Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **15**, 1993,
section B, *Adansonia*, nos 1-4 : 3-21.

Contribution à la connaissance de la biologie des *Striga* (*Scrophulariaceae*) : types biologiques et phénologie

A. Raynal-Roques

Résumé : Plusieurs types biologiques sont mis en évidence. On distingue les thérophytes de saison des pluies, et ceux de début de saison sèche. 18 des 39 taxons du genre sont vivaces ; ce sont des cryptophytes à racines tubérisées ou à rhizome charnu pérenne ; les *Striga* vivaces sont tous africains, sauf *S. masuria* ; ils ont une activité phénologique qui s'étend sur une grande partie de l'année. Certaines thérophytes de saison des pluies menacent les cultures vivrières annuelles ; mais les espèces les plus redoutables peuvent constituer des populations successives sur des hôtes variés, pendant une grande partie de l'année. Malgré sa diversité biologique, *Striga* est considéré comme un genre homogène et naturel. *S. fulgens* est exclu de la famille des *Scrophulariaceae*.

Summary : Several biological types are shown. Two categories of annual species are recognized, those growing in rainy season, and those growing at the beginning of the dry season. 18 out of the 39 taxons of the genus are perennials having either tuberous roots or a thick perennial rhizome. All the perennial species occur in Africa, except *S. masuria*. Their phenological activity extends to a large part of the year. The rainy season annual species present a risk for the annual food crops ; but the most damageable ones may occur in successive populations, on different hosts, covering a large part of the year. Nevertheless its biological diversity, *Striga* is considered as an homogeneous and natural genus. *S. fulgens* is excluded of the family *Scrophulariaceae*.

Aline Raynal-Roques, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre *Striga* comprend une quarantaine d'espèces originaires de l'Ancien Monde. L'aire naturelle du genre s'étend des Iles du Cap Vert, vers l'ouest, à la Chine et à l'Australie, vers l'est ; les deux espèces connues d'Amérique du Nord, très localisées, sont des adventices introduites depuis quatre à cinq décennies. Au sein de cette aire, les *Striga* sont limités aux régions tropicales chaudes à saison sèche bien marquée.

Toutes les espèces sont des parasites épirhizes vivant aux dépens de diverses Angiospermes herbacées, souvent des *Gramineae*. Quelques-unes seulement sont holoparasites jusqu'au terme de leur développement ; la plupart sont hémiparasites au cours de la phase aérienne de leur développement, qui aboutit à la floraison, après avoir vécu en holoparasites une phase préliminaire, souterraine, qui peut durer plusieurs semaines (voir Fig. 1).

Du point de vue agronomique, on peut distinguer les espèces susceptibles de jouer un rôle de pestes redoutables dans les cultures vivrières, et celles qui parasitent exclusivement des plantes spontanées et ne se rencontrent que dans la végétation naturelle.

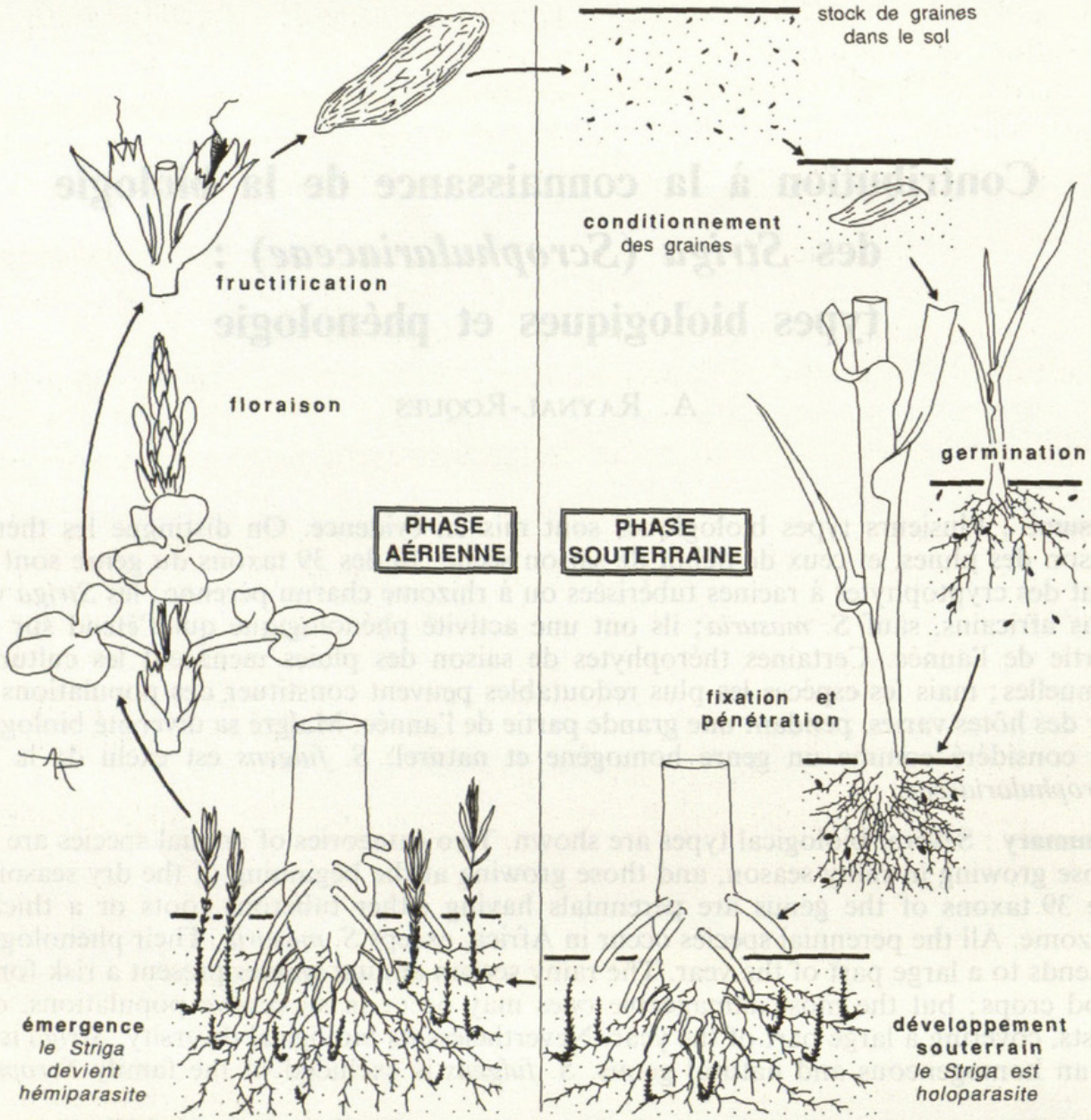


Fig. 1. — Cycle biologique d'un *Striga* annuel : **Striga hermonthica**. La phase d'activité souterraine, du conditionnement des graines au début de l'émergence des jeunes *Striga* dure deux à trois mois ; le cycle apparent de la plante (phase aérienne), de l'émergence à la dispersion des graines, dure environ deux mois, parfois un peu plus : les deux phases biologiques, holoparasite et hémiparasite, ont des durées à peu près équivalentes. Dès leur maturité, les graines entrent en dormance, état qu'elles conservent pendant environ 6 mois.

Importance de la phénologie dans le genre

Les *Striga* sont généralement des herbes à port grêle, dressé et raide, dont les tiges annuelles n'apparaissent que pendant une courte saison. Le genre est bien caractérisé ; la corolle, avec son tube étroit abruptement coudé et ses lobes étalés, les étamines didynames incluses dans le coude du tube, la petite capsule et les graines minuscules, se retrouvent dans tous les représentants du genre. Les espèces ont toutes des aspects voisins, la même biologie hétérotrophe et habitent une région géographique bien définie ; le genre *Striga* apparaît donc comme une unité naturelle homogène.

