

ÉCOMORPHOLOGIE ET ANATOMIE DES FEUILLES DES FORÊTS DENSES SÈCHES  
ZAMBÉZIENNES

Author(s): François MALAISSE and Elena COLONVAL-ELENKOV

Source: *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique / Bulletin van de Koninklijke Belgische Botanische Vereniging*, T. 114, Fasc. 2 (1981), pp. 209-215, 16, 217-228

Published by: Royal Botanical Society of Belgium

Stable URL: <https://www.jstor.org/stable/20793876>

Accessed: 11-01-2022 07:36 UTC

**REFERENCES**

Linked references are available on JSTOR for this article:

[https://www.jstor.org/stable/20793876?seq=1&cid=pdf-reference#references\\_tab\\_contents](https://www.jstor.org/stable/20793876?seq=1&cid=pdf-reference#references_tab_contents)

You may need to log in to JSTOR to access the linked references.

---

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact [support@jstor.org](mailto:support@jstor.org).

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <https://about.jstor.org/terms>



JSTOR

*Royal Botanical Society of Belgium* is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique / Bulletin van de Koninklijke Belgische Botanische Vereniging*

# ÉCOMORPHOLOGIE ET ANATOMIE DES FEUILLES DES FORÊTS DENSES SÈCHES ZAMBÉZIENNES (1)

PAR

François MALAISSE et Elena COLONVAL-ELENKOV (2)

**RÉSUMÉ.** – Après avoir rappelé l'existence d'îlots de forêts denses sèches disséminés dans la région soudano-zambézienne et avoir défini cette formation végétale, les auteurs signalent les groupements végétaux qui en relèvent dans le secteur shabo-zambien du domaine zambézien. Ils étudient ensuite, pour une forêt dense sèche à *Entandrophragma devevayi* des environs de Lubumbashi, diverses caractéristiques foliaires dont la surface foliaire et le degré de sclérophylie, pour des échantillons respectifs de 78 et 23 espèces. L'anatomie foliaire de ce dernier lot de plantes permet la distinction de trois groupes, la présence d'un anneau complet de tissu de soutien ligneux entourant le faisceau libéro-ligneux de la nervure principale étant observé pour 74% de l'échantillon. La composition chimique des feuilles de dix espèces ne montre pas de teneurs anormalement basses. Les auteurs confirment l'existence au sein de cette flore d'une tendance à la sclérophylie (limbe relativement épais, trichome fréquent, taille des feuilles relativement réduite, tissus scléreux divers fréquents mais hypoderme relativement rare) qu'ils considèrent comme non liée à une déficience en azote.

**ABSTRACT.** – *Leaf ecomorphology and anatomy of the Zambebian dry evergreen forests.* – Having recalled the existence of patches of dense dry forest scattered in the Sudan-Zambesian region, and having defined this formation, the authors note the vegetal groups related to these in the Shaban-Zambian sector of the Zambebian domain. They then study the various leaf characteristics of a dense dry forest characterized by *Entandrophragma devevayi* in the Lubumbashi surroundings, namely the leaf surface and the degree of sclerophylly on 78 and 23 species respectively. The leaf anatomy of this latter sample of plants shows three distinct groups, the presence of a complete ring of woody support tissue surrounding the vascular bundle of the midrib having been observed in 74% of the sample. The chemical composition of the leaves of ten species does not show abnormally low amounts. The authors confirm that within this flora exists a tendency towards sclerophylly (a relatively thick lamina, frequent trichome, relatively small leaves, various sclerous tissues, but a relatively rare hypoderm) that they consider to be not linked to a nitrogen deficiency.

(1) Note 2 des Contributions à l'étude de l'écosystème forêt dense sèche (Muhulu).

(2) Laboratoire de Botanique et d'Écologie, Université nationale du Zaïre, B.P. 3429, Lubumbashi, Zaïre.

*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* **114** : 209-228 (1981). – Communication présentée à la séance du 19 mars 1977 ; manuscrit déposé le 23 mai 1981.

## INTRODUCTION

Des îlots de forêts sempervirentes à semi-caducifoliées, établis sur terre ferme et soumis à une saison sèche prononcée existent disséminés dans la région soudano-zambézienne (ADAM 1956, AUBREVILLE 1957, FANSHAWE 1960, KEAY 1959, SCHMITZ 1962, SCHNELL 1971, 1976, TROCHAIN 1980). Nous les appellerons forêts denses sèches.

Le choix de cette appellation nécessite quelques commentaires. Le terme «dense» est utilisé afin de distinguer ces forêts des forêts claires. Il nous semble en effet plus important d'insister sur l'état fermé du couvert dominant que sur la périodicité de sa défoliation. Le terme «sempervirent» ne se justifie en effet pas toujours pour la strate arborée dominante. L'adjectif «sèche» est utilisé afin de distinguer ces forêts des forêts denses sempervirentes édaphiques. Les forêts denses sèches ont été définies comme «un peuplement fermé, pluristrate, de stature moins élevée que la forêt dense humide ; la plupart des arbres des étages supérieurs perdent leurs feuilles ; le sous-bois arbustif est soit sempervirent, soit décidu et le tapis graminéen généralement discontinu» (C.S.A./C.C.T.A. 1956).

Dans le domaine zambézien, il convient de distinguer les forêts denses montagnardes des forêts denses sèches non montagnardes. L'appellation de «forêts sèches sempervirentes de plaines basses» utilisées par CHAPMAN & WHITE (1970) pour ces dernières ne convient pas, puisque certaines de ces végétations s'observent, dans notre dition, à des altitudes comprises entre 1000 et 1500 m, sur hauts plateaux. Enfin ces forêts denses sèches doivent être distinguées des îlots forestiers reliques situés en savanes guinéennes à proximité de la zone de la forêt dense équatoriale et dont l'existence a été rappelée par SCHNELL (1947).

Dans le secteur shabo-zambien du domaine zambézien, trois groupements peuvent être définis au sein des forêts denses sèches non montagnardes (FANSHAWE 1969), à savoir :

- les forêts denses sèches à *Entandrophragma devevoyi*, établies sur sols ferrallitiques profonds et argileux des hauts plateaux,
- les forêts denses sèches à *Cryptosepalum exfoliatum* subsp. *pseudotaxus*, établies sur sables du Kalahari,
- les forêts denses sèches à *Marquesia acuminata*, établies sur des sols profonds, perméables, à horizon humique épais et à capacité de bases échangeables élevée.

La présente étude concerne le premier groupement. Les forêts denses sèches à *Entandrophragma devevoyi* sont signalées du Shaba méridional et de la Province occidentale de Zambie. Elles y sont respectivement connues sous les noms vernaculaires de «muhulu» et de «muteshi» (pluriel mateshi). WHITE (1962) utilise ce dernier terme tandis que FANSHAWE (1969) les appelle «*Parinari* dry evergreen forest». Au Shaba, outre l'appellation de «muhulu» (AUBREVILLE 1957, LHOAS 1957, DEVRED 1958, SCHMITZ 1962, 1963, MALAISSE *et al.* 1970), parfois orthographiée «muulu» (DELEVOY 1933, DUVIGNEAUD 1958, STREEL 1963), on a encore utilisé la dénomination de «forêt homothermique» (STREEL 1963). Ces forêts seraient vraisemblablement absentes du Malawi (CHAPMAN & WHITE 1970). Leur composition floristique a fait l'objet de commentaires de la part de DUVIGNEAUD (1952), BOURGUIGNON *et al.* (1960) et STREEL (1963). SCHMITZ (1962, 1971) leur a consacré une étude phytosociologique fort complète. FANSHAWE (1969) a décrit ces forêts pour la Zambie. Des observations préliminaires relatives à leur écologie ont été effectuées dans les

environs de Lubumbashi ; elles ont trait à la défoliation (MALAISSE *et al.* 1970), à leur mésoclimat (FRESON *et al.* 1974), à la microflore (MALAISSE-MOUSSET 1974) et à la pédofaune (GOFFINET 1975, 1976).

Au Shaba méridional, les forêts denses sèches sont aujourd'hui rares ; elles ne subsistent qu'à l'état de lambeaux en voie de disparition suite à l'exploitation forestière (bois d'œuvre, bois de chauffe, bois de carbonisation), l'agriculture et aussi le feu. Leur étude est donc urgente ; d'autant plus que leur intérêt est considérable puisque plusieurs botanistes les considèrent comme le climax.

La forêt dense sèche à *Entandrophragma* est une végétation semi-caducifoliée. Les apports de matière organique à la litière et notamment la chute des feuilles montre une indéniable périodicité (MALAISSE *et al.* 1970), qui est toutefois moins marquée qu'en forêt claire (MALAISSE & MALAISSE-MOUSSET 1970, MALAISSE *et al.* 1975). De plus, des études en cours relatives à diverses essences montrent que chacune d'elles possède un rythme de défoliation propre. Si certaines d'entre elles présentent une très brève période de défoliation, comme par exemple *Entandrophragma devevovi*, la plupart sont sempervirentes (*Rawsonia lucida*, *Grewia schmitzii*, etc.). Il s'avérait donc intéressant d'analyser l'anatomie foliaire d'espèces soumises à six mois de saison sèche, c'est-à-dire à une diminution prolongée et sensible de l'hydratation du sol et de l'humidité relative de l'air.

