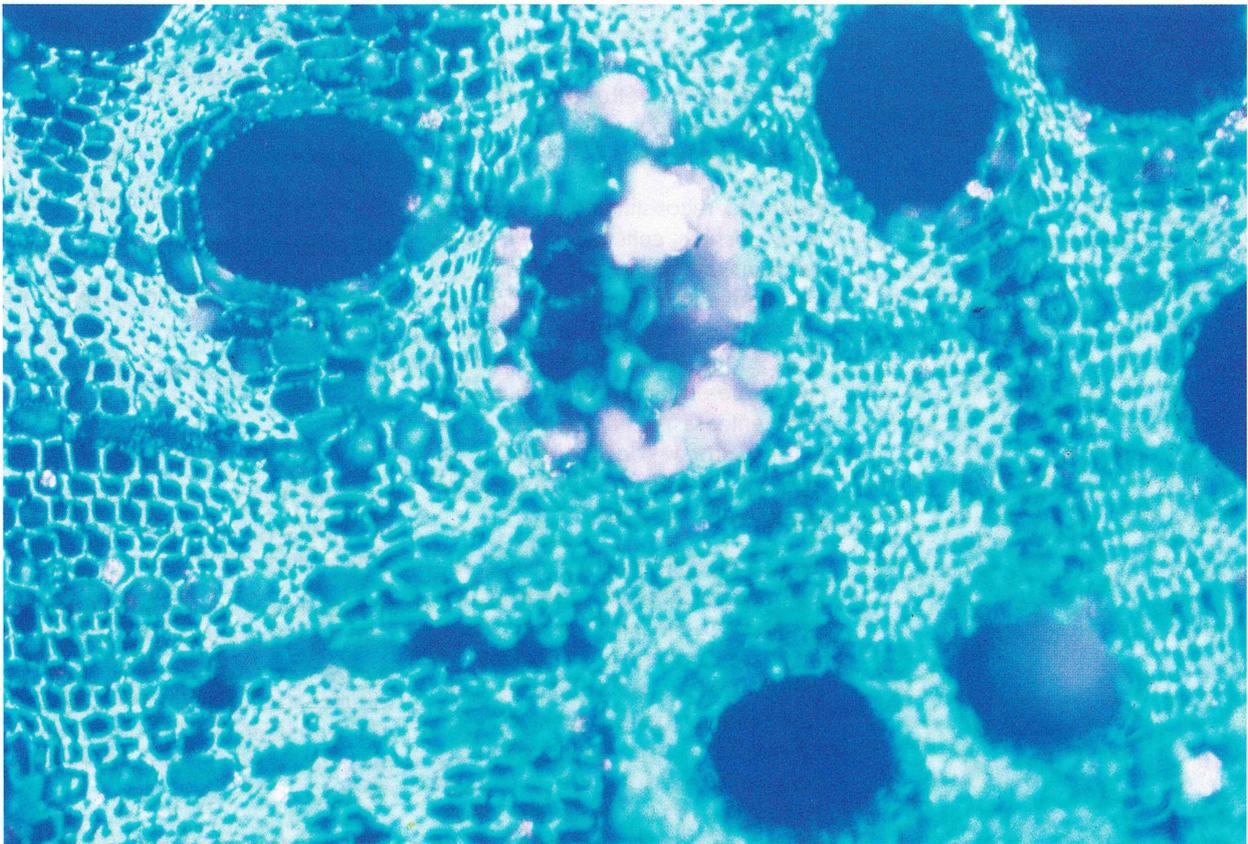




CHRISTIANE ROLANDO

Institut Méditerranéen
d'Ecologie et de Paléoécologie

ÉTUDE ANATOMIQUE DU CHARBON CHEZ LES *COMBRETUM* DE L'AFRIQUE DE L'OUEST



Charbon de *Combretum glutinosum*, section transversale. On reconnaît les pores arrondis, le parenchyme aliforme et en bandes tangentielles, ainsi qu'un îlot de phloème interxylémien.
Transverse section of a Combretum glutinosum charcoal showing round vessels, paratracheal aliform parenchyma, banded parenchyma and one included phloem strand.

L'anthracologie, étude des charbons de bois, est de plus en plus partie prenante des reconstitutions paléoenvironnementales.

Cet article porte ici sur neuf essences de *Combretum* de l'Afrique de l'Ouest sahélienne et soudanienne.

L'analyse anthracologique consiste à identifier des fragments de charbon de bois de diverses origines, naturelles ou anthropiques, sur la base de leurs caractères anatomiques. A partir de l'interprétation des assemblages de charbons, cette méthode permet de reconstituer les paysages végétaux passés, les paléoenvironnements végétaux, et de suivre la dynamique de la végétation au cours de son évolution ou de sa régression. Elle est la seule parmi les méthodes de reconstitution des paléoenvironnements à présenter la précision spatio-temporelle garantissant la fiabilité des reconstitutions obtenues. En effet, les pollens, classiquement utilisés pour ce type d'étude, peuvent être sujets à des déplacements importants et ne sont collectés que dans des sites ayant permis leur conservation. En revanche, des fragments de charbon de bois peuvent être retrouvés dans les sols partout où sont passés l'homme et le feu.

Outre la reconstitution des végétations passées, cette technique s'insère dans le cadre des études des changements climatiques globaux. En effet, connaissant les exigences écologiques et plus particulièrement les préférences climatiques des différentes espèces, on peut tenter une approche des conditions qui prévalaient dans la zone de prélèvement des charbons.

Seule l'identification au niveau spécifique des différents charbons présente donc un intérêt pour reconstituer des paléoenvironnements végétaux et des paléoclimats. Cette nécessité de parvenir au niveau spécifique, lors des identifications, a conduit à entreprendre une étude exhaustive des caractères anatomiques des ligneux de l'Afrique de l'Ouest sahélienne et soudanienne (ROLANDO, 1992 a). Faisant suite à l'étude de l'anatomie des *Acacia* (ROLANDO, 1992 b), le présent travail concerne un genre également

très répandu en Afrique de l'Ouest : les *Combretum*.