Cette homogénéité explique que, jusqu'à une date récente, la définition générique adoptée

ait été à peu près calquée sur la description de quelques espèces annuelles, communes et bien connues puisque agronomiquement nuisibles, comme *S. hermonthica* ou *S. asiatica*. Tout naturellement, on attribuait à l'ensemble des *Striga* une biologie comparable à celle des espèces inféodées aux cultures, et J. KUIJT (comm. orale, 5th Symposium on Parasitic Weeds, Nairobi, 1991) a pu dire : « as a whole, parasitic plants are perennial; *Striga* and *Cuscuta* are exceptions ».

Ce que l'on sait de la biologie des *Striga* exclusivement liés à la végétation naturelle est limité à quelques observations ponctuelles accompagnant des échantillons d'herbier. Mais l'étude attentive des échantillons eux-mêmes révèle dans bien des cas l'organisation de leurs parties souterraines et permet de comprendre leur mode de vie. Les observations faites sur le terrain ont pu être complétées ainsi par l'étude d'autres espèces venant d'autres régions géographiques ; c'est ainsi que près de la moitié des espèces du genre se sont révélées avoir une biologie pérenne.

Voilà peu d'années que l'on a découvert la diversité des types biologiques dans le genre *Striga*. C'est en 1985 que j'ai mis en évidence le fait que *S. baumannii*, espèce connue pourtant de longue date, est vivace (RAYNAL-ROQUES, 1985) ; jusque-là, tous les *Striga* étaient considérés comme annuels. En 1987, je décrivais deux espèces nouvelles vivaces, puis une troisième en 1989 (RAYNAL-ROQUES, 1987, 1989). Entre-temps, PARKER (1987) faisait état d'une multiplication végétative chez *S. latericea* sans toutefois préciser si l'espèce était annuelle ou vivace. Aucune autre donnée n'a été publiée sur ce sujet.

C'est une première approche, étendue avec circonspection à l'ensemble du genre, qui est proposée ici.

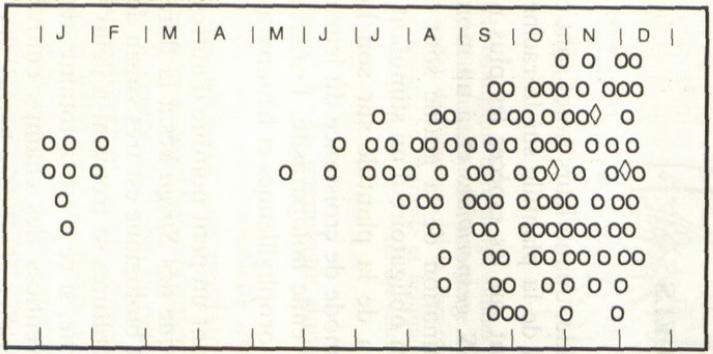
I. LES *STRIGA* ANNUELS

Les espèces annuelles apparaissent à la saison humide, quand leurs hôtes sont en activité végétative. Les conditions de germination et de fixation de la plantule sur la racine-hôte ont fait l'objet de nombreuses études portant essentiellement sur les espèces les plus nuisibles à l'agriculture de subsistance, *S. hermonthica, S. asiatica, S. gesnerioides* et, à un moindre titre, *S. densiflora* et *S. angustifolia*. Les phases de la germination de la graine sont désormais connues ; elles comprennent successivement l'intervention obligatoire d'un stimulant chimique émis par l'hôte, les conditions nécessaires à la fixation de la plantule sur son hôte et au raccordement des deux systèmes vasculaires, et enfin le mode de croissance du jeune *Striga* et son développement souterrain au cours de sa phase juvénile holoparasite. Lorsque les tiges émergent du sol, les plantes deviennent plus ou moins chlorophylliennes et hémiparasites ; elles croissent, fleurissent et fructifient rapidement.

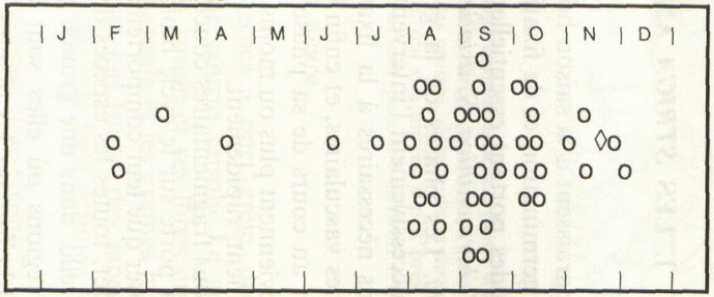
Hormis quelques indications fragmentaires concernant un petit nombre d'autres parasites des cultures, aucune étude n'a porté sur le cycle biologique des *Striga* liés à la flore sauvage.

On peut cependant supposer que leur comportement biologique est très voisin de celui des espèces mieux connues. En effet, toutes les espèces des cultures se trouvent à l'état spontané, intégrées à la végétation naturelle, dans une grande partie, si ce n'est la totalité, de leur aire d'incidence ; même dans les régions où elles sont adventices des champs cultivés et non spontanées, elles s'observent à la fois sur les plantes vivrières et sur des herbes des jachères :

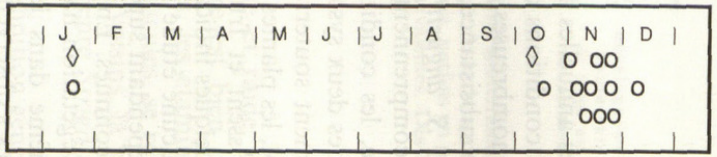
STRIGA HERMONTHICA



STRIGA GESNERIOIDES



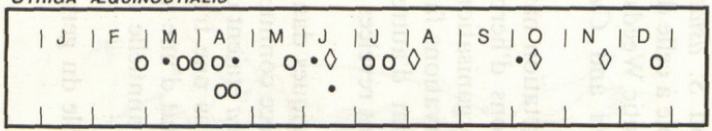
STRIGA MACRANTHA



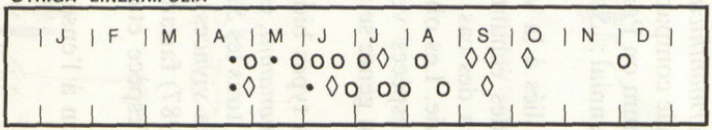
Etat phénologique des échantillons :