La présente note analyse et discute l'écomorphologie et l'anatomie des feuilles d'un échantillon de la flore des forêts denses sèches du Shaba méridional.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations relatives à la forêt dense sèche à *Entandrophragma devevovi* ont été effectuées au «muhulu» de la Luiswishi, qui est situé à 22 km au NE de Lubumbashi, à une altitude de 1208 m. La composition floristique et la structure de cette forêt ont fait l'objet de descriptions antérieures (MALAISSE 1973, 1981). Pour les plantes à feuilles composées, les folioles ont été considérées comme unité de base. Nous avons réparti les surfaces des limbes selon les classes proposées par RAUNKIAER (1934), complétées par les sous-classes définies par TAYLOR (1975). Le tableau 2 précise les limites des sous-classes observées. Nous avons recensé, à ce jour, dans les îlots de forêt dense sèche situés à la Luiswishi, 78 espèces de phanérogames appartenant à 31 familles différentes. Pour l'anatomie foliaire, nous avons examiné un échantillon comprenant 23 espèces appartenant à dix-huit familles différentes. Le tableau 1 reprend la liste des espèces étudiées et leur famille, le numéro de l'herbier de référence ; il signale encore les références des figures. La collection de référence (récolteur F. Malaisse) est déposée au Jardin Botanique national de Belgique (BR), un double figure dans l'Herbarium du Laboratoire de Botanique et d'Écologie de l'Université nationale du Zaïre, Campus de Lubumbashi (LSHI). Le matériel fut récolté en février 1976, c'est-à-dire en pleine saison des pluies. La surface foliaire a été établie par planimétrie par corrélation à partir de mesures linéaires d'un lot de 1000 feuilles. La surface foliaire spécifique est obtenue par le rapport de la surface de la feuille divisée par le poids sec moyen ; le développement de surface par la formule

$$\frac{2 \times \text{surface de la feuille (dm}^2\text{)}}{\text{poids frais moyen (g) de la feuille}}$$
, le degré de sclérophylie par la formule  

$$\frac{\text{poids sec moyen (g) de la feuille}}{2 \times \text{surface de la feuille (dm}^2\text{)}}$$
 (DE SLOOVER *et al.* 1965). Pour les études anatomiques, après récolte, le limbe de la feuille est plongé dans un liquide conservateur (1/3 eau, 1/3 glycérine, 1/3 alcool 95°). Les coupes ont été effectuées à l'aide d'un rasoir anatomique et d'un microtome à vis. Les principaux colorants utilisés sont le vert d'iode et le rouge du ruthénium (3 minutes), après passage dans l'eau de Javel et l'acide acétique à 40 % (10 minutes).

TABLEAU 1  
Liste des taxons étudiés

Figures de référence	Spécimen de référence Coll. Malaisse	Famille	Taxon
6 V	9279	Anacardiaceae	<i>Sorindeia katangensis</i> Van der Veken
3 G	8669	Annonaceae	<i>Artabotrys monteiroae</i> Oliv.
5 Q	8975	Annonaceae	<i>Monanthes schweinfurthii</i> (Engl. & Diels) Verdc. var. <i>schweinfurthii</i>
4 J, 8 H	7818	Annonaceae	<i>Uvaria angolensis</i> Oliv. var. <i>angolensis</i>
1 A, 7 C	9845	Apocynaceae	<i>Landolphia eminiiana</i> Hall. f.
1 B	9368	Apocynaceae	<i>Tabernaemontana angolensis</i> Stapf
4 L	7842	Caesalpiniaceae	<i>Brachystegia spiciformis</i> Benth. var. <i>schmitzii</i> Hoyle
5 R, 7 B	7863	Capparaceae	<i>Ritchiea quarrei</i> Wilczek
6 U	8577	Chrysobalanaceae	<i>Parinari excelsa</i> Sabine
4 K	8674	Combretaceae	<i>Combretum gossweileri</i> Exell
5 P, 8 G	9086	Dichapetalaceae	<i>Dichapetalum bangii</i> (F. Didr.) Engl.
2 E	9593	Ebenaceae	<i>Diospyros hoyleana</i> F. White subsp. <i>hoyleana</i>
4 M	8960	Euphorbiaceae	<i>Bridelia duvigneaudii</i> J. Léonard
5 O, 7 A	9112	Fabaceae	<i>Leptoderris nobilis</i> (Welw. ex. Baker) Dunn
5 N	7820	Flacourtiaceae	<i>Rawsonia lucida</i> Sond. & Harv.
6 S	7837	Loganiaceae	<i>Strychnos lucens</i> Bak.
6 W, 8 B	9890	Meliaceae	<i>Entandrophragma delevoiyi</i> De Wild.
1 C	7868	Rubiaceae	<i>Aidia micrantha</i> (K. Schum.) Bullock ex F. White var. <i>msonju</i> (K. Krause) Petit
6 T	9396	Rubiaceae	<i>Cremaspora triflora</i> (Thonn.) K. Schum.
2 D	7979	Rubiaceae	<i>Rothmannia whitfieldii</i> (Lindl.) Dandy
3 I, 8 A	9802	Sapotaceae	<i>Bequaertiodendron magalimontanum</i> (Sond.) Heine & J. H. Hemsl.
2 F, 8 I	9117	Thymeleaceae	<i>Craterosiphon schmitzii</i> A. Robyns
3 H, 8 C-F	8683	Tiliaceae	<i>Grewia schmitzii</i> Wilczek

## RÉSULTATS

### 1. ÉCOMORPHOLOGIE.

#### 1.1. Surface foliaire.

Le tableau 2 signale les fréquences relatives des surfaces de feuilles ou folioles pour les 78 espèces de phanérogames. La sous-classe des mésophylles 1 constitue le mode.

TABLEAU 2  
Spectre brut des surfaces foliaires (RAUNKIAER 1934, modifié par TAYLOR 1975)  
pour la forêt dense sèche zambézienne

Classe	Sous-classe	Superficie d'une face de la feuille ou de la foliole (cm <sup>2</sup> )	Fréquence absolue	Fréquence relative
Leptophylle	1	0,0-0,056	0	0
	2	0,056-0,12	0	0
	3	0,12-0,25	0	0
Nanophylle	1	0,25-0,52	0	0
	2	0,52-1,08	0	0
	3	1,08-2,25	1	1,3
Microphylle	1	2,25-4,68	4	5,1
	2	4,68-9,74	12	15,4
	3	9,74-20,25	24	30,8
Mésophylle	1	20,25-42,09	27	34,6
	2	42,09-87,68	9	11,5
	3	87,68-182,25	1	1,3
Macrophylle	1	182,25-378,82	0	0
	2	378,82-789,13	0	0
	3	789,13-1640,25	0	0
Mégaphylle	1	1640,25-3409,31	0	0
	2	3409,31-7102,11	0	0
	3	> 7102,11	0	0

TABLEAU 3  
Spectres bruts des surfaces foliaires (RAUNKIAER 1934)  
pour diverses formations végétales tropicales sèches ou sclérophylles

Formations végétales	Type biologique foliaire						Effectif de l'échan- tillon	Références
	Lepto- phylle	Nano- phylle	Micro- phylle	Méso- phylle	Macro- phylle	Méga- phylle		
Formations végétales sèches								
Forêt dense sèche à <i>Didierea madagascariensis</i> (Domaine du Sud, Madagascar)	7,1	42,9	38,6	11,4	-	-	70	THOMASSON (1977)
Forêt dense sèche à <i>Euphorbia enterophora</i> sur calcaire (Domaine du Sud, Madagascar)	5,7	12,9	52,8	25,7	2,9	-	70	THOMASSON (1977)
Forêt sèche caducifoliée sur sables roux (Domaine du Sud, Madagascar)	2,0	50,0	35,5	12,5	-	-	48	THOMASSON (1971)
Forêt dense sèche à <i>Entandrophragma devevovi</i> (Haut-Shaba, Zaïre)	-	1,3	51,3	47,4	-	-	78	Présente étude
Formations végétales sclérophylles								
Forêt sclérophylle à <i>Myrica</i> et <i>Agauria</i> (Kivu, Zaïre)	1	6	50	43	-	-	-	LEBRUN in DE SLOOVER et al. (1965)
Fourrés sur hautes termitières en forêt claire zambézienne (Haut-Shaba, Zaïre)	4,3	3,8	43,5	45,1	3,3	-	184	Malaisse (rés. non publiés)

Deux tiers des plantes appartiennent soit aux microphylls 3, soit aux mésophylls 1 ; c'est-à-dire que la surface moyenne de leurs feuilles ou folioles est comprise entre 9,7 et 42 cm<sup>2</sup>. Comparée à d'autres formations végétales tropicales sèches, la flore des forêts denses sèches shabiennes se caractérise par le faible étalement des dimensions observées (tableau 3).

### 1.2. Autres caractéristiques foliaires.

Outre la surface foliaire, d'autres caractéristiques ont été établies pour les 23 espèces de l'échantillon, à savoir : la surface foliaire spécifique, le développement de surface et le degré de sclérophylle. Ces valeurs sont reprises au tableau 4, qui signale en outre l'hydratation des feuilles à la mi-février et l'épaisseur moyenne du limbe. Cette dernière donnée sera commentée dans le paragraphe relatif à l'anatomie foliaire.