MATÉRIEL

Le genre *Combretum* est abondamment représenté dans les pays tropicaux. Selon EXELL (1966) cité par VAN VLIET (1979), ce genre comprend 200 espèces réparties en Amérique, Asie et Afrique. HUTCHINSON et DALZIEL (1954) dans leur « Flora of West Tropical Africa » recensent 49 espèces de *Combretum*. Parmi ces espèces, dix peuvent être rattachées aux zones bioclimatiques sahélienne et soudanienne :

- *Combretum aculeatum* Vent.
- *Combretum collinum* Fresen.
- *Combretum fragans* F. Hoffm.
- *Combretum glutinosum* Perr. ex D.C.
- *Combretum lecardii* Engl. & Diels
- *Combretum micranthum* G. Don
- *Combretum molle* R. Br. ex G. Don
- *Combretum nigricans* Lepr. ex Guill. et Perr.
- *Combretum nioroense* Aubrév. ex Keay
- *Combretum paniculatum* Vent.

La plupart de ces *Combretum* sont des arbustes ou de petits arbres ; *C. paniculatum* est une liane.

Nous n'avons pu disposer d'échantillon de *Combretum nioroense* étant données sa relative rareté et sa distribution très limitée ; cette espèce se trouve essentiellement dans la région de Nioro au Mali (AUBRÉVILLE, 1950).

Cette étude a porté sur 55 échantillons appartenant aux espèces précédemment énumérées (sauf *C. nioroense*) avec, pour chaque espèce, de 2 à 12 échantillons. L'origine des échantillons est fournie ci-contre.

ORIGINE DES ÉCHANTILLONS

Combretum aculeatum

Ech. 114 (Diam. 16 mm) : Oursi, Burkina Faso ; éch. 328 (Diam. 58 mm) : Tientiergou, Niger (récolte P. Montagne, CIRAD) ; éch. 337 (Diam. 32 mm) : Tchad (récolte M.F. Courel, C.N.R.S.) ; éch. 340 (Diam. 35 mm) : Bandia, Sénégal (récolte P. Danthu, CIRAD) ; éch. 355 (Diam. 35 mm) : Laf, Cameroun (récolte M. Ntoupka) ; éch. 375 (Diam. 12 mm) : Ouagadougou, Burkina Faso (récolte A. El Hamrouni, F.A.O.).

Combretum collinum

Ech. 16 (Diam. 17 mm) : Nazinga, Burkina Faso ; éch. 313 (Diam. 38 mm) : Mambiri, Mali (récolte P. Couteron, ENGREF) ; éch. 356 (Diam. 48 mm) : Laf, Cameroun (récolte M. Ntoupka).

Combretum fragans

Ech. 88 (Diam. 15 mm) : Sebou, Burkina Faso ; éch. 302 (Diam. 26 mm) : Konna, Mali ; éch. 316 (Diam. 28 mm) : Badinko, Mali (récolte P. Couteron, ENGREF) ; éch. 333 (Diam. 54 mm) : Bondoukuy, Burkina Faso (récolte A. Fournier, ORSTOM) ; éch. 348 (Diam. 24 mm) : Bamako, Mali ; éch. 351 (Diam. 22 mm) : Mali (récolte P. Grard & P. Marnotte, CIRAD) ; éch. 357 (Diam. 47 mm) : Laf, Cameroun (récolte M. Ntoupka).

Combretum glutinosum

Ech. 6 (Diam. 22 mm) : Nazinga, Burkina Faso ; éch. 112 (Diam. 14 mm) : Oursi, Burkina Faso ; éch. 297 (Diam. 21 mm) : Bandiagara, Mali ; éch. 319 (Diam. 33 mm) : Fina, Mali (récolte P. Couteron, ENGREF) ; éch. 330 (Diam. 44 mm) : Tientiergou, Niger (récolte P. Montagne, CIRAD) ; éch. 336 (Diam. 59 mm) : Bondoukuy, Burkina Faso (récolte A. Fournier, ORSTOM) ; éch. 338 (Diam. 22 mm) : Tchad (récolte M.F. Courel, C.N.R.S.) ; éch. 341 (Diam. 60 mm) : Bandia, Sénégal (récolte P. Danthu, CIRAD) ; éch. 347 (Diam. 23 mm) : Bamako, Mali ; éch. 354 (Diam. 46 mm) : Laf, Cameroun (récolte M. Ntoupka) ; éch. 373 (Diam. 12 mm) : Ouagadougou, Burkina Faso (récolte A. El Hamrouni, F.A.O.).

Combretum lecardii

Ech. 138 (Diam. 14 mm) : Sapone, Burkina Faso ; éch. 318 (Diam. 27 mm) : Fina, Mali (récolte P. Couteron, ENGREF) ; éch. 343 (Diam. 33 mm) : Bamako, Mali ; éch. 350 (Diam. 32 mm) : Mali (récolte P. Grard & P. Marnotte, CIRAD).

Combretum micranthum

Ech. 48 (Diam. 17 mm) : Gampela, Burkina Faso ; éch. 56 (Diam. 18 mm) : Sapone, Burkina Faso ; éch. 134 (Diam. 17 mm) : Sikire, Burkina Faso ; éch. 269 (Diam. 26 mm) : Segou, Mali ; éch. 296 (Diam. 26 mm) : Bandiagara, Mali ; éch. 314 (Diam. 36 mm) : Fina, Mali (récolte P. Couteron, ENGREF) ; éch. 331 (Diam. 42 mm) : Tientiergou, Niger (récolte P. Montagne, CIRAD) ; éch. 332 (Diam. 60 mm) : Bondoukuy, Burkina Faso (récolte A. Fournier, ORSTOM) ; éch. 342 (Diam. 38 mm) : Bandia, Sénégal (récolte P. Danthu, CIRAD) ; éch. 346 (Diam. 22 mm) : Bamako, Mali ; éch. 352 (Diam. 32 mm) : Mali (récolte P. Grard & P. Marnotte, CIRAD) ; éch. 374 (Diam. 13 mm) : Ouagadougou, Burkina Faso (récolte A. El Hamrouni, F.A.O.).