• - début de floraison O - pleine floraison ◊ - fructification

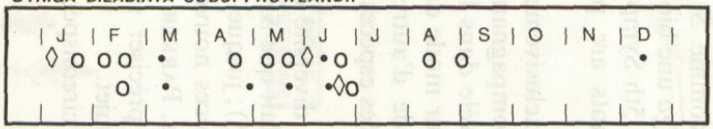
STRIGA ÆQUINOCTIALIS



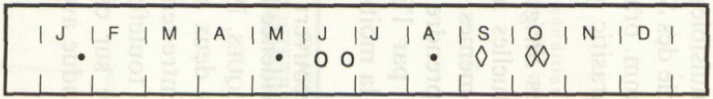
STRIGA LINEARIFOLIA



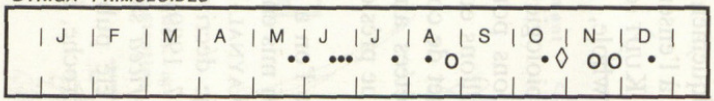
STRIGA BILABIATA* SUBSP. *ROWLANDII



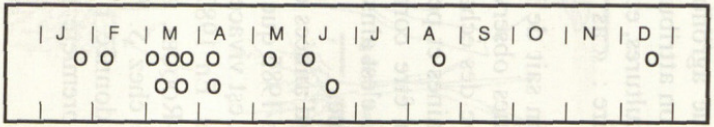
STRIGA LEDERMANNII



STRIGA PRIMULOIDES



STRIGA BAUMANNII



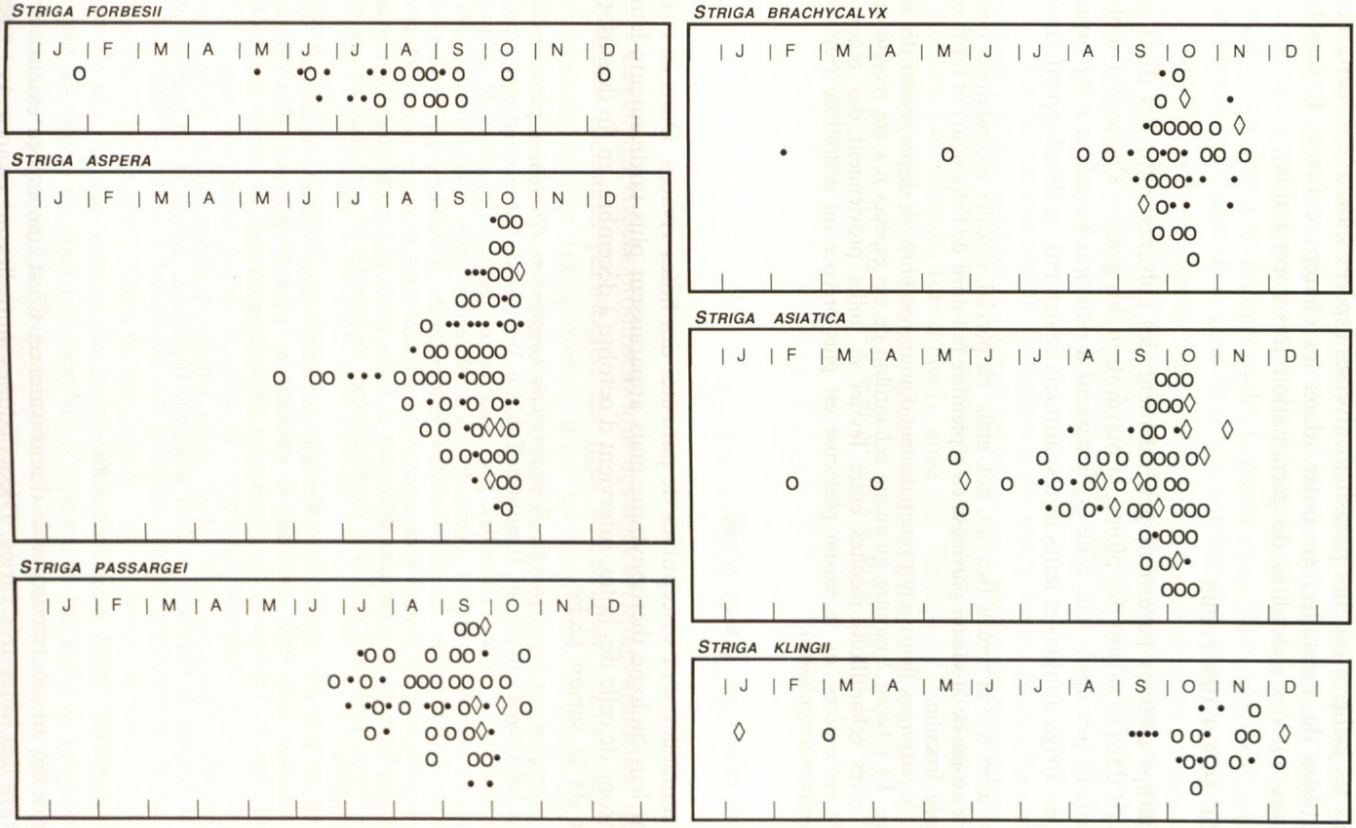


TABLEAU 1 : Phénologie comparée de quelques espèces de *Striga*. Les taxons choisis coexistent dans une même région (Afrique Occidentale, du Sénégal au Cameroun), et sont donc soumis à des conditions écologiques générales comparables ; de ce fait, les décalages de périodes de floraison apparaissant entre les espèces expriment, à peu de choses près, des comportements biologiques qui leur sont propres.

Chaque figuré représente un échantillon d'herbier ; son emplacement correspond à sa date de récolte sur l'échelle des mois (symbolisés par la lettre initiale de leur nom). Les échantillons dits en **début de floraison** portent des fleurs épanouies, mais pas de fruits ; en **pleine floraison**, ils portent des fleurs et des fruits ; en **fructification** ils portent des fruits, mais les fleurs sont toutes fanées ou presque.

rappelons que les *Striga* sont généralement polyphages. Toutes les espèces se trouvent donc dans les savanes et dans les jachères où elles parasitent diverses espèces spontanées ; certaines seulement sont susceptibles de s'installer, en outre, dans les champs cultivés. Il semble vraisemblable que toutes ont des modalités de germination très comparables.

a. LES THÉROPHYTES DE SAISON DES PLUIES

Les *Striga* des champs cultivés parasitent généralement des cultures annuelles dont le développement est inscrit dans la saison des pluies, la maturation des graines s'achevant seule en saison sèche. Ils germent peu après leur hôte et fleurissent à peu près en même temps que lui. Il semble que tous les *Striga* annuels et leurs hôtes, annuels également, se développent ainsi simultanément.

S. hermonthica germe alors que la céréale (sorgho, mil, maïs, riz pluvial, céréales secondaires...) est encore très jeune. Il fleurit au pic de la saison pluvieuse en septembre (au nord de l'équateur) et termine son cycle quand la céréale fructifie.

S. asiatica, S. aspera, S. passargei, fleurissent principalement d'août à octobre ; ils disparaissent dès la saison des pluies terminée. Le tableau 2 montre qu'aucun échantillon de ces espèces n'a été récolté au mois de novembre ; les rares échantillons récoltés entre février et juillet proviennent des régions méridionales des aires de ces espèces, où la saison pluvieuse est plus précoce ou dédoublée (régime climatique des régions guinéo-congolaises).

b. LES THÉROPHYTES DE DÉBUT DE SAISON SÈCHE

Certaines espèces annuelles sont susceptibles de parasiter des hôtes vivaces. Dans ce cas, les parasites conservent leur biologie thérophytique mais apparaissent plus tardivement ; leur floraison, encore synchrone de celle des hôtes, intervient d'octobre à décembre, en fin de saison pluvieuse et au début de la saison sèche.

S. brachycalyx peut s'installer sur les racines de *Schizachyrium sanguineum, Gramineae* pérenne des savanes recevant au moins 1000 mm d'eau par an. Il montre (Tableau 2) un pic de floraison en septembre-octobre (échantillons parasites de *Gramineae* annuelles, provenant essentiellement des zones de savanes soudano-sahéliennes), mais un certain contingent d'échantillons a été récolté après la saison des pluies ; ceux-ci viennent de régions à climat plus humide (savanes soudaniennes et soudano-guinéennes) et parasitaient des *Gramineae* vivaces. Ces phénologies légèrement décalées dans le temps correspondent donc à des relations avec des hôtes biologiquement différents et à des zones géographiques différentes.

S. asiatica et *S. hermonthica* parasitent parfois la canne à sucre ; on peut les trouver, dans ce cas, en dehors de la saison des pluies.