TABLEAU 4  
Caractéristiques foliaires principales  
pour 23 espèces des forêts denses sèches zambéziennes

Espèces	Surface de la feuille ou foliole (cm <sup>2</sup> )	Poids frais moyen (g)	Poids sec moyen (g)	Surface foliaire spécifique (cm <sup>2</sup> .g <sup>-1</sup> )	Hydratation (eau en % poids frais le 15.II)	Développement de surface (dm <sup>2</sup> .g <sup>-1</sup> )	Degré de sclérophylle (g.dm <sup>-2</sup> )	Épaisseur moyenne du limbe (μ)
<i>Aidia micrantha</i>	30,72	0,713	0,267	115	62,6	0,86	0,43	260
<i>Artabotrys monteiroae</i>	23,51	0,520	0,150	157	71,2	0,90	0,32	235
<i>Bequaertiodendron magalimontanum</i>	38,98	1,134	0,384	102	66,1	0,69	0,49	260
<i>Brachystegia spiciformis</i>	20,12	0,292	0,118	170	59,6	1,38	0,29	165
<i>Bridelia duvigneaudii</i>	19,43	0,222	0,054	360	75,7	1,75	0,14	135
<i>Combretum gossweileri</i>	19,58	0,656	0,299	65	54,4	0,60	0,76	275
<i>Craterosiphon schmitzii</i>	6,78	0,281	0,076	89	73,0	0,48	0,56	365
<i>Cremaspora triflora</i>	10,47	0,236	0,069	152	70,8	0,89	0,33	310
<i>Dichapetalum bangii</i>	27,75	0,450	0,176	158	60,9	1,23	0,32	110
<i>Diospyros hoyleana</i>	4,25	0,088	0,036	118	59,1	0,97	0,42	135
<i>Entandrophragma delevoyi</i>	12,45	0,472	0,194	64	58,9	0,53	0,78	270
<i>Grewia schmitzii</i>	27,72	0,526	0,230	121	56,3	1,05	0,41	145
<i>Landolphia eminiiana</i>	25,76	0,727	0,293	88	59,7	0,71	0,57	210
<i>Leptoderris nobilis</i>	13,83	0,541	0,216	64	60,1	0,51	0,78	210
<i>Monanthes schweinfurthii</i>	18,55	0,328	0,149	124	54,6	1,13	0,40	270
<i>Parinari excelsa</i>	38,66	1,116	0,459	84	58,9	0,69	0,59	225
<i>Rawsonia lucida</i>	30,74	1,176	0,477	65	59,4	0,52	0,78	400
<i>Ritchiea quarrei</i>	5,98	0,336	0,135	44	59,8	0,36	1,13	260
<i>Rothmannia whitfieldii</i>	65,09	2,168	0,617	105	71,5	0,60	0,47	595
<i>Sorindeia katangensis</i>	38,68	1,190	0,496	78	58,3	0,65	0,64	200
<i>Strychnos lucens</i>	23,25	0,719	0,274	85	61,9	0,65	0,59	325
<i>Tabernaemontana angolensis</i>	101,43	5,360	1,283	79	76,1	0,38	0,63	395
<i>Uvaria angolensis</i>	21,45	0,453	0,198	108	56,3	0,95	0,46	235
Moyenne	27,18	0,857	0,289	113	62,83	0,80	0,53	260
Écart-type	20,59	1,060	0,260	62	6,62	0,33	0,21	105

La surface moyenne des limbes de l'échantillon est de 27 cm<sup>2</sup>, une valeur qui correspond à la sous-classe des mésophylles 1. La surface foliaire spécifique moyenne est de 112 cm<sup>2</sup> . g<sup>-1</sup>. Outre *Ritchiea* (surf. fol. spéc. de 44 cm<sup>2</sup> . g<sup>-1</sup>), seuls *Entandrophragma*, *Leptoderris*, *Rawsonia* et *Combretum gossweileri* (tous quatre de l'ordre de 65) montrent des valeurs basses. Il en est de même pour le degré de sclérophyllie où *Ritchiea* (1,13 g . dm<sup>-2</sup>) distance nettement le groupe des quatre autres espèces ( $\pm 0,77$  g . dm<sup>-2</sup>).

## 2. ANATOMIE FOLIAIRE.

Les figures 1 à 6 présentent les schémas de l'anatomie de la feuille pour les 23 espèces étudiées. Sur la base de l'anatomie foliaire, trois groupes d'espèces se dégagent. Dix-sept espèces, soit quelques 74 %, présentent un caractère commun, à savoir la présence d'un anneau complet de tissu de soutien ligneux entourant le faisceau libéro-ligneux de la nervure principale. Les six espèces restantes montrent soit une chaîne vasculaire ouverte (*Tabernaemontana angolensis* et *Landolphia eminiana*) ou fermée (*Rothmannia whitfieldii* et *Aidia micrantha*) sans sclérisation d'aucune sorte mais avec présence de collenchyme bifacial, soit des îlots de fibres libériennes (*Diospyros hoyleana* et *Craterosiphon schmitzii*). Au sein du premier groupe de dix-sept espèces, il est possible de différencier plusieurs types selon la nature de l'anneau de soutien entourant le faisceau libéro-ligneux, à savoir :

- anneau de parenchyme sclérifié,
- anneau de sclérenchyme (plus rarement de sclérenchyme et de fibres),
- anneau de fibres sclérenchymateuses.

De plus, la chaîne vasculaire peut être soit ouverte, soit fermée. La combinaison de ces divers types de structure permet l'établissement d'un tableau de différenciation que nous reprenons ci-dessous.

La tableau 5 illustre différentes étapes dans l'adaptation des feuilles à surmonter la sécheresse prolongée de l'hiver austral. Le stade ultime réalisé par une chaîne vasculaire fermée entourée d'un anneau complet de fibres sclérenchymateuses est le mieux représenté (4 espèces, soit 17 % de l'échantillon). Le limbe est relativement épais, soit 260  $\mu$  en moyenne ; *Rothmannia whitfieldii* (595  $\mu$ ), *Rawsonia lucida* (400  $\mu$ ) et *Tabernaemontana angolensis* (395  $\mu$ ) possèdent des valeurs élevées. L'hypoderme n'a été observé que chez 5 plantes de l'échantillon (22 %), à savoir *Tabernaemontana*, *Artabotrys*, *Ritchiea*, *Strychnos* et *Parinari*. Il est réduit et s'observe principalement au niveau de la nervure principale. Le trichome s'observe chez 14 plantes de l'échantillon, soit 61 %. La figure 8 illustre quelques aspects de l'indument et des stomates pour les espèces étudiées. *Bridelia duvigneaudii* montre des poils pluricellulaires en tous points semblables à ceux d'*Uvaria angolensis* (Fig. 8 H). Les stomates d'*Entandrophragma delevoyi* sont enfoncés (LEDoux 1928, 1929). Cette espèce présente un épaissement marqué de la cuticule qui surmonte les cellules de garde au niveau de l'ostiole des stomates (Fig. 8 B). L'aspect est identique à celui décrit chez *Byrsonima crassifolia* H.B.K., une Malpighiacée sempervirente de la savane arborée vénézuélienne, dont la structure scléromorphique de la feuille a été souligné par MERIDA & MEDINA (1967). *Leptoderris nobilis* montre un parenchyme chlorophyllien lacuneux particulier (Fig. 7 A). Une structure semblable s'observe chez *Landolphia eminiana*. La feuille de *Ritchiea* montre la sclérophyllie la plus marquée, non seulement la cuticule et la

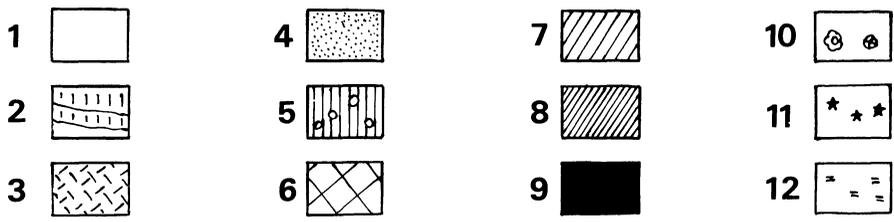
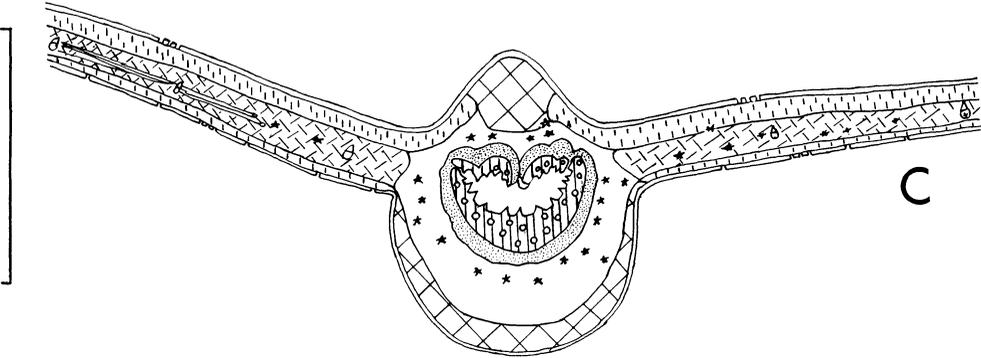
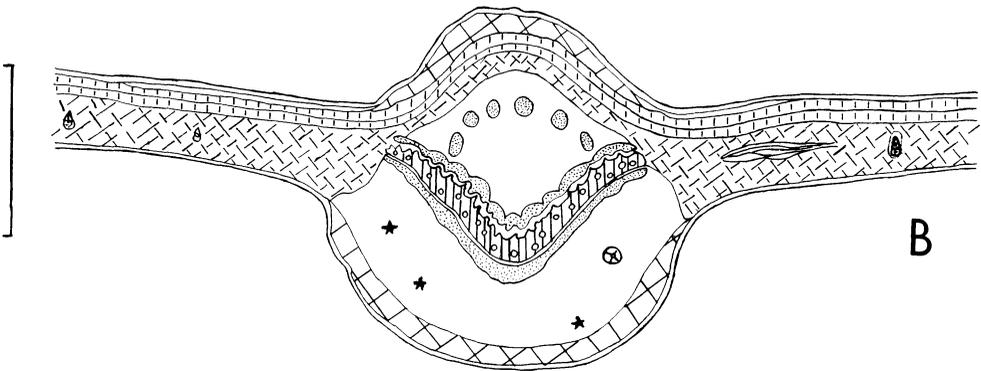
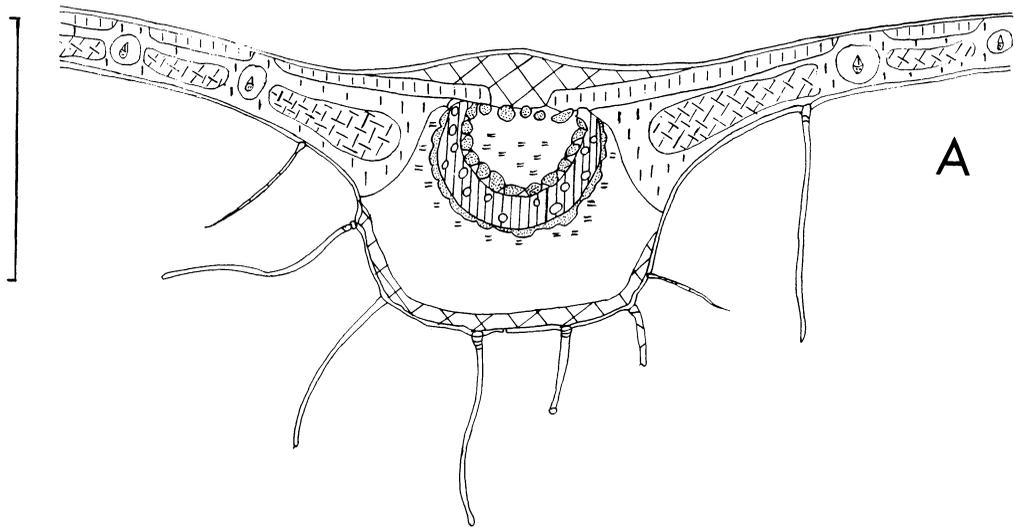