Combretum molle

Ech. 201 (Diam. 17 mm) : Kassini, Burkina Faso ; éch. 317 (Diam. 28 mm) : Boucle Baoule, Mali (récolte P. Couteron, ENGREF) ; éch. 335 (Diam. 60 mm) : Bondoukuy, Burkina Faso (récolte A. Fournier, ORSTOM) ; éch. 345 (Diam. 33 mm) : Bamako, Mali ; éch. 349 (Diam. 30 mm) : Mali (récolte P. Grard & P. Marnotte, CIRAD) ; éch. 353 (Diam. 48 mm) : Laf, Cameroun (récolte M. Ntoupka).

Combretum nigricans

Ech. 89 (Diam. 16 mm) : Sabou, Burkina Faso ; éch. 315 (Diam. 44 mm) : Fina, Mali (récolte P. Couteron, ENGREF) ; éch. 329 (Diam. 48 mm) : Tientiergou, Niger (récolte P. Montagne, CIRAD) ; éch. 334 (Diam. 49 mm) : Bondoukuy, Burkina Faso (récolte A. Fournier, ORSTOM) ; éch. 344 (Diam. 24 mm) : Bamako, Mali.

Combretum paniculatum

Ech. 308 (Diam. 17 mm) : Koulikouro, Mali ; éch. 339 (Diam. 34 mm) : Dinderesso, Burkina Faso (récolte D. Depommier).

Remerciements : Un grand merci à tous ceux qui, par leurs récoltes et envois d'échantillons, ont permis la réalisation de cette étude.

MÉTHODE

Les échantillons de bois de référence, préalablement disposés dans un bac de sable de Fontainebleau, sont carbonisés dans un four à mouffle à 600 °C. Ils sont maintenus dans le sable jusqu'à leur refroidissement complet afin d'éviter la formation de cendres à leur surface.

Les ligneux carbonisés sont ensuite sectionnés manuellement selon les trois plans classiques (transversal, radial et tangentiel), puis examinés au microscope épiscopique. L'obtention de cassures très nettes et les plus planes possibles est indispensable pour un examen satisfaisant des échantillons car la présence d'un relief important rend difficile l'utilisation de grossissements élevés.

L'utilisation de la microscopie épiscopique à contraste interférentiel différentiel permet l'observation de fins détails anatomiques dans de bonnes conditions, le grossissement pouvant être porté à 1 000 fois (THINON, 1988 ; ROLANDO et THINON, 1988) ; c'est ce type d'équipement que nous avons utilisé lors de cette étude.

La carbonisation, hormis des retraits et quelques déformations, respecte les structures anatomiques du bois. L'anthracologue fait donc appel aux mêmes caractères d'identification que ceux élaborés par les xylogues (CLARKE, 1938 ; PHILLIPS, 1941 ; BRAZIER et FRANKLIN, 1961 ; NORMAND, 1972 ; BAREFOOT et HANKINS, 1982 ; IAWA, 1989).

RÉSULTATS

Les différentes espèces de *Combretum* que nous avons examinées présentent des caractères anatomiques communs ; d'autres caractères, plus spécifiques, permettront l'identification. Pour ce qui concerne les dimensions indiquées, rappelons qu'il

s'agit de mesures effectuées sur des charbons de bois, non comparables aux données classiquement obtenues sur du bois frais, du fait des retraits induits par la carbonisation.

□ Cernes

Les cernes des bois tropicaux ont été évoqués par plusieurs auteurs (MARIAUX, 1967 ; VAN VLIET, 1979 ; DÉTIENNE, 1989 ; GOURLAY et KANOWSKI, 1991 ; ROLANDO, 1992a ; BARAKAT, 1995). Ils furent longtemps considérés comme absents des bois tropicaux, mais leur présence est maintenant confirmée par la majorité des anatomistes ; l'International Meeting on Growth Periodicity in Tropical Tree (IAWA, 1995) a contribué à faire le point des données les plus récentes en la matière. Les cernes sont généralement annuels et sont liés à l'alternance de conditions de croissance favorables et défavorables, essentiellement saison des pluies/saison sèche pour ce qui concerne les régions semi-arides.

Les couches d'accroissement sont délimitées par une bande dite marginale de parenchyme, généralement large de deux à quatre cellules dont certaines contiennent des cristaux (par exemple chez *Acacia polyacantha*, *Combretum micranthum*, *Grewia bicolor*), une élévation plus ou moins discrète de la densité du tissu fibreux, l'aplatissement de la section transversale des fibres (par exemple chez *Celtis integrifolia*, *Pterocarpus lucens*, *Combretum nigricans*) ou l'apparition d'une zone semi-poreuse, souvent fragmentée (par exemple chez *Ziziphus lotus* ou *Grewia lasiodiscus*).

Parmi les espèces de *Combretum*, objet de notre étude, des cernes ont été notés chez la plupart des échantillons de *C. aculeatum*, *C. micranthum*, *C. molle*, *C. nigricans* et *C. paniculatum* ; chez *C. fragans* et *C. glutinosum*, la présence de cernes

est moins constante. Nous n'en avons jamais observé chez *C. collinum*.

□ Vaisseaux

Les pores sont exclusivement solitaires et généralement circulaires, ils sont peu nombreux (moins de 50 par millimètre carré) sauf chez *C. micranthum* où leur nombre varie de 40 à 100, voire 120 par millimètre carré. Des thylls obstruent fréquemment les vaisseaux de *C. collinum*, *C. glutinosum*, *C. lecardii* et *C. micranthum*.

Les perforations simples et l'absence d'épaississements hélicoïdes sont des caractères constants.