S. macrantha et *S. klingii* sont des espèces annuelles qui parasitent exclusivement, semble-t-il, des *Gramineae* vivaces des savanes, telles que *Andropogon pseudapricus* pour le premier, *Cymbopogon giganteus* pour le second. Sur le Tableau 1, les graphiques phénologiques qui les concernent sont remarquablement cohérents, ce sont nettement des espèces de début de saison sèche ; ces deux *Striga* apparaissent avec les dernières pluies, ou juste après, mais jamais en pleine saison sèche. Leur développement est lié à la période de floraison, et donc d'activité biologique maximale, de leurs hôtes.

c. ADAPTABILITÉ PHÉNOLOGIQUE CHEZ *S. gesnerioides*

S. gesnerioides présente un cas remarquable d'ambivalence. C'est une espèce essentiellement annuelle, parasitant des hôtes très variés, Dicotylédones annuelles ou vivaces. Les tiges

florifères sont portées par un gros haustorium établi dès la germination du *Striga*, au niveau de la première connexion racinaire avec l'hôte; le cycle floraison-fructification s'accomplit rapidement puis ces tiges meurent. Si les conditions générales (climatiques en particulier) et trophiques (persistance de l'activité métabolique de l'hôte) le lui permettent, le parasite peut parfois survivre à un premier cycle; la plante émet alors de nouvelles tiges florifères, issues des bourgeons axillaires de la base de la tige coiffant l'haustorium et effectuera un nouveau cycle.

Il n'est pas rare d'observer une touffe de jeunes tiges en début de floraison qui succèdent, sur le même haustorium, à une touffe de tiges désormais noires et sèches, ayant terminé leur fructification. Nous avons pu de nombreuses fois faire cette observation qui démontre l'accomplissement de deux cycles successifs; nous manquons toutefois d'informations concernant la survie plus longue d'un même haustorium, qui pourrait éventuellement fonctionner plus d'une année.

Un tel comportement contribue à rendre ce *Striga* particulièrement redoutable dans les cultures. Cette virulence à l'égard des hôtes est à mettre en corrélation avec un comportement parasitaire qui tend vers l'holoparasitisme puisque les chloroplastes de *S. gesnerioides* ne sont que très partiellement fonctionnels, ainsi que l'indiquent leur structure et la rareté des grains d'amidon produits (C. TUQUET, comm. pers., et THALOUARN et al., 1991). Il faut admettre que certains spécimens, au moins, sont inaptes à pratiquer la photosynthèse et vivent donc en holoparasites.

II. LES *STRIGA* VIVACES

Les *Striga* vivaces produisent tous des tiges aériennes annuelles, issues de rhizomes ou de systèmes racinaires persistants; les tiges souterraines portent des feuilles, réduites à de minuscules écailles transparentes, dont les bourgeons axillaires se développent en tiges florifères fugaces. Il est facile d'observer, dans la nature ou sur les échantillons d'herbier, les bases desséchées des tiges de l'année précédente auprès desquelles se sont développées les tiges actuellement fonctionnelles (Fig. 2 et 3).

Toutes ces espèces se classent donc parmi les cryptophytes (ou les géophytes, qui constituent le même type biologique puisque dans les deux cas les organes de survie passent la saison défavorable sous terre) mais leurs diverses organisations permettent de reconnaître plusieurs modes de fonctionnement biologique. Les tiges souterraines peuvent être courtes ou développées; l'appareil souterrain, chargé de substances de réserve et parfois tubérisé, peut être racinaire ou caulinaire. Les réserves accumulées dans les souches souterraines permettent la survie et le redémarrage de la végétation au terme de la saison sèche.

Le mode de vie géophytique, dans lequel les organes souterrains tubérisés jouent un rôle essentiel, s'accompagne ici d'une phénologie bien distincte de celle des *Striga* thérophytiques. La croissance et la floraison de ces derniers est un phénomène de saison humide puisqu'ils fleurissent pendant les pluies ou juste après. Au contraire, la floraison des *Striga* géophytiques semble être le plus souvent un phénomène de saison sèche; les tiges annuelles apparaissent avant les pluies et, chez bon nombre d'espèces, la floraison se poursuit jusqu'aux premières pluies. Pratiquement, les *Striga* annuels et vivaces ne fleurissent pas simultanément dans une même région où, pourtant, les deux catégories d'espèces coexistent.

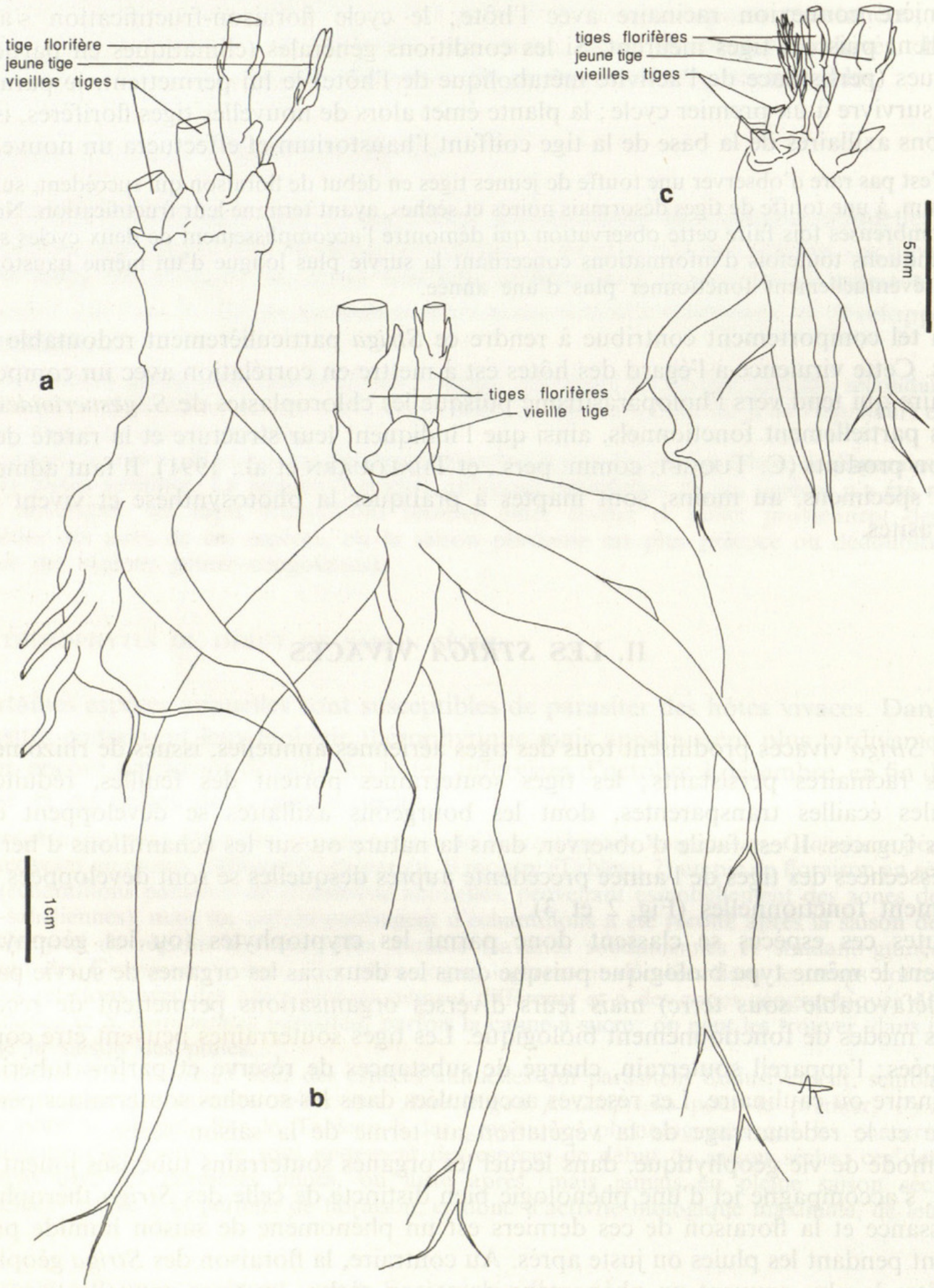


Fig. 2. — Souches vivaces à racines tubérisées : **a, Striga masuria** (*A. Henry 13093*, K) ; **b, S. pubiflora** (*Milne Redhead & Taylor 8421*, K) ; **c, S. baumannii** (*J. & A. Raynal 13055*, P). Les bases des tiges des années passées et les jeunes tiges axillaires non encore développées sont signalées.