FIG. 1. – Coupes transversales dans le limbe de : A. – *Landolphia eminiana* ; B. – *Tabernaemontana angolensis* ; C. – *Aidia micrantha* var. *msonju* (l'échelle représente 1000  $\mu$ ).

Légende des symboles : 1. – Parenchyme incolore ; 2. – Parenchyme chlorophyllien palissadique ; 3. – Parenchyme chlorophyllien lacuneux ; 4. – Liber ; 5. – Bois ; 6. – Collenchyme ; 7. – Parenchyme sclérifié ; 8. – Sclérenchyme ; 9. – Fibres sclérenchymateuses ; 10. – Canaux sécréteurs ; 11. – Oursins d'oxalate de calcium ; 12. – Canaux laticifères.

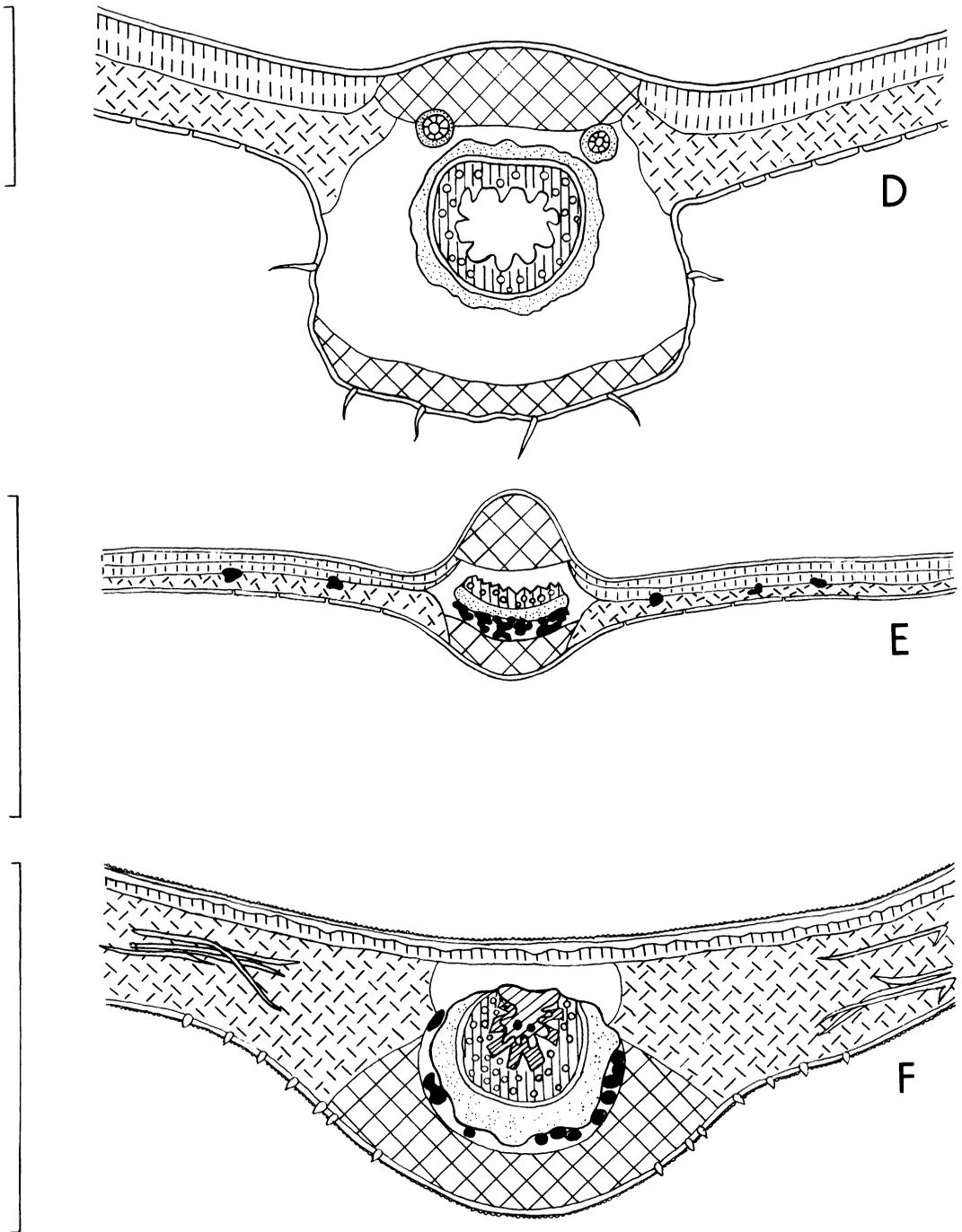


FIG. 2. — Coupes transversales dans la limbe de : D. — *Rothmannia whitfieldii* ; E. — *Diospyros hoyleana* ; F. — *Craterosiphon schmitzii* (l'échelle représente 1000  $\mu$ , légende des symboles voir fig. 1).

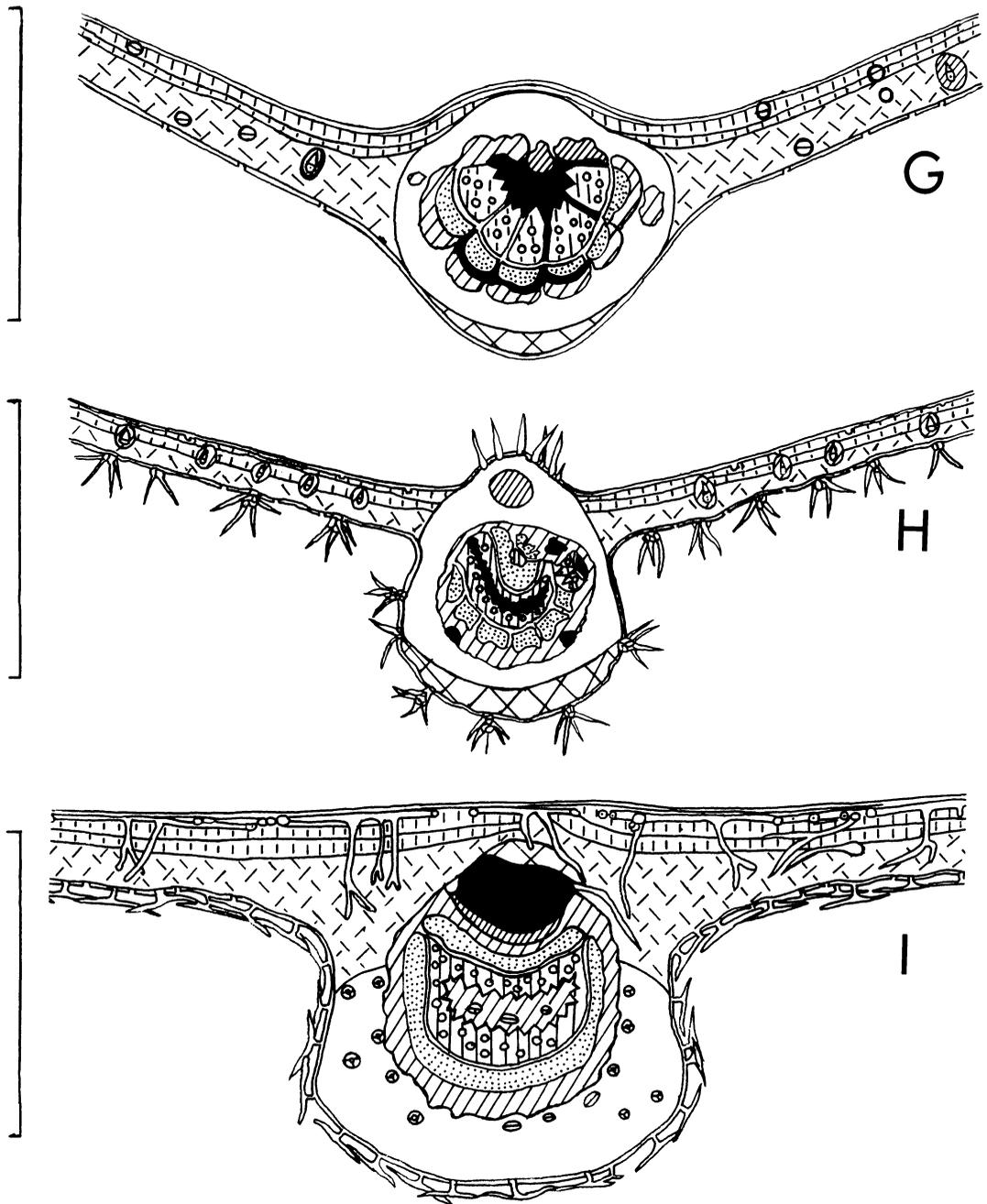


FIG. 3. — Coupes transversales dans le limbe de : G. — *Artabotrys monteiroae* ; H. — *Grewia schmitzii* ; I. — *Bequaertiodendron magalismontanum* (l'échelle représente 1000  $\mu$ , légende des symboles voir fig. 1).