On note, dans certaines espèces, deux classes de taille de pores. Les tailles indiquées dans la présente étude correspondent au diamètre tangentiel maximal des plus gros pores et minimal des plus petits. Ainsi, les pores de *C. fragans*, *C. molle* et *C. paniculatum* peuvent-ils atteindre un diamètre tangentiel de plus de 150 µm, ceux de *C. micranthum*, les plus petits, présentent un diamètre tangentiel inférieur à 80 µm, parfois de 50 à 30 µm, tandis que, chez les autres espèces, le diamètre tangentiel des pores varie généralement de 50 à 100 µm.

Les ponctuations vasculaires et radiovasculaires sont identiques ; elles sont arrondies ou elliptiques et ornées. Leur diamètre est compris entre 3 et 8 µm, mais des ponctuations de dimension inférieure à 3 µm peuvent être rencontrées chez *C. aculeatum*, *C. fragans*, *C. micranthum* et *C. nigricans*. L'ornementation apparaît en microscopie optique à fort grossissement (x 1000) sous forme de dents, papilles, barreaux simples et, plus rarement, de ramifications, ces dernières qualifiées par BAILEY (1933) de « coralloid structure » et correspondant, semble-t-il, aux types 8 à 11 définis par OHTANI et ISHIDA (1976).

□ Fibres

Nous considérons comme fibres à paroi épaisse celles dont l'épaisseur de deux parois contiguës est supérieure ou égale au diamètre du lumen. Cette caractéristique se retrouve essentiellement chez *C. fragans*, *C. glutinosum* et *C. molle*.

La présence de fibres septées caractérise tous les échantillons examinés de *C. aculeatum*, *C. lecardii*, *C. micranthum*, *C. paniculatum*. En revanche, *C. glutinosum* ne présente jamais de fibres septées. Chez les autres espèces, de telles fibres ont été rencontrées uniquement dans certains des échantillons.

□ Parenchyme

Le parenchyme est à dominance circumvasculaire, d'abondance* variable, mais rare à peu abondant chez *C. aculeatum*, *C. lecardii*, *C. micranthum* et *C. paniculatum*. Il est en outre présent sous forme de bandes tangentielles et/ou marginales chez *C. collinum*, *C. fragans*, *C. glutinosum*, *C. micranthum*, *C. molle* et *C. nigricans*.

□ Rayons

Le nombre de rayons au millimètre tangentiel est toujours supérieur à 10, la fréquence la plus grande (20 à 30) se rencontre chez *C. collinum*, *C. fragans*, *C. glutinosum*, *C. micranthum*, *C. molle*, *C. nigricans*. Les rayons sont hétérocellulaires, constitués de cellules couchées, dressées et carrées dont la fréquence respective est variable. Leur hauteur excède rarement 15 cellules.

Les rayons sont unisériés chez toutes les espèces de *Combretum* examinées. Des rayons bisériés ont cependant été observés chez tous les échantillons de *C. nigricans* et chez

* Nous qualifions d'abondant un parenchyme occupant plus de 15 % du plan ligneux transversal.

certaines *C. aculeatum* et *C. fragans*, mais avec une fréquence moindre que chez *C. nigricans*.

Des cristaux (cristaux rhomboédriques ou druses) sont présents dans les cellules des rayons de *C. collinum*, *C. molle*, *C. nigricans* et la moitié des échantillons de *C. micranthum* examinés. Nous n'avons jamais remarqué de cristaux dans les cellules des rayons de *C. aculeatum* et *C. paniculatum*.

Des cellules de rayons présentant une perforation ont été remarquées dans deux échantillons de *C. fragans* et un de *C. paniculatum*. Cette caractéristique, signalée comme souvent aléatoire (IAWA, 1989), n'a pas fait l'objet d'une recherche systématique dans les différents échantillons examinés ; nous ne lui attribuerons pas une haute valeur diagnostique lors de l'identification de charbons.

□ Idioblastes

La présence d'idioblastes contenant des cristaux est constante dans tous les échantillons de *C. collinum* et *C. micranthum* examinés. En revanche, ce caractère n'a jamais été observé chez *C. aculeatum* et *C. glutinosum*. La plupart des échantillons de *C. lecardii*, *C. molle* et *C. nigricans* présentent des idioblastes. Ce caractère est plus aléatoire dans nos échantillons de *C. fragans* et *C. paniculatum*.

□ Phloème

La présence d'îlots de phloème interxylémien caractérise certaines espèces ; il s'agit de *C. fragans*, *C. glutinosum*, *C. molle* et *C. nigricans*.

La combinaison de ces caractères anatomiques nous a permis de proposer une clé de détermination (tableau I). Toutefois, ne disposant que de deux échantillons de *C. paniculatum*, nous avons exclu cette espèce de notre clé.

DESCRIPTION DES ESPÈCES

Lors de l'identification des charbons de bois, l'état de conservation médiocre de certains échantillons ou leur petite taille peut rendre cette clé, dichotomique, inutilisable. Aussi détaillerons-nous, pour chaque espèce de *Combretum*, les caractères anatomiques les plus remarquables. L'essentiel de ces données est repris dans le tableau II, p. 52.

□ *Combretum aculeatum*

Pores de diamètre tangentiel compris entre 30 et 120 μm . Les cernes sont distincts, avec aplatissement des fibres. Dans l'épaisseur du cerne, les fibres sont souvent disposées en files radiales nettes. Nous n'avons pas observé de fibres à paroi épaisse. La présence de

thylles est occasionnelle. L'espèce est caractérisée par l'absence de phloème interxylémien. Le parenchyme est rare. Le nombre des rayons par millimètre tangentiel est compris entre 11 et 20, jamais supérieur à 20 dans les échantillons examinés. Quelques rayons plurisériés ont été observés, mais ils sont rares. Les ponctuations vasculaires et radiovasculaires sont arrondies ou elliptiques ; leur taille varie de 3 à 7 μm . Nous n'avons pas observé d'idioblastes ni de cristaux.