La floraison des *Striga* annuels intervient dans une saison bien définie ; au contraire, celle des *Striga* vivaces se trouve répartie sur une grande partie de l'année. Il y a une relation directe entre l'étalement de la floraison des *Striga* pérennes et le fait que ces espèces ont des hôtes vivaces où ils trouvent à se nourrir alors même que le sol desséché ne fournit plus rien. Ils peuvent se développer presque indépendamment de la saison, d'autant plus qu'ils se trouvent dans des régions relativement humides dont le régime pluvial permet l'existence d'hôtes herbacés pérennes.

Si le Tableau 1 montre que les récoltes de *Striga* vivaces sont intervenues à peu près n'importe quand dans l'année, il faut se garder d'en conclure que la floraison d'un même individu se déroule sur une longue période. Les tiges florifères émises par les souches pérennes sont fugaces ; chacune se développe, fleurit et disparaît rapidement. Mais la production de ces tiges n'est pas simultanée pour une espèce dans une région donnée puisque les floraisons se succèdent au cours d'une période plus ou moins longue ; elle répond peut-être à des facteurs locaux (inconnus) qui surviennent indépendamment dans des localités différentes et déterminent les phases d'activité métabolique des hôtes.

L'aire écologique globale des *Striga* vivaces n'atteint pas les niveaux d'aridité maximale atteints par l'ensemble du genre. Les espèces qui s'avancent le plus loin dans le Sahel sont annuelles ; certaines, comme *S. aspera*, s'étendent des steppes sahélo-sahariennes aux savanes soudaniennes humides ; aucune espèce vivace n'a une telle amplitude écologique. Les *Striga* pérennes habitent les savanes marquées par une saison sèche, mais où la pluviométrie annuelle est assez importante ; on peut considérer que le seuil inférieur de pluviométrie permettant leur existence est de l'ordre de 800 mm.

Les espèces vivaces sont toutes africaines, sauf *S. masuria*, asiatique, qui s'étend de l'Inde à la Chine et à l'archipel malais.

1. LES CRYPTOPHYTES À RACINES TUBÉRISÉES

La souche pérenne comprend une courte tige souterraine surmontant un groupe de racines fasciculées tubérisées dont le rôle de réserve est évident (Fig. 2). Ces racines fusiformes, charnues, longues de quelques centimètres, translucides, teintées de blanc ou de mauve, ne semblent fonctionner qu'un temps limité ; de jeunes racines se tubérisent et remplacent les racines plus âgées, dont les réserves ont été utilisées par la plante. On distingue deux types de géophytes.

a. Les géopyrophytes

Dans l'état actuel des connaissances, cette catégorie n'est représentée que par *S. baumannii*. Sa biologie est caractérisée par la production alternée de tiges végétatives (non florifères et courtes, ne portant que deux larges feuilles vertes) en saison humide et de tiges florifères (à feuilles réduites et fleurs nombreuses) en saison sèche ; l'apparition de ces dernières semble favorisée par le passage des feux de brousse.

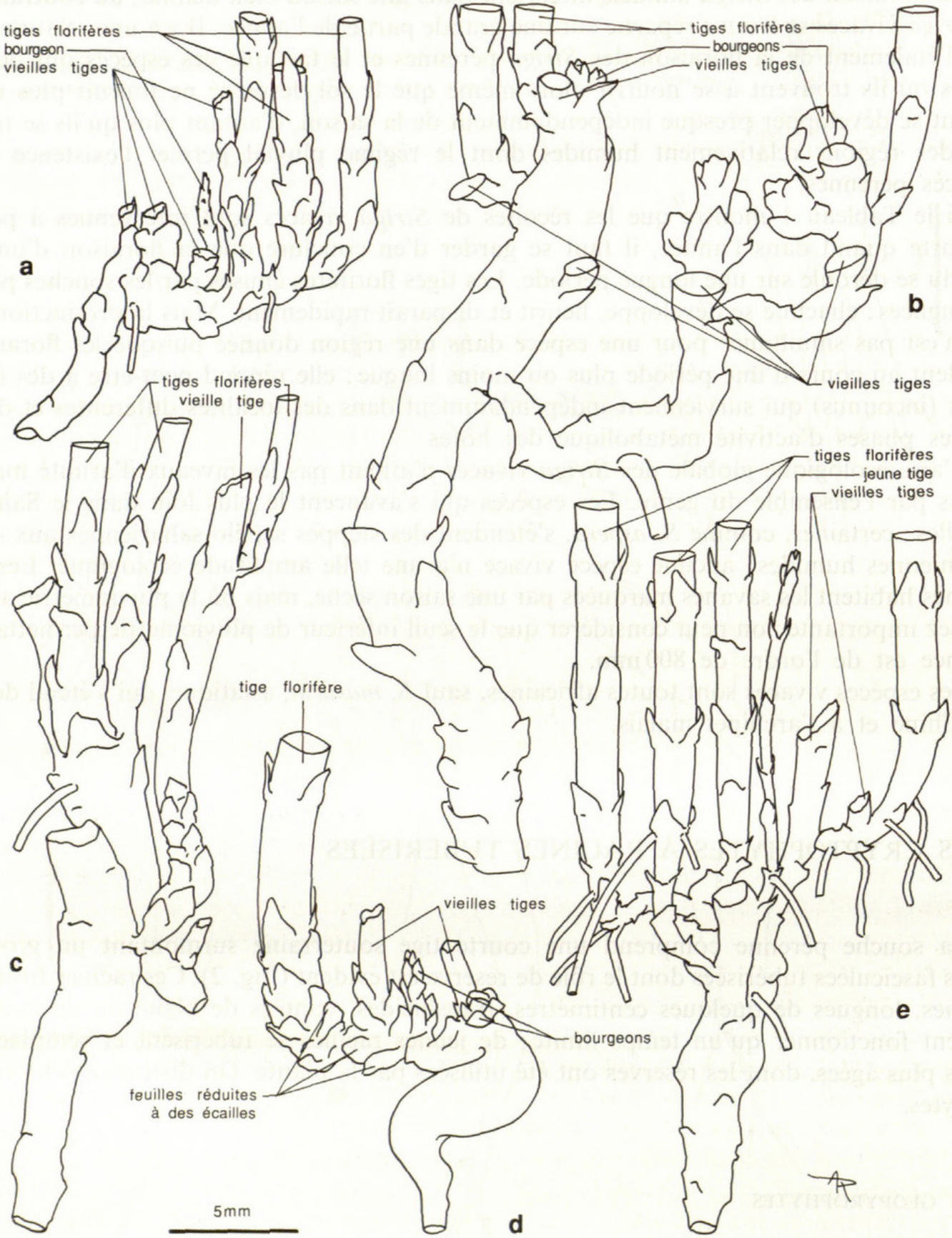


Fig. 3. — Rhizomes charnus, d'aspect coralloïde. **a, Striga aequinoctialis** (*P. Jaeger 9783*, P); **b, S. lepidagathidis** (*H. Jacques-Félix 775*, P); **c, S. bilabiata** subsp. **jaegeri** (*Adam 14861*, P); **d, S. linearifolia** (*Waterlot 1169*, P); **e, S. ellenbergeri** (*Ellenberger 892*, type, P). Noter : — la succession sympodiale des tiges; — l'apparition de nouvelles tiges à l'aisselle des feuilles de la base des anciennes tiges actuellement disparues. Les bases des tiges des années passées et les jeunes tiges axillaires non encore développées sont signalées.