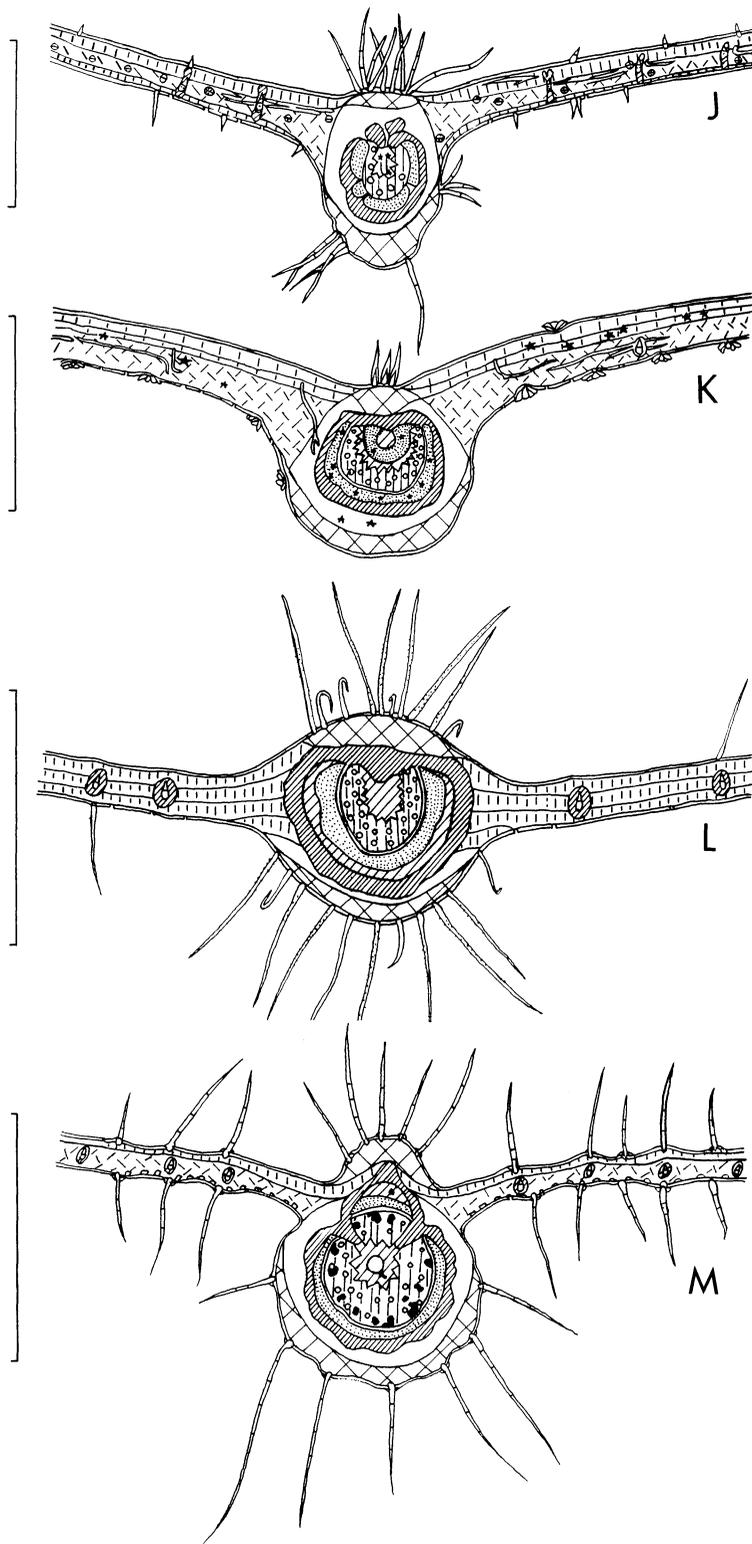


FIG. 4. – Coupes transversales dans le limbe de : J. – *Uvaria angolensis* var. *angolensis* ; K. – *Combretum gossweileri* ; L. – *Brachystegia spiciformis* var. *schmitzii* ; M. – *Bridelia duvigneaudii* (l'échelle représente 1000  $\mu$ , légende des symboles voir fig. 1).

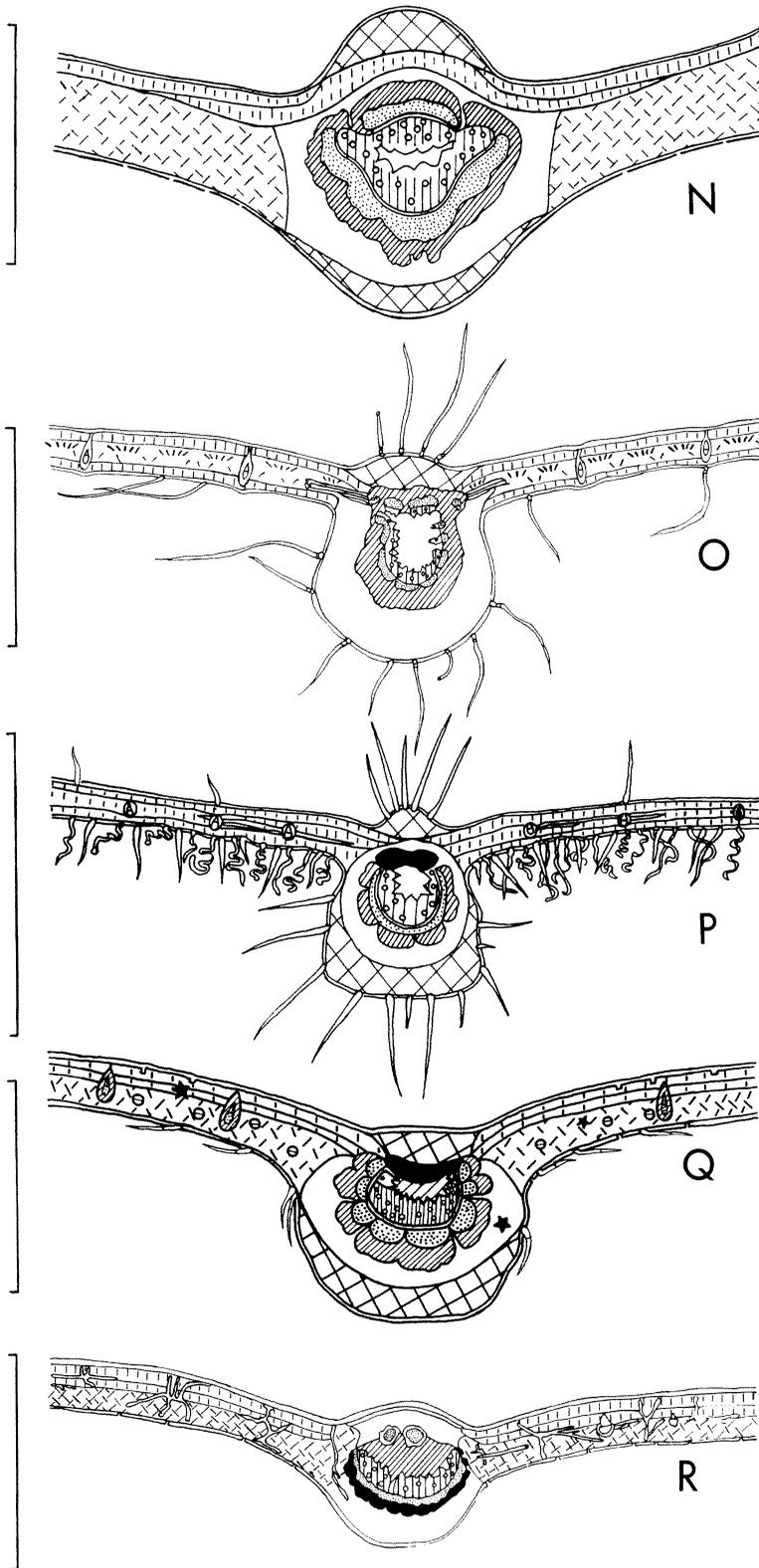


FIG. 5. — Coupes transversales dans le limbe de : N. — *Rawsonia lucida* ; O. — *Leptoderris nobilis* ; P. — *Dichapetalum bangii* ; Q. — *Monanthes schweinfurthii* var. *schweinfurthii* ; R. — *Ritchiea quarrei* (l'échelle représente 1000  $\mu$ , légende des symboles voir fig. 1).

