps; ainsi, cette espèce est en repos pendant la saison sèche qui correspond à la saison limitante tropicale et pendant la saison froide qui est la saison limitante tempérée. En fait, pendant la période de repos apparent, le méristème initie des cataphylles. Des recherches ultérieures permettront de voir si cette diversité morphologique et adaptative des cataphylles est liée aux *Araceae* de façon taxonomique, ou au fait que ce sont des plantes herbacées, ou au fait que ce sont des plantes tropicales.

## BIBLIOGRAPHIE

BLANC (P.), 1978. — Aspects de la ramification chez les Aracées tropicales. Thèse 3e cycle, multigraphiée. Université Pierre et Marie Curie, Paris, 83 p.

— 1980. — Observations sur les flagelles des *Araceae*. *Adansonia*, sér. 2, 20 (3): 325-338.

CASTRO DOS SANTOS (A. DE), 1981. — L'appareil végétatif des Monocotylédones. Un essai de synthèse. Thèse 3e cycle, U.S.T.L., Montpellier, 249 p.

ENGLER (A.), 1877. — Vergleichende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der *Araceae*. *Nova Acta der K. leop. Carol. Akad.*, 39: 135-231.

NOUGARDE (A.) et RONDET (P.), 1981. — Fonctionnement sympodial continu et multiplication végétative chez l'*Arum italicum*. *Can. J. Bot.*, 59 (2): 238-250.

RIEDL (H.), 1980. — The importance of ecology for generic and specific differentiation in the *Araceae* - *Aroideae*. *Aroideana*, 3: 49-54.