Le Tableau 1 montre que tous les échantillons florifères, à l'exception d'un seul, ont été récoltés pendant la saison sèche, entre décembre et juin. Les courtes tiges végétatives n'étant jamais récoltées à l'état frais puisqu'elles ne sont pas accompagnées de floraison, elles ne peuvent figurer sur le graphique; il semble toutefois qu'elles n'apparaissent que pendant un temps très court, lorsque la pluviométrie est maximale.

Les deux types de tiges ont une durée de vie courte; la plante passe la plus grande partie de l'année sous la forme d'une souche souterraine en repos.

b. Les géophytes

Ces espèces ne semblent avoir qu'une seule saison d'activité annuelle, contrairement à la précédente. Elles se trouvent en Afrique orientale et en Asie; ce sont *S. junodii, S. pubiflora* et *S. masuria.*

Les tiges assurent à la fois la fonction trophique (elles portent des feuilles vertes et développées), permettant le renouvellement des réserves racinaires et la fonction reproductrice (elles se terminent par un épi de fleurs).

La souche peut comprendre plusieurs racines tubérisées fasciculées, ou une seule ressemblant alors à un pivot tubérisé et accompagné de racines fasciculées indurées mais peu épaisses (voir Fig. 2).

2. LES CRYPTOPHYTES À RHIZOMES PÉRENNES

L'appareil souterrain comprend un rhizome généralement sinueux et ramifié qui se développe sympodialement; souvent plus ou moins vertical, il est charnu, épais de 3 à 5 mm en général, blanchâtre ou rosé, à entrenœuds courts (Fig. 3). Il s'agit là d'un organe de survie et de réserve. Il porte des feuilles réduites à de minuscules écailles obtuses, fines et hyalines, dont les bourgeons axillaires produisent les tiges annuelles, fugaces et florifères. Le rhizome et la base des tiges portent des racines adventives; chez certaines espèces, celles-ci sont nombreuses, courtes et crépues, formant un manchon autour des tiges souterraines.

Les tiges dressées sont souvent ténues à leur base, près du rhizome dont elles sont issues (Fig. 3); puis elles s'épaississent et atteignent leur diamètre normal près de la surface du sol. Elles émettent des racines adventives dans leur partie souterraine (Fig. 3).

Il semble que, au moins dans certains cas, leur partie la plus inférieure (les quelques premiers nœuds au-dessus du rhizome) n'est pas affectée par la disparition des organes aériens à la fin de la saison d'activité; cette base persiste, s'épaissit en se chargeant de substances de réserve et constitue en quelque sorte un prolongement vertical et sympodial (puisqu'axillaire) du rhizome qui, d'année en année, prend un aspect de plus en plus ramifié et accidenté. Le rhizome peut alors avoir une physionomie coralloïde.

Ce type d'appareil souterrain se trouve chez *S. aequinoctialis, S. bilabiata* subsp. *bilabiata,* subsp. *barteri,* subsp. *jaegeri* et subsp. *rowlandii, S. elegans, S. ellenbergeri, S. forbesii, S. gastonii, S. ledermannii, S. lepidagathidis, S. linearifolia, S. primuloides, S. somaliensis.*

Le classement de *S. forbesii* dans cette catégorie est justifié par l'observation de certains échantillons (dont on peut citer *Audru 2673*, Sénégal, P; *Musselman 7986*, Somalie, K, P; *J. & A. Raynal 13240*, Cameroun, P; *Sacleux 1135*, Zanzibar, P) qui montrent une souche ramifiée produisant des tiges successives; en outre, cette souche est toujours épaisse et densément couverte de racines adventives courtes; ces observations indiquent une biologie pérenne.

Plusieurs de ces taxons doivent être considérés comme des holoparasites, bien qu'ils n'aient fait l'objet d'aucune étude physiologique. En effet, leurs feuilles toujours réduites à des écailles, leurs tiges et écailles foliaires blanchâtres, rosées ou mauves mais jamais vertes, indiquent une absence quasi-totale de la fonction chlorophyllienne chez les espèces suivantes : *S. gastonii, S. lepidagathidis* et *S. primuloides*; ces espèces marquent le degré extrême atteint par le genre dans la voie du parasitisme, au-delà de *S. gesnerioides* qui est, lui, presque holoparasite mais encore vert.

Toutes les espèces à rhizome charnu sont africaines. Parmi les 14 taxons énumérés ici, deux seulement habitent l'Afrique orientale (*S. elegans* et *S. somaliensis*). C'est donc essentiellement dans la moitié ouest du continent africain que se rencontrent les *Striga* à rhizomes épais.

Leur phénologie (Tableau 1) montre une longue saison d'activité; la plante se rencontre parfois à peu près toute l'année. Ce comportement est probablement lié au fait que les hôtes sont également des plantes vivaces, croissant dans des savanes climatiquement humides où leur activité n'est pas limitée à une brève période.

S. bilabiata subsp. *rowlandii* se trouve toute l'année, mais se raréfie en saison des pluies. *S. aequinoctialis, S. linearifolia* et *S. primuloides*, sont des espèces qui apparaissent de la fin de la saison sèche au début de la saison sèche suivante, mais elles se raréfient aussi en septembre-octobre, période la plus humide dans la région où elles existent.

S. forbesii se rencontre pendant une grande partie de l'année, mais est surtout présent en saison des pluies. Sa phénologie est peut-être à rapprocher de son biotope d'élection, qui est une savane temporairement humide pour des raisons édaphiques, bien que non marécageuse.

3. PÉRENNITÉ ET MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE

Parker *in* Musselman (1987) a signalé que *S. latericea* est susceptible de se multiplier végétativement par bourgeonnement racinaire. Ce phénomène n'est connu actuellement que chez cette espèce.

Les bourgeons, émis par les racines, produisent des tiges souterraines extrêmement fines (leur épaisseur est de l'ordre de 1 à 1,5 mm), hyalines et cassantes (voir Fig. 4, *b*); sinueuses et contournées, elles circulent dans le sol sur des longueurs pouvant atteindre 10 cm. Elles donnent naissance à des rameaux verticaux et ténus dont le diamètre augmente au cours de leur développement (Fig. 4, *a*) : épais de 1 à 1,5 mm au départ, ils atteignent environ 5 mm en approchant de la surface du sol; ils se ramifient, émettent des racines adventives et forment des souches ramifiées, charnues et verticales, physionomiquement comparables aux souches décrites plus haut (paragraphe 2).