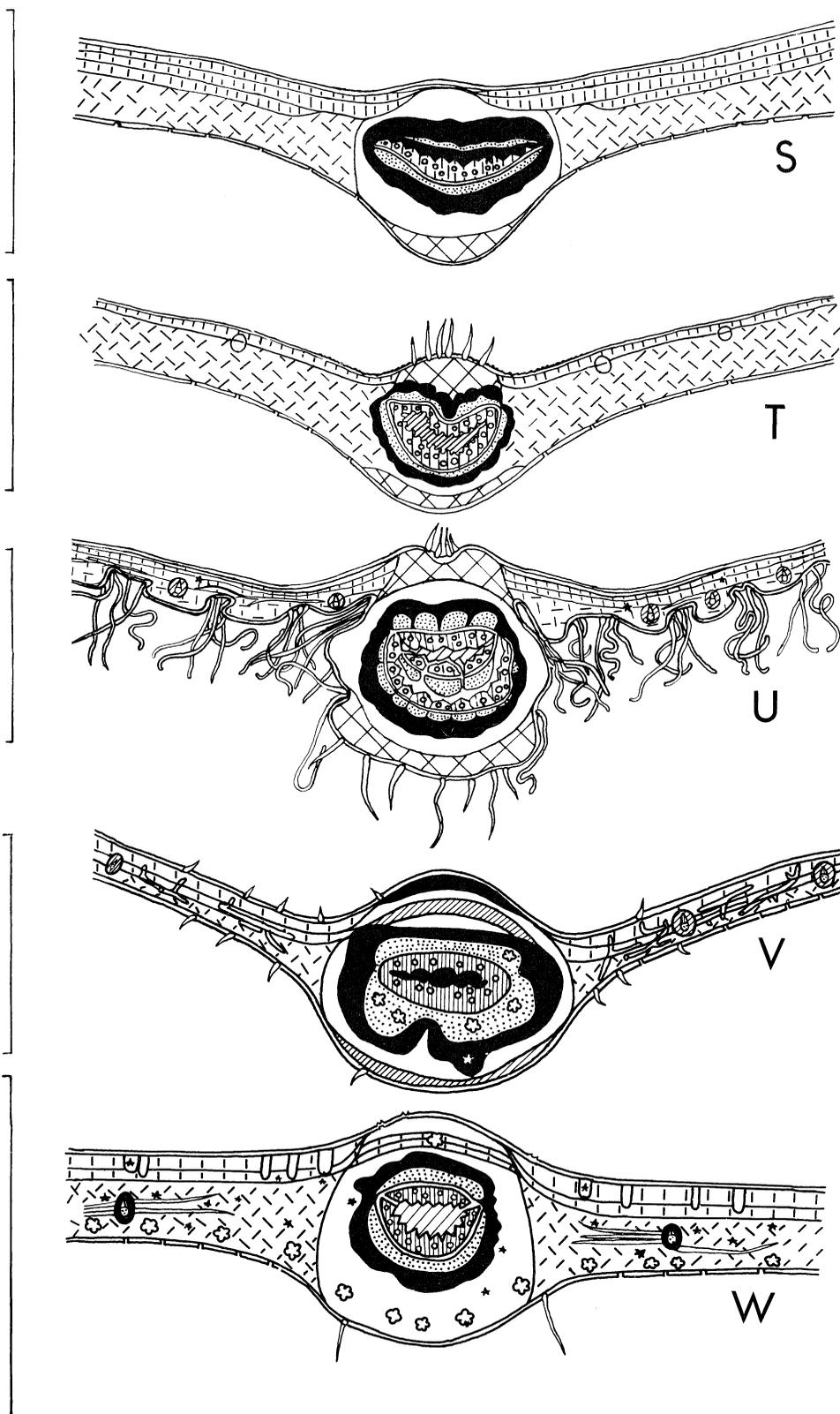


FIG. 6. — Coupes transversales dans la limbe de : S. — *Strychnos lucens* ; T. — *Cremaspora triflora* ; U. — *Parinari excelsa* ; V. — *Sorindeia katangensis* ; W. — *Entandrophragma devevnyi* (l'échelle représente 1000  $\mu$ , légende des symboles voir fig. 1).

paroi externe de l'épiderme sont épaissies (Fig. 7 B), mais il y a abondance de sclérites ramifiés. Ce dernier caractère est encore observé chez *Bequaertiodendron*, *Combretum gossweileri* et *Sorindeia katangensis*.

TABLEAU 5

Caractères anatomiques de feuilles présentant un anneau complet de tissu de soutien ligneux et croissant en forêt dense sèche du Shaba méridional

Anneau complet de	Chaîne vasculaire	
	ouverte	fermée
Parenchyme sclérifié	<i>Artabotrys monteiroae</i>	<i>Grewia schmitzii</i> <i>Bequaertiodendron magalismontanum</i>
Sclérenchyme	<i>Uvaria angolensis</i> <i>Combretum gossweileri</i> <i>Brachystegia spiciformis</i>	<i>Rawsonia lucida</i> <i>Bridelia duvigneaudii</i> <i>Leptoderris nobilis</i>
Sclérenchyme + Fibres sclérenchymateuses	<i>Monanthes schweinfurthii</i> <i>Dichapetalum bangii</i> <i>Ritchiea quarrei</i>	
Fibres sclérenchymateuse	<i>Strychnos lucens</i>	<i>Cremastra triflora</i> <i>Parinari excelsa</i> <i>Sorindeia katangensis</i> <i>Entandrophragma delevoiyi</i>

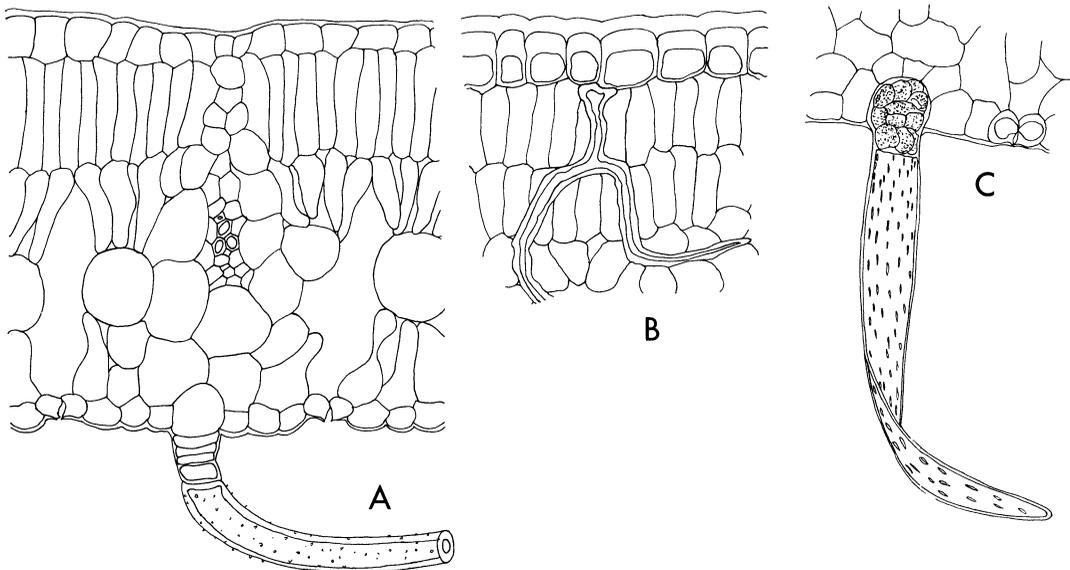


FIG. 7. – Détails anatomiques du limbe chez quelques espèces des forêts denses sèches alti-shabiennes : A. – *Leptoderris nobilis* : parenchyme chlorophyllien lacuneux caractérisé par des cellules ellipsoïdales, à section circulaire, qui servent de point de concentration de plusieurs cellules palissadiques lacuneuses donnant l'allure de piliers espacés par de grandes lacunes ( $\times 250$ ) ; B. – *Ritchiea quarrei* : cellules épidermiques à cuticule épaissie, doublée d'une paroi externe épaissie ; détail d'un idioblaste ( $\times 280$ ) ; C. – *Landolphia eminiiana* : poil de la face inférieure ( $\times 250$ ).