□ *Combretum collinum*

Présence de pores elliptiques. Le diamètre tangentiel des pores varie de 30 à plus de 150 μm . La présence de thylles n'est pas constante. L'absence de phloème est caractéristique. Le parenchyme est abondant ; circumvasculaire aliforme, il

TABLEAU I

CLÉ D'IDENTIFICATION DES *COMBRETUM* DE L'AFRIQUE DE L'OUEST

1. Présence fréquente de rayons bisériés Rayons unisériés	<i>C. nigricans</i> 2
2. Phloème interxylémien présent Phloème interxylémien absent	3 5
3. Pas de fibres septées Fibres septées souvent présentes + pores elliptiques fréquents	4 <i>C. molle</i>
4. Présence de pores de diamètre tangentiel > 150 μm Diamètre tangentiel des pores compris entre 40 μm et 100 μm	<i>C. fragans</i> <i>C. glutinosum</i>
5. Parenchyme rare, juxtavasculaire Parenchyme plus ou moins abondant	<i>C. aculeatum</i> 6
6. Plus de 50 pores par mm^2 Moins de 50 pores par mm^2	<i>C. micranthum</i> 7
7. Parenchyme abondant, en bandes et plus de 20 rayons au millimètre tangentiel Parenchyme peu abondant + fibres libriformes très ponctuées	<i>C. collinum</i> <i>C. lecardii</i>

TABLEAU II
CARACTÉRISTIQUES ANATOMIQUES PRINCIPALES
DES *COMBRETUM* DE L'AFRIQUE DE L'OUEST

Caractères	<i>C. aculeatum</i>	<i>C. collinum</i>	<i>C. fragans</i>	<i>C. glutinosum</i>	<i>C. lecardii</i>	<i>C. micranthum</i>	<i>C. molle</i>	<i>C. nigricans</i>	<i>C. paniculatum</i>
Fibres paroi épaisse	0	c	a+	a+	0	d	a	d	0
Parenchyme rare	a	0	0	0	d	c	d	0	c
Parenchyme abondant	0	a+	a+	a+	0	d	a	a+	0
Pores > 150 µm	0	0	b	d	c	0	b	0	b
Pores 80-150 µm	a	a+	a+	a+	a+	0	a	c	b
Pores 50-80 µm	a	a+	a	a	b	a+	a+	a+	0
Pores < 50 µm	c	c	0	d	0	a	c	d	0
Thylles	c	c	c	b	c	b	d	d	c
Cernes	a	0	b	c	d	a	a	a+	a+
Plus de 20 rayons/mm tg	0	a+	a	a	c	b	a	a+	c
Longueur des éléments de vaisseaux < 200 µm	c	c	a	a	0	d	a	0	0
Ponctuations vasculaires 3-5 µm	c	a+	a+	a+	a+	a+	a+	a+	c
Ponctuations vasculaires 5-7 µm	b	c	d	d	c	c	d	0	c
Fibres libriformes très ponctuées	c	c	c	d	a+	c	a	c	a+
Fibres septées	a+	b	0	0	a+	a+	b	d	a+
Cellules de parenchyme cloisonnées	0	b	c	c	c	b	d	d	0
Cristaux dans cellules rayons	0	b	d	d	d	b	a	a+	0
Idioblastes	0	a+	c	0	b	a+	a	b	c
Druses	0	a+	a	b	b	0	d	0	c

a+ : tous les échantillons présentent le caractère.

a : plus des trois quarts des échantillons présentent le caractère.

b : 50 à 75 % des échantillons présentent le caractère.

c : 25 à 50 % des échantillons présentent le caractère.

d : moins du quart des échantillons présente le caractère.

0 : aucun échantillon ne présente le caractère.

se présente également sous forme de bandes tangentielles de plus de 4 cellules d'épaisseur. Quelques rayons bisériés ont été observés, mais ce caractère n'est pas constant. Les ponctuations vasculaires et radiovasculaires sont arrondies ou elliptiques ; leur taille varie de 5 à 7 µm. On observe des idioblastes avec cristaux (rhomboédriques ou druses) dans tous les échantillons ; certains comportent, en outre, des cellules de parenchyme cloisonné contenant des cristaux. Des cristaux rhomboédriques sont également présents dans les cellules des rayons ; on en trouve, mais pas de façon constante, dans les cellules dressées et cloisonnées des rayons de certains échantillons.

On note aussi la présence de druses.

□ *Combretum fragans*

Présence de gros pores, de diamètre tangentiel souvent supérieur à 150 µm et jamais inférieur à 50 µm. Ils sont parfois obstrués par des thylles. La présence de cernes n'est pas constante. Des fibres à paroi épaisse et des îlots de phloème interxylémien sont observés dans la plupart des échantillons. Le parenchyme est abondant ; circumvasculaire aliforme plus ou moins anastomosé, il apparaît également sous forme de bandes tangentielles larges de 4 cellules et plus. On note de 11 à plus de 20 rayons par millimètre tangentiel. Quelques rayons bisériés sont

remarqués, ainsi que des perforations dans les cellules carrées des rayons. La plupart des éléments de vaisseaux ont une longueur inférieure à 200 µm. Les ponctuations vasculaires et radiovasculaires sont arrondies ou elliptiques ; leur taille est souvent inférieure à 5 µm, parfois 3 µm. Des idioblastes avec cristaux (rhomboédriques ou druses) sont présents dans certains des échantillons observés ; on rencontre, en outre, des cellules de parenchyme cloisonné contenant des cristaux.

□ *Combretum glutinosum*

Les pores ont un diamètre tangentiel compris entre 40 et 100 µm. Ils sont fréquemment obstrués par des thylles. Des fibres à paroi épaisse



sont notées dans tous les échantillons ainsi que des îlots de phloème interxylémien. Le parenchyme est abondant, circumvasculaire aliforme plus ou moins anastomosé et se présente également sous forme de bandes tangentielles larges de 1 à 4 cellules et plus d'épaisseur. La plupart des éléments de vaisseaux ont une longueur inférieure à 200 µm. Les ponctuations vasculaires et radiovasculaires sont arrondies ou, fréquemment, elliptiques ; leur taille est comprise entre 3 et 5 µm. Nous n'avons pas noté de fibre septée ni d'idioblaste dans les échantillons examinés.