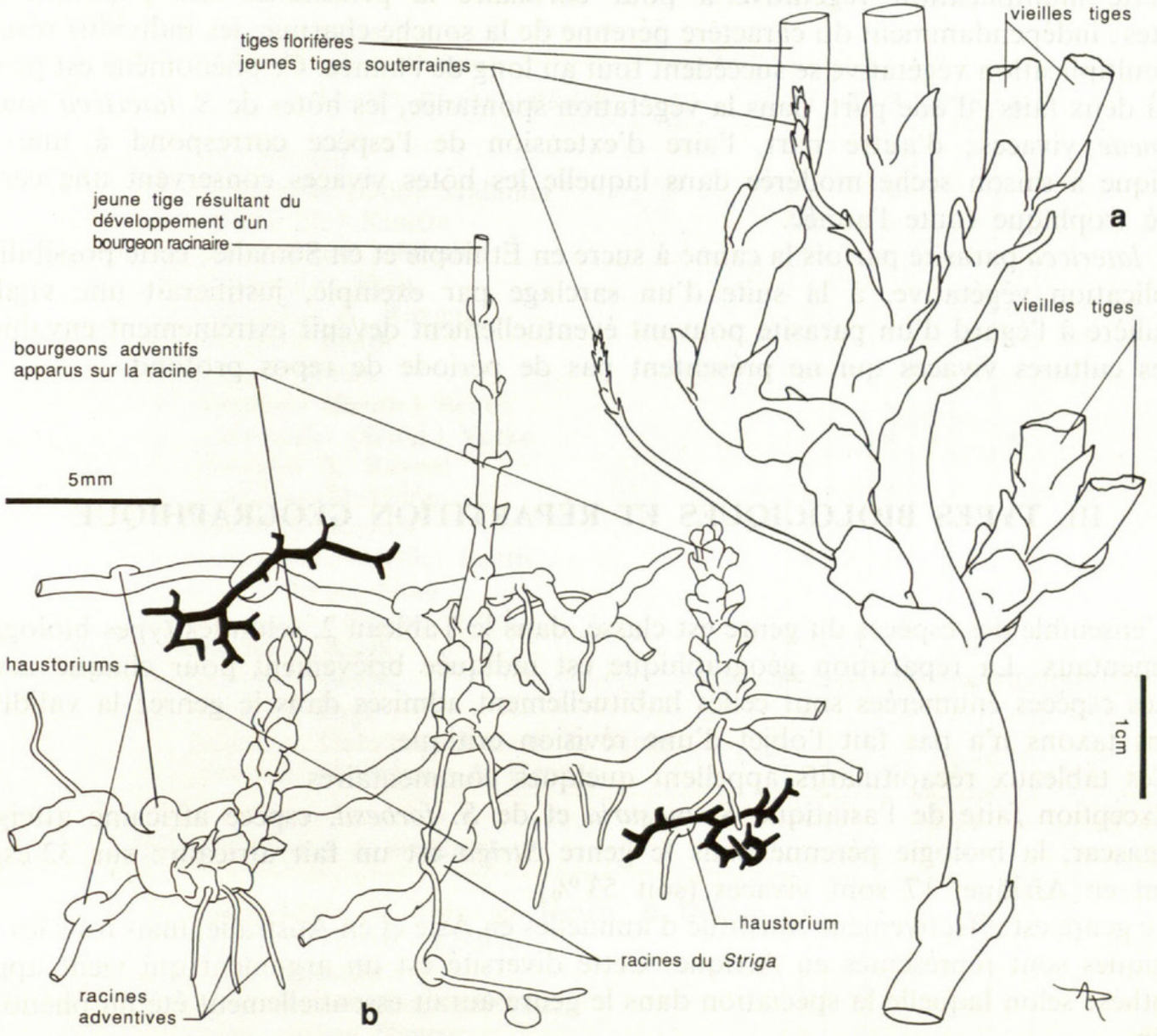


Fig. 4. — Tiges souterraines de **Striga latericea** : **a**, base souterraine d'une touffe de rameaux florifères dressés (*Gilbert 1122*, K) ; ils se développent à partir d'une sorte de rhizome vertical qui produit des tiges axillaires successives ; des anciennes tiges actuellement disparues, il ne reste que la base ; d'autres, récentes, sont actuellement florifères ; de jeunes tiges filiformes forment des ébauches de rhizomes qui produiront ultérieurement des axes florifères. Les bases des tiges des années passées et les jeunes tiges axillaires non encore développées sont signalées. **b**, multiplication végétative par bourgeonnement racinaire (*A. Raynal 23123*, P). Les racines du *Striga* portent des haustoriums par lesquels elles sont connectées aux racines de la Graminée-hôte (ici en noir). En outre, elles produisent des bourgeons qui se développent en tiges souterraines grêles dont la partie inférieure émet des racines adventives formant à leur tour des haustoriums.

La partie inférieure grêle de la tige souterraine, ainsi que sa connexion avec la racine originelle, trop fragiles, ne se retrouvent pas en herbier ; les observations relatées ici ont pu être réalisées, sur le terrain, en éliminant lentement, par lavage minutieux, toute la terre qui entourait l'appareil racinaire des *Striga*.

Si ces souches viennent à être isolées par destruction de l'appareil racinaire dont elles sont issues et qui les relie, elles forment des plants autonomes. La dégénérescence des racines fragiles aboutit, dans les conditions naturelles, à la production de populations clonales de ce *Striga*.

Cette multiplication végétative a pour corollaire la persistance des populations de parasites ; indépendamment du caractère pérenne de la souche charnue, les individus résultant de la multiplication végétative se succèdent tout au long de l'année. Ce phénomène est possible grâce à deux faits ; d'une part, dans la végétation spontanée, les hôtes de *S. latericea* sont des *Gramineae* vivaces ; d'autre part, l'aire d'extension de l'espèce correspond à une zone climatique à saison sèche modérée dans laquelle les hôtes vivaces conservent une certaine activité trophique toute l'année.

S. latericea parasite parfois la canne à sucre en Éthiopie et en Somalie ; cette possibilité de multiplication végétative, à la suite d'un sarclage par exemple, justifierait une vigilance particulière à l'égard d'un parasite pouvant éventuellement devenir extrêmement envahissant sur des cultures vivaces qui ne présentent pas de période de repos profond.

III. TYPES BIOLOGIQUES ET RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

L'ensemble des espèces du genre est classé, dans le Tableau 2, selon les types biologiques fondamentaux. La répartition géographique est indiquée brièvement pour chaque taxon.

Les espèces énumérées sont celles habituellement admises dans le genre ; la validité de certains taxons n'a pas fait l'objet d'une révision critique.

Ces tableaux récapitulatifs appellent quelques commentaires.

Exception faite de l'asiatique *S. masuria* et de *S. forbesii*, espèce africaine atteignant Madagascar, la biologie pérenne dans le genre *Striga* est un fait africain : sur 32 espèces existant en Afrique, 17 sont vivaces (soit 53 %).

Le genre est effectivement constitué d'annuelles en Asie et en Australie, mais tous les types biologiques sont représentés en Afrique. Cette diversité est un argument qui vient appuyer l'hypothèse selon laquelle la spéciation dans le genre aurait essentiellement été un phénomène africain.

Notes à propos de l'énumération des espèces du genre *Striga* présentée dans le Tableau 2.

NOTE 1. — *Striga fulgens* (Engl.) Hepper, espèce exclue de la famille des *Scrophulariaceae*.

S. fulgens a été écarté de cette liste. En effet on observe, chez tous les spécimens conspécifiques au type de *Buchnera fulgens*, une corolle 5-lobée peu zygomorphe, des rameaux durs, une souche ligneuse et une variabilité foliaire classiquement observés chez les *Verbenaceae* ; leur classement dans le genre *Striga* doit donc être abandonné.

TABLEAU 2 : Types biologiques et répartition géographique des espèces de *Striga*. Tableaux récapitulatifs (les espèces énumérées n'ont pas toutes été révisées de façon critique). Définition des unités géographiques distinguées : **1**, Continent africain, du Maroc au Cap, Iles du Cap Vert ; **2**, Madagascar, Mascareignes, Comores et Seychelles ; **3**, Arabie et Yémen ; **4**, Asie tropicale, Indomalaisie, Philippines ; **5**, Australie ; **6**, Amérique du Nord (Floride et Caroline, espèces introduites).