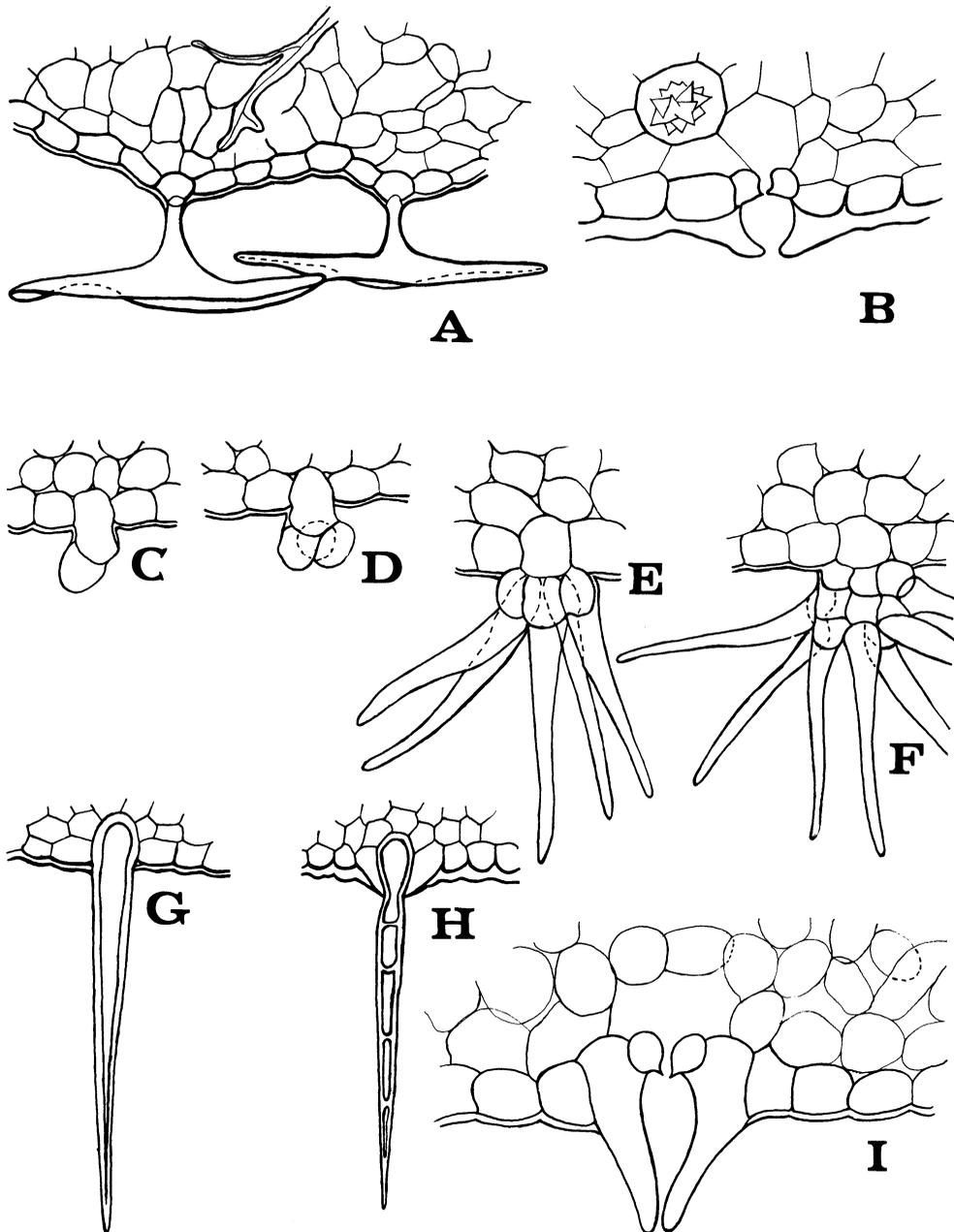


FIG. 8. — Aspects de l'indument et des stomates chez quelques espèces des forêts denses sèches alti-shabiennes : A. — *Bequaertiodendron magalismontanum* : poils monocellulaires en forme de T de la face inférieure et sclérite ramifié ( $\times 120$ ) ; B. — *Entandrophragma devevoui* : stomate de la face inférieure ( $\times 640$ ) ; — C. — F. — *Grewia schmitzii* : différents stades de développement des poils pluricellulaires étoilés ( $\times 210$ ) ; G. — *Dichapetalum bangii* : Poil monocellulaire ( $\times 150$ ) ; H. — *Uvaria angolensis* subsp. *angolensis* : Poil pluricellulaire ( $\times 100$ ) ; I. — *Craterosiphon schmitzii* : stomate de la face inférieure ( $\times 640$ ).

## 3. COMPOSITION CHIMIQUE.

La sclérophyllie ayant parfois été mise en parallèle avec certaines particularités de la composition chimique des feuilles (LOVELESS 1961, 1962 ; MERIDA & MEDINA 1967, SOBRADO & MEDINA 1980), nous reprenons au tableau 6 les teneurs en cendres, N, P, K, Ca, Mg et Na des feuilles de dix espèces importantes (Malaisse et Reichle, résultats inédits). La teneur moyenne en cendres est de l'ordre de 6 %, *Parinari* et *Grewia* atteignent les valeurs les plus élevées. La teneur en azote, quoique basse (1,8 %) ne s'écarte pas des valeurs observées dans d'autres formations végétales du Shaba méridional, à savoir 1,85 % en forêt claire et 2,11 % pour les feuilles des plantes établies dans les fourrés sur hautes termitières (Malaisse, résultats inédits). On remarquera que les feuilles les plus épaisses montrent toutes une teneur élevée en potassium. Les teneurs en N et P montrent une corrélation positive ( $r = 0,78$ ).

TABLEAU 6

*Teneur en cendres, N, P, K, Ca, Mg et Na des feuilles ou folioles (en % mat. sèche)  
de quelques essences des forêts denses sèches zambéziennes  
(Malaisse et Reichle, résultats inédits)*

Espèces	Cendres	N total	P	K	Ca	Mg	Na
<i>Brachystegia spiciformis</i> var. <i>schmitzii</i>	4,60	2,230	0,134	0,708	0,152	0,118	0,006
<i>Combretum gossweileri</i>	4,84	1,443	0,072	0,483	0,634	0,241	0,004
<i>Diospyros hoyleana</i>	3,92	1,880	0,087	0,610	0,234	0,232	0,003
<i>Entandrophragma delevoiyi</i>	4,88	2,352	0,154	0,581	0,470	0,367	0,051
<i>Grewia schmitzii</i>	9,41	2,151	0,108	0,848	0,709	0,445	0,006
<i>Landolphia eminiiana</i>	8,75	1,765	0,127	0,804	1,203	0,263	0,006
<i>Parinari excelsa</i>	11,93	1,195	0,037	0,312	0,469	0,184	0,003
<i>Rawsonia lucida</i>	7,69	1,690	0,096	1,221	0,606	0,385	0,003
<i>Rothmania whitfieldii</i>	6,36	1,626	0,097	1,085	0,272	0,537	0,004
<i>Uvaria angolensis</i> subsp. <i>angolensis</i>	4,82	1,681	0,141	0,194	0,245	0,188	0,006
Moyenne	6,72	1,801	0,105	0,685	0,499	0,296	0,009

## DISCUSSION

DUVIGNEAUD (1950) a reconnu l'existence d'une «laurisilve» localisée dans le sud du Zaïre, du Bas-Zaïre au Shaba occidental. Elle correspond aux forêts denses sèches à *Cryptosepalum exfoliatum* ssp. *pseudotaxus* (FANSHAWE 1969) dont nous avons rappelé l'existence plus haut. Ces forêts se rencontrent encore dans les districts de Mwinilunga, Kabongo, Balovale, Mongu et Mankoya en Zambie, ainsi que dans l'est de la Province Moxico en Angola. Elles sont connues sous les termes de «Mabwati» (Zaïre), de «Mavunda» (singulier Livunda, Zambie) et de «Mufuko» (Angola). Les précipitations élevées qu'elles reçoivent compensent la rapidité du drainage des sables du Kalahari. DUVIGNEAUD *et al.* (1951), étudiant l'écomorphologie de la feuille chez quelques espèces de ce groupement, constatent l'absence de développement de tissus scléreux divers, la faible importance des poils, l'épaisseur relative du limbe (260  $\mu$  en moyennes). HOMÈS *et al.*

(1951), abordant l'écomorphologie de la feuille dans une série écophyllétique du genre *Parinari*, observent un caractère xéromorphique très poussé chez *P. excelsa* et *P. curatellifolia*. Ils insistent sur le développement de l'hypoderme sur les deux faces de la feuille, la tendance à la microphyllie, l'abondance des poils. ERNST (1971) signale également une xéromorphie chez plusieurs feuilles d'espèces des forêts claires de type Miombo, notamment la présence de piliers de sclérenchyme traversant toute l'épaisseur du limbe.

Nos résultats confirment partiellement ces observations. Le limbe est relativement épais (260  $\mu$  en moyenne), le trichome est présent chez 61 % de l'échantillon, la taille des feuilles est relativement réduite (27 cm<sup>2</sup> en moyenne, soit le type mésophylle 1). L'hypoderme est relativement rare (22 %) et peu développé. Le développement de tissus scléreux divers est fréquent (83 %).

Plusieurs auteurs ont signalé la présence d'un anneau complet de sclérenchyme entourant les faisceaux libéro-ligneux des feuilles pour des espèces appartenant aux flores tropicales. YANNEY-WILSON (1963) a étudié les adaptations de dix arbustes sempervirents des savanes littorales des environs d'Accra au Ghana, territoire où la saison sèche dure 5 mois. Six espèces de ce petit lot montrent la présence de massifs de sclérenchyme qui entourent le faisceau libéro-ligneux de la nervure principale : chez *Dichapetalum flexuosum* et *Capparis erythrocarpa* les îlots de sclérenchyme forment un anneau discontinu, par contre chez *Fagara xanthoxyloides*, *Baphia pubescens*, *Bridelia ferruginea* et *Grewia carpinifolia* l'anneau est fermé. Il est à noter que ces six genres sont représentés dans la flore des forêts claires ou des forêts denses sèches zambéziennes. COLONVAL-ELENKOV & MALAISSE (1975) lors de l'étude anatomique de la feuille de vingt espèces appartenant à la flore termitophile alti-shabienne distinguent quatre types principaux. Deux d'entre eux se retrouvent parmi notre échantillon, à savoir la sclérophyllie par développement d'îlots de sclérenchyme et celle par développement d'un anneau complet de sclérenchyme. Mais, tandis que pour la flore termitophile les deux types montrent une importance semblable, il n'en est plus de même pour la flore des forêts denses sèches, où la structure la plus xérophile est la mieux représentée (9 et 74 % respectivement). Dans l'ensemble, le matériel étudié présente un léger épaississement de la cuticule (valeur maximale observée : 8  $\mu$  chez *Ritchiea*), qui favorise une réduction des pertes d'eau par transpiration. Ce caractère explique vraisemblablement l'importance moindre du pluviollessivage sous les tropiques par rapport aux régions tempérées observée par ZAMIEROWSKI (1975) dans deux forêts du Mont Kenya. Enfin la mise en parallèle de la sclérophyllie avec une déficience en azote qui a été observée ailleurs, notamment pour la végétation de type Bana en Amazonie (SOBRADO & MEDINA 1980), ne peut être retenue pour la flore des forêts denses sèches zambéziennes. En effet la teneur en N du sol au muhulu de la Luiswishi varie de 0,65 % dans les centimètres supérieurs à 0,03 % à 1,5 m de profondeur, tandis que celle des feuilles varie de 1,2 à 2,4 % (moyenne 1,8 %).

La présente note fait ressortir le grand intérêt d'une étude similaire pour une forêt dense montagnarde africaine (laurisilve typique). La comparaison de l'anatomie foliaire de cette dernière végétation avec celle faisant l'objet de la présente étude permettrait de mieux situer la position particulière des forêts denses sèches zambéziennes, un des écosystèmes terrestres africains les plus menacés d'extinction.

## REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Ngoy Longwa pour la mise au net des figures, Kapinga Ilunga pour l'établissement de certains paramètres foliaires, Bulaimu Tabu, Kisimba Kibuye et Muzinga Yumba pour l'aide sur le terrain.

## BIBLIOGRAPHIE

- ADAM, J., 1956. – Éléments pour la phytosociologie de l'Afrique occidentale. II. Inventaire d'un boisement d'apparence climacique dans la région de Darou (Cercle de Koalack), Sénégal. *Bull. Soc. Bot. France* **103** (1-2) : 20-21.
- AUBRÉVILLE, A., 1957. – Echos du Congo belge : Climax yangambiens-Muhulus, termitières fossiles géantes et forêt claire katanguiens. *Bois For. Trop.* **51** : 28-39.
- BOURGUIGNON, P., CALEMBERT, J. & STREEL, M., 1960. – Prospection pédo-botanique des plaines supérieures de la Lufira (Haut-Katanga) : 111 p. Liège, Publ. F.U.L.R.E.A.C.
- CHAPMAN, J. & WHITE, F., 1970. – The evergreen forests of Malawi : 190 p. Oxford, Commonw. For. Inst.
- COLONVAL-ELENKOV, E. & MALAISSE, F., 1975. – Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo). Note 20 : Remarques sur l'écomorphologie de la flore termitophile du Haut-Shaba (Zaire). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* **108** : 167-181.
- C.S.A./C.C.T.A., 1956. Phytogéographie. Yangambi, **22** : 33 p.
- DELEVOY, G., 1933. – Contribution à l'étude de la végétation forestière de la vallée de la Lukuga (Katanga septentrional). *Mém. Inst. Roy. Col. Belge (Sect. Sc. Nat. Méd.)* **1** (8) : 124 p.
- DE SLOOVER, J., LEBRUN, J. & MARYNEN, T., 1965. – Quelques paramètres foliaires liés au bilan d'eau des strates ligneuses de trois types de forêts belges. *Acad. Roy. Belg., Bull. Cl. Sc., sér. 5*, **51** : 640-671.
- DEVRED, R., 1958. – La végétation forestière du Congo belge et du Ruanda-Urundi. *Bull. Soc. Roy. For. Belg.* **65** : 409-468.
- DUVIGNEAUD, P., 1950. – Sur la véritable identité du *Parinari* sp. «Mafuca» de Gossweiler et sur l'existence d'une laurisilve de transition guinéo-zambézienne. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* **83** : 105-110.
- DUVIGNEAUD, P., 1952. – La flore et la végétation du Congo méridional. *Lejeunia* **16** : 95-124.
- DUVIGNEAUD, P., 1958. – La végétation du Katanga et de ses sols métallifères. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* **90** : 127-186.
- DUVIGNEAUD, P., DE SMET, S., KIWAK, A. & MESOTTEN, C., 1951. – Écomorphologie de la feuille, chez quelques espèces de la «laurisilve» du Congo méridional. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* **84** : 91-95.
- ERNST, W., 1971. – Zur Ökologie der Miombo-Wälder. *Flora* **160** : 317-331.
- FANSHAWE, D., 1960. – Evergreen forest relics in Northern Rhodesia. *Kirkia* **1** : 20-24.
- FANSHAWE, D., 1969. – The vegetation of Zambia. Kitwe, Min. Rural Dev., *For. Res. Bull.* **7** : 67 p.
- FRESON, R., GOFFINET, G. & MALAISSE, F., 1974. – Ecological effects of the regressive succession Muhulu-Miombo-Savannah in Upper-Shaba (Zaire). In : *Proc. 1st Int. Congr. Ecol.* : 365-371. Wageningen, PUDOC.
- GOFFINET, G., 1975. – Écologie édaphique des milieux naturels du Haut-Shaba (Zaire). I. Caractéristiques écotopiques et synécologie comparée des zoocénoses intercaliques. *Rev. Écol. Biol. Sol* **12** : 691-722.
- GOFFINET, G., 1976. – Écologie édaphique des écosystèmes naturels du Haut-Shaba (Zaire). II. Phénologie et fluctuations démographiques au niveau des groupes zoologiques dominants et de quelques populations d'arthropodes. *Bull. Écol.* **7** : 335-352.

- HOMÈS, J., DUVIGNEAUD, P., BALASSE, E. & DEWIT, J., 1951. – Écomorphologie de la feuille dans une série écophylétique du genre *Parinari*. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* **84** : 83-90.
- KEAY, R., 1959. – Vegetation map of Africa (A.E.T.F.A.T.). Explanatory notes : 24 p. Oxford, Oxford Univ. Pr.
- LEDoux, P., 1928. – Sur l'histologie foliaire de divers «Entandrophragma» C. DC. (Meliaceae) du Congo belge. *C. R. Soc. Biol.* **99** : 1886-1889.
- LEDoux, P., 1929. – Contribution à la drymologie du Congo. II. Nouvelles recherches histologiques sur les Entandrophragma C. DC. (Meliaceae) du Congo belge. *Bull. Soc. Centr. For. Belg.* **1929** : 2-7.
- LHOAS, J., 1957. – Monographie forestière de la province du Katanga : 104 p., Bruxelles, Publ. Dir. Agr. For. Elev.
- LOVELESS, A., 1961. – A nutritional interpretation of sclerophyllous and mesophytic leaves. *Ann. Bot.* **25** : 164-168.
- LOVELESS, A., 1962. – Further evidences to support a nutritional interpretation of sclerophylls. *Ann. Bot.* **26** : 549-561.
- MALAISSÉ, F., 1973. – Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo). Note 8 : Le projet Miombo. *Ann. Univ. Abidjan, série E : Écologie*, **6** : 227-250.
- MALAISSÉ, F., 1981. – Structure d'une forêt dense sèche zambézienne : le muhulu de la Luiswishi (Shaba, Zaïre). *Géo-Éco-Trop* **5** (sous presse).
- MALAISSÉ, F., FRESON, R., GOFFINET, G. & MALAISSÉ-MOUSSET, M., 1975. – Litterfall and litter breakdown in miombo. In GOLLEY & MEDINA (ed.) *Tropical Ecological Systems. Trends in terrestrial and aquatic research. Écol. Stud.* **11** : 137-152. New-York-Heidelberg-Berlin, Springer Verlag.
- MALAISSÉ, F. & MALAISSÉ-MOUSSET, M., 1970. – Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo) : Phénologie de la défoliation. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* **103** : 115-124.
- MALAISSÉ, F., MALAISSÉ-MOUSSET, M. & BULAIMU, J., 1970. – Contribution à l'étude de l'écosystème forêt dense sèche (Muhulu). Note 1 : Phénologie de la défoliation. *Trav. Serv. Sylv. Pisc. Univ. Off. Congo, Lubumbashi* **9** : 11 p.
- MALAISSÉ-MOUSSET, M., 1974. – Premier aperçu sur la microflore de quelques sols du Haut-Shaba (Zaïre). *Pédologie (Gand)* **24** (1) : 64-70.
- MERIDA, T. & MEDINA, E., 1967. – Anatomía y composición foliar de árboles de las sabanas de Trachypogon en Venezuela. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* **27** : 45-55.
- RAUNKIAER, C., 1934. – The life forms of plants and statistical plant geography : 632 p. Oxford, Clarendon Press.
- SCHMITZ, A., 1962. – Les muhulu du Haut-Katanga méridional. *Bull. Jard. Bot. État Brux.* **32** : 221-299.
- SCHMITZ, A., 1963. – Aperçu sur les groupements végétaux du Katanga. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* **96** : 233-447.
- SCHMITZ, A., 1971. – La végétation de la plaine de Lubumbashi (Haut-Katanga). *Publ. I.N.E.A.C., Ser. Sc.* **113** : 388 p.
- SCHNELL, R., 1947. – Note sur les îlots forestiers reliques de la basse Guinée française. *C. R. Ac. Sc.* **225** : 254-255.
- SCHNELL, R., 1971. – Les forêts sèches. In : Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Les milieux. – Les groupements végétaux, **2** : 738-752. Paris, Gauthier-Villars.
- SCHNELL, R., 1976. – Les forêts sèches de l'Afrique tropicale. In : Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. La flore et la végétation de l'Afrique tropicale, **3** : 270-282, Paris, Gauthier-Villars.

- SOBRADO, M. & MEDINA, E., 1980. – General morphology, anatomical structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the «Bana» vegetation of Amazonas. *Oecologia* **45** : 341-345.
- STREEL, M., 1963. – La végétation tropophile des plaines de la Lufira moyenne (Katanga méridional) : 242 p., Liège, Publ. F.U.L.R.E.A.C.
- TAYLOR, S., 1975. – Optimal leaf form. In : D. GATES & R. SCHMERL (ed.), Perspectives of biophysical ecology. *Ecol. Stud.* **12** : 609 p. New-York-Heidelberg-Berlin, Springer Verlag.
- THOMASSON, M., 1971. – Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-ouest malgache). I. Spectres biologiques foliaires. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **118** : 749-752.
- THOMASSON, M., 1977. – Écomorphologie et port des végétaux. Exemple de quelques formations ligneuses de Madagascar. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, sér. 3, **460** (Botanique 31) : 49-69.
- TROCHAIN, J.-L., 1980. – Forêts denses sèches de basse altitude. In : Écologie végétale de la zone intertropicale non désertique : 263-269, Toulouse, Univ. P. Sabatier.
- WHITE, F., 1962. – Forest Flora of Northern Rhodesia : 455 p. Oxford, Oxford Univ. Press.
- YANNEY-WILSON, J., 1963. – Leaf-anatomy in relation to drought resistance in some shrubs of the Accra plains. *Ghana J. Science* **3** (1) : 28-34.
- ZAMIEROWSKI, E., 1975. – Leaching losses of minerals from leaves of trees in Montane forest in Kenya. *J. Ecol.* **63** (2) : 679-687.