□ ***Combretum lecardii***

Les pores sont plutôt grands (diamètre tangentiel de 50 à plus de 150 µm). Des vaisseaux sont obstrués par des thylls dans la moitié des échantillons observés. Les fibres apparaissent souvent disposées en files radiales. Les ponctuations vasculaires et radiovasculaires sont elliptiques ou, fréquemment, arrondies ; leur taille est généralement comprise entre 3 et 7 µm. Les parois des vaisseaux présentent souvent de longues portions très ponctuées. La présence de fibres septées est un caractère constant. Des idioblastes avec cristaux (rhomboédriques ou druses) sont présents dans la plupart des échantillons observés.

□ ***Combretum micranthum***

Les pores sont plus nombreux que dans les autres espèces : leur nombre, souvent supérieur à 50 par millimètre carré, peut atteindre 70 et même 100/mm². Leur diamètre tangentiel peut être qualifié de petit à moyen (de 30 à 80 µm). Nous n'avons pas noté de fibre à paroi épaisse. En revanche, la présence de thylls à l'intérieur des vaisseaux et de cernes distincts avec aplatissement des fibres avant la ligne limitante est caractéristique. Le parenchyme est peu abondant ; circumvasculaire en manchon, il se

présente également sous forme de bandes tangentielles de quatre cellules et plus d'épaisseur. La plupart des éléments de vaisseaux ont une longueur supérieure à 200 µm. Au niveau des rayons, la présence de méats intercellulaires bien développés est notée, de même que des épaissements des parois tangentielles des cellules marginales. Les ponctuations vasculaires et radiovasculaires sont arrondies ou elliptiques ; leur taille est souvent inférieure à 5 µm, comprise entre 5 et 3 µm. Dans de nombreux échantillons, nous avons noté des vaisseaux à longues portions peu ou pas ponctuées. La présence de fibres septées est un caractère constant. Des trachéides ont été observées dans la moitié des échantillons. Des idioblastes avec cristaux rhomboédriques sont souvent présents. Nous n'avons pas noté de druse.

□ ***Combretum molle***

A côté des pores arrondis caractéristiques, des pores elliptiques ne sont pas rares. Leur diamètre est très variable : de 30 à plus de 150 µm. Les cernes sont distincts, avec aplatissement des fibres avant la limitante. Des fibres à paroi épaisse sont notées dans tous les échantillons ainsi que des îlots de phloème interxylémien. Le parenchyme est souvent abondant ; circumvasculaire et aliforme, il se présente également sous forme de bandes marginales de quatre cellules et plus d'épaisseur. Le nombre de rayons au millimètre tangentiel est supérieur à 20 dans la majorité des échantillons. La présence de méats intercellulaires bien développés est notée au sein des rayons. La longueur de la plupart des éléments de vaisseaux n'atteint généralement pas 200 µm. Les ponctuations vasculaires et radiovasculaires, dont la plupart ont une taille inférieure à 5 µm, sont arrondies ou elliptiques et présentent parfois des orifices confluent. Ces ponctuations apparaissent très nombreuses dans certaines portions de

vaisseaux pour la moitié des échantillons. La plupart des fibres libri-formes sont très ponctuées. La présence de fibres septées n'est pas constante. Des idioblastes avec cristaux rhomboédriques sont souvent présents.

□ ***Combretum nigricans***

Coexistence de pores circulaires et de pores elliptiques ; le diamètre tangentiel est généralement compris entre 50 et 80 µm. Les cernes sont distincts, avec aplatissement des fibres avant la ligne limitante. La présence de phloème interxylémien caractérise l'espèce. Le parenchyme est souvent abondant ; circumvasculaire et aliforme, il se présente également sous forme de bandes tangentielles et marginales de quatre cellules et plus d'épaisseur. On remarque la présence de rayons bisériés, non occasionnels. Les méats sont bien développés. Les ponctuations vasculaires et radiovasculaires sont arrondies ou elliptiques ; la plupart ont une taille inférieure à 5 µm, voire 3 µm. On note la présence d'idioblastes avec cristaux. Il existe également des cristaux rhomboédriques dans les cellules des rayons.

□ ***Combretum paniculatum***

On note de très grands pores, de diamètre supérieur à 100 µm, voire 200 µm. Les cernes sont distincts, avec aplatissement des fibres avant la limitante. Dans l'épaisseur du cerne, les fibres sont souvent disposées en files radiales nettes. Le parenchyme est peu abondant ; juxta-vasculaire, il peut se présenter aussi sous forme de bandes marginales larges de quatre cellules et plus. Les éléments de vaisseaux ont souvent une longueur supérieure à 200 µm. On note des perforations dans les cellules des rayons. Les ponctuations vasculaires et radiovasculaires sont arrondies ou parfois elliptiques ; la plupart ont une taille comprise entre 3 et 7 µm. Ces ponctuations appa-

raissent très nombreuses dans certaines portions de vaisseaux. La présence de fibres septées est un caractère constant.

L'essentiel des données ci-dessus est repris dans le Tableau II.

DISCUSSION

VAN VLIET (1979) a consacré un long article à l'anatomie des bois de la famille des *Combretaceae*, essentiellement dans une perspective taxonomique. La plupart des travaux publiés sur l'anatomie des bois de cette famille ont été compilés par cet auteur ; ils traitent essentiellement du genre *Terminalia*, le seul de la famille à présenter quelque intérêt commercial. Pour ce qui concerne le genre *Combretum*, quatre seulement des espèces que nous avons étudiées sont évoquées par VAN VLIET (*C. collinum*, *C. fragans*, *C. molle*, *C. nigricans*), l'analyse portant sur un ou deux échantillons de chaque espèce. S'agissant, dans le cadre de notre étude, de mesures effectuées sur les charbons de bois, nos données quantitatives ne sont pas comparables à celles classiquement fournies par la littérature xylogologique. Toutefois, une bonne concordance existe entre les données présentées par VAN VLIET et nos propres observations. Une seule divergence apparaît : VAN VLIET signale la présence de phloème interxylémien chez *C. micranthum*, sur la base de données de la littérature mais sans préciser ses sources. Nous n'avons, pour notre part, jamais observé une telle structure sur les douze échantillons de *C. micranthum* examinés.

Pour ce qui concerne l'ornementation des ponctuations intervasculaires et radiovasculaires, les différentes structures définies comme dents, papilles, barreaux simples et ramifications par THINON (1994) semblent plus ou moins coexister dans chacun des échantillons. Il ne

nous apparaît donc pas possible d'attribuer à ces structures une valeur diagnostique, tout au moins pour des identifications de routine. Le recours à la microscopie électronique pourrait peut-être nous permettre d'affiner notre étude, par exemple en nous référant à la classification proposée par OHTANI et ISHIDA (1976).

L'anthracoanalyste, lors des processus de description et d'identification des structures anatomiques, doit toujours garder à l'esprit la remarque de METCALFE et CHALK (1950) « We are not dealing with a problem comparable with classifying postage stamps which conform to specific designs drawn up in agreement with a printing firm. We have before us biological material that does not conform exactly to immutable designs ». En effet, l'identification se réalise à partir de la reconnaissance d'un ensemble de caractères, la plupart d'entre eux étant susceptibles de présenter une certaine variabilité.

La variabilité intraspécifique des caractères anatomiques, étudiée essentiellement pour les taxons extratropicaux (revue dans JANE (1970) et dans BAREFOOT et HANKINS (1982)), s'exerce à la fois au niveau inter- (deux individus de la même espèce) et intra-individuel (échantillons recueillis en différents points du même individu). Ainsi, d'une part les conditions stationnelles (lumière, nature du sol, disponibilité en eau, température), la compétition intra- et inter-spécifique, les stress internes (attaques fongiques, phytophages) et, d'une façon plus générale, l'ensemble des facteurs intervenant sur la croissance peuvent induire une certaine variabilité interindividuelle dans la fréquence ou les dimensions des structures anatomiques. Les différences constatées sont généralement attribuées à un comportement adaptatif aux conditions du milieu. D'autre part, le bois des racines, du tronc, des branches, des parties juvéniles ou adultes présentent des va-

riations tant qualitatives que quantitatives.

La variabilité des structures anatomiques apparaît bien dans le tableau II où nous avons, pour chaque espèce, donné la fréquence moyenne exprimée par classe d'abondance des caractères. Certains d'entre eux semblent en relation avec les conditions stationnelles. Par exemple, la présence de cernes, liée aux périodes de pluie, est un caractère plus ou moins constant pour certaines espèces, variable ou rare pour d'autres. Une étude ultérieure tentera d'établir des corrélations entre la présence ou l'absence de certains caractères anatomiques et les exigences écologiques des espèces.

L'identification sur la base des caractères anatomiques est systématiquement confirmée ou infirmée par confrontation avec la collection de référence qui comporte, pour chaque espèce, des échantillons provenant de zones différentes au sein de son aire de répartition.



Pour conclure, les charbons des principaux *Combretum* de l'Afrique de l'Ouest peuvent être identifiés sur la base de leurs caractères anatomiques. Si certains d'entre eux ont une aire de répartition assez large, d'autres en revanche sont plus localisés. La connaissance des exigences écologiques de chacune des espèces pourra permettre une approche des conditions stationnelles qui prévalaient sur le site de collecte lors de la carbonisation. Ce travail fera l'objet d'une étude ultérieure. □

► Christiane ROLANDO
Institut Méditerranéen
d'Ecologie et Paléoécologie
Case 461
13397 MARSEILLE CEDEX 20
France



REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUBREVILLE A., 1950.
Flore forestière soudano-guinéenne. Sté éd. Géo. maritimes et coloniales, Paris, France, 523 p.
- BAILEY I. W., 1933.
The cambium and its derivative tissues. N° VIII. Structure, distribution, and diagnostic significance of vested pits in Dicotyledons. J. Arnold Arboretum 14 : 259-273.
- BARAKAT H. N., 1995.
Contribution archéobotanique à l'histoire de la végétation dans le Sahara oriental et le Soudan central. Thèse Doct. Sci., Univ. Aix-Marseille III, 166 p.
- BAREFOOT A. C., HANKINS F. W., 1982.
Identification of modern and tertiary woods. Oxford, Royaume-Uni, Clarendon Press, 190 p.
- BRAZIER J. D., FRANKLIN G. L., 1961.
Identification of hardwoods. A microscope key. Forest Products Research 46 : 1-96.
- CLARKE S. H., 1938.
A multiple entry perforated card key with special reference to the identification of hardwoods. New Phytologist 37 : 369-374.
- DETIENNE P., 1989.
Appearance and periodicity of growth rings in some tropical woods. IAWA Bull. 10(2) : 123-132.
- EXELL A. W., 1966.
Revision of the Combretaceae. Bol. Soc. Brot. 40 : 4-25.
- GOURLAY I.A., KANOWSKI P. J., 1991.
Marginal parenchyma band and crystalliferous chains as indicators of age in African Acacia species. IAWA Bull. 12(2) : 187-194.
- HUTCHINSON J., DALZIEL J. M., 1954.
Combretaceae. In : Flora of West Tropical Africa (I)1 : 264-281.
- IAWA COMMITTEE, 1989.
IAWA list of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bull. 10(3) : 219-332.
- IAWA JOURNAL, 1995.
Proceedings of the International Meeting « Growth Periodicity in Tropical Trees ». IAWA J. 16(4) : 323-442.
- JANE F. W., 1970.
The structure of wood, 2nd edition. Londres, Royaume-Uni, Adam & Charles Black, 477 p.
- MARIAUX A., 1967.
Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et périodicité. Bois et Forêts des Tropiques 113 : 3-37.
- METCALFE C. R., CHALK L., 1950.
Anatomy of the dicotyledons, 2 vol. Oxford, Royaume-Uni, Oxford University Press, 1 500 p.
- NORMAND D., 1972.
Manuel d'identification des bois commerciaux. C.T.F.T., Nogent-sur-Marne, France, 171 p.
- OHTANI J., ISHIDA S., 1976.
Study on the Pit of Wood Cells using Scanning Electron Microscop. Report 5.
- PHILLIPS E. W. J., 1941.
The identification of coniferous woods by their microscopic structure. J. Linnean Soc. 52 : 259-320.
- ROLANDO C., THINON M., 1988.
Perspectives offertes par l'identification de petits fragments de charbon de bois. In : Colloque PACT Bois et Archéologie, Louvain 2-3 oct. 1987, 22 III : 173-177.
- ROLANDO C., 1992 a.
Contribution de l'analyse anthracologique à l'étude des paléoenvironnements sahéliens. Thèse Doct. Sc., Univ. Aix-Marseille III, 270 p.
- ROLANDO C., 1992 b.
Identification des charbons d'acacias sahéliens de l'Ouest africain. Etude préliminaire. Bull. Soc. Bot. Fr. 139, Actual bot. (2/3/4) : 255-263.
- THINON M., 1988.
Utilisation de la microscopie épiscopique interférentielle pour l'identification botanique des charbons de bois. In : Colloque PACT Bois et Archéologie, Louvain 2-3 oct. 1987, 22 III : 179-188.
- THINON M., 1994.
Description codifiée des caractères analytiques des bois carbonisés des Angiospermes dicotylédones et des Gnétales. Bull. Soc. linn. Provence 45 : 119-164.
- VAN VLIET G. J. C. M., 1979.
Wood anatomy of the Combretaceae. Blumea 25 : 141-223.

R É S U M É

ÉTUDE ANATOMIQUE DU CHARBON CHEZ LES *COMBRETUM* DE L'AFRIQUE DE L'OUEST

Le genre *Combretum* est très répandu en Afrique sahélienne et soudanienne où il est présent dans de nombreux biotopes. Lors des identifications de charbons dans le cadre de reconstitutions paléoenvironnementales, il est indispensable de parvenir au niveau spécifique, le seul présentant une signification écologique. C'est dans ce but que la présente étude a été entreprise. Les neuf espèces sahéliennes ou soudanaises examinées présentent toutes des vaisseaux solitaires, des ponctuations ornées et des rayons unisériés. Certaines caractéristiques anatomiques, comme la présence de fibres septées, d'îlots de phloème, la taille et la densité des pores ont permis la constitution d'une clé de détermination des charbons de *Combretum*.

Mots-clés : *Combretum*. Identification. Charbon. Afrique de l'Ouest.

A B S T R A C T

ANATOMICAL STUDY OF CHARCOAL FROM THE *COMBRETUM* OF WEST AFRICA

The genus *Combretum* is very widespread in Sahelian and Sudanian Africa, where it is present in many biotopes. In charcoal identifications made as part of paleo-environmental reconstructions, it is vital to attain the species level, which is the only one which has any ecological significance. It is to this end that this study has been undertaken. The nine Sahelian and Sudanian species examined all have solitary vessels, vestered pits, and uniseriate rays. Certain anatomical characteristics, such as the presence of septate fibres, included phloem, and the size and density of the pores have made it possible to put together an identification key for *Combretum* charcoal fragments.

Key words : *Combretum*. Identification. Charcoal. West Africa.

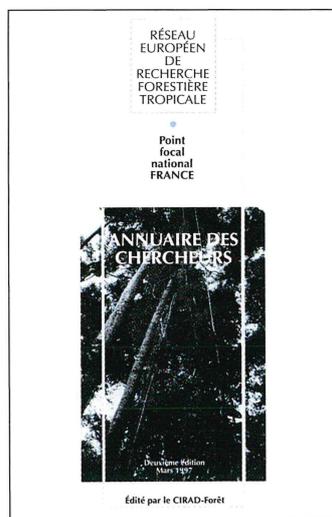
R E S U M E N

ESTUDIO ANATÓMICO DEL CARBÓN DE LOS *COMBRETUM* DE AFRICA DEL OESTE

El género *Combretum* está muy difundido en Africa saheliana y sudaniana, en donde presenta numerosos biotopos. Al proceder a las identificaciones de carbonos en el marco de reconstituciones paleomedioambientales, es indispensable alcanzar el nivel específico, que es el único que presenta un significado ecológico. El presente estudio se ha emprendido, pues, con semejante intención. Las nueve especies sahelianas o sudanianas examinadas presentan, en todos los casos, vasos solitarios, puntuaciones ornadas y radios uniserias. Algunas características anatómicas, como la presencia de fibras septadas, de islotes de floema, la dimensión y la densidad de los poros han permitido la constitución de una clave para la determinación de los carbonos de *Combretum*.

Palabras clave : *Combretum*. Identificación. Carbón. Africa del Oeste.

VIENT DE PARAÎTRE



ANNUAIRE DES CHERCHEURS

RÉSEAU EUROPÉEN DE RECHERCHE FORESTIÈRE TROPICALE

Point focal national France - François GRISON

Deuxième édition

Le réseau européen de recherche forestière tropicale, créé en 1992 sous l'égide de la Commission de l'Union Européenne, a pour but de contribuer à l'efficacité de l'effort européen en améliorant les échanges d'informations entre chercheurs et en contribuant à une meilleure connaissance d'ensemble de la compétence européenne en matière de recherche forestière tropicale.

L'édition de cet annuaire répond à ce vœu en publiant les noms, spécialités et adresses professionnelles de 277 chercheurs appartenant à la communauté scientifique et travaillant en France et dans les pays tropicaux.

CIRAD-Forêt, 1997. 388 p., 21 x 29,7 cm. 300 FF.

Diffusé par la Librairie LAVOISIER - 14, rue de Provigny - 94236 Cachan cedex - Fax : (33) 1 47 40 67 02