ESPÈCES ANNUELLES

UNITÉS GÉOGRAPHIQUES	1	2	3	4	5	6
S. alba Pennell				×		
S. angustifolia (Don) Saldanha	×		×	×		
S. asiatica (L.) Kuntze	×	×	×	×	×	×
S. aspera (Willd.) Benth.	×					
S. brachycalyx Skan	×					
S. chrysantha A. Raynal	×					
S. curviflora Benth.					×	
S. dalzielii Hutch.	×					
S. densiflora (Benth.) Benth.			×	×		
S. gesnerioides (Willd.) Vatke	×		×	×		×
S. glumacea A. Raynal	×					
S. gracillima Melchior	×					
S. hallaei A. Raynal	×					
S. hermonthica (Delile) Benth.	×	×	×			
S. klingii (Engl.) Skan	×					
S. macrantha (Benth.) Benth.	×					
S. multiflora Benth.					×	
S. parviflora Benth.					×	
S. passargei Engl.	×					
S. sulphurea Dalzell ex Dalzell & Gibbs				×		
S. yemenica Musselman & Hepper	×		×			

ESPÈCES VIVACES À RHIZOMES

S. aequinoctialis A. Chev. ex Hutch. & Dalziel	×					
S. bilabiata (Thunb.) Kuntze						
subsp. *bilabiata*	×					
subsp. *barteri* (Engl.) Hepper	×					
subsp. *jaegeri* Hepper	×					
subsp. *rowlandii* (Engl.) Hepper	×					
S. elegans Benth.	×					
S. ellenbergeri A. Raynal	×					
S. forbesii Benth.	×	×				
S. gastonii A. Raynal	×					
S. ledermannii Pilger	×					
S. lepidagathidis A. Raynal	×					
S. linearifolia (Schum. & Thonn.) Hepp.	×					
S. primuloides A. Chev.	×					
S. somaliensis Skan	×					

ESPÈCES VIVACES À RACINES TUBÉRISÉES

S. baumannii Engl.	×					
S. junodii Schinz	×					
S. masuria (Buch.-Ham. ex Benth.) Benth.				×		
S. pubiflora Klotsch	×					

Ces échantillons appartiennent à la famille des *Verbenaceae*, et très probablement au genre *Chascanum*, dont ils ont le calice cylindrique multinervé, et la corolle à étamines incluses et tube cylindrique arqué ; ce tube se termine par 5 lobes lancéolés, peu inégaux, tous divisés jusqu'à la gorge y compris ceux de la lèvre supérieure (voir Fig. 5). Une telle corolle est inconnue chez les *Striga*.

La souche courte et ligneuse porte des rameaux durs, sub-ligneux, divariqués ; aucun de ces caractères ne se trouve dans le genre *Striga*. En outre, la tige principale et les rameaux latéraux sont toujours, chez les *Striga*, terminés par un épi de fleurs, ce qui n'est pas le cas ici.

Les feuilles caulinaires, toujours étroitement linéaires à marges entières, varient de simples à lobées-composées ; elles comprennent alors le lobe terminal et un ou deux lobes latéraux (voir Fig. 5). L'échantillon *Friis et al. 918*, K, appartient nettement au taxon nommé jusqu'ici « *Striga fulgens* » ; malgré la variabilité foliaire qu'il exprime, sa conspécificité avec le spécimen-type (*Goetze 697*) paraît incontestable. La feuille, chez certaines espèces de *Striga*, porte tout au plus quelques dents marginales, mais elle n'est jamais lobée de cette manière.

Les divers spécimens étudiés (*Friis et al. 918*, K, Ethiopie ; *Goetze 697*, K (type), *Haarer 1643*, K, *Thomson s.n.*, K, Tanzanie) montrent que *Striga fulgens* (Engl.) Hepper, Kew Bull. 38 : 598 (1984), basé sur *Buchnera fulgens* Engl., Bot. Jahrb. 28 : 478 (1900) est à notre sens incontestablement une *Verbenaceae* et probablement un *Chascanum*. Elle doit donc être exclue du genre *Striga* et de la famille des *Scrophulariaceae*.

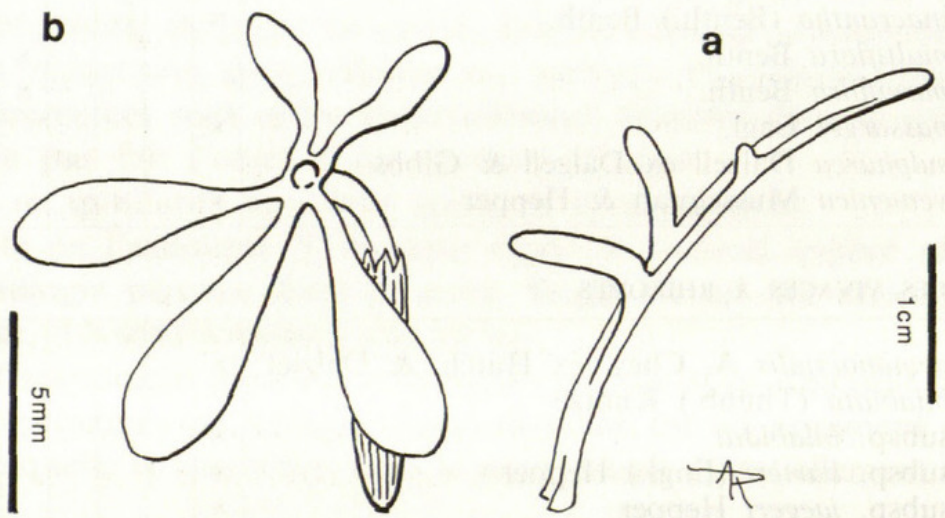


Fig. 5. — Quelques aspects du matériel nommé « *Striga fulgens* » : la fleur et la feuille ne correspondent pas à la définition du genre *Striga*, mais évoquent clairement la famille des *Verbenaceae*. **a**, feuille lobée × 2 (d'après *Friis et al. 918*, K) ; **b**, fleur × 5 (d'après *Thomson s.n.*, K).

NOTE 2. — Confirmation de la présence en Afrique de *Striga yemenica* Musselman & Hepper. Dès sa description originale (Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 45 : 43-50, 1988), la présence en Ethiopie de *S. yemenica* a été signalée ; elle est confirmée par la détermination récente (A. R.-R.) de plusieurs échantillons. L'espèce se trouve, de part et d'autre de la Mer Rouge, sur des hauts plateaux calcaires couverts d'une végétation herbeuse, entre 2 000 et 2 600 m d'altitude.

MATÉRIEL ÉTHIOPIEN : *De Wilde J.J.F.E. 5486*, MO, et *7223*, K, MO (cités dans la publication originale) ; *Ellis 272*, K ; *Gilbert 1408*, K et *4072*, K ; *Loufty Boulos 10250*, K, et *10529*, K.

NOTE 3. — L'identité de *Striga brouilletii* Mielcarek.

Décrite en 1988, cette espèce ne se distingue pas, morphologiquement, de *S. bilabiata* subsp. *jaegeri* dont elle partage, en outre, l'origine géographique (plateaux de Guinée) et l'écologie (savanes latéritiques et bowé). Bien qu'elle soit décrite comme annuelle, tandis que *S. bilabiata* subsp. *jaegeri* est une vivace à

rhizome, on doit considérer ces deux taxons comme des synonymes; dans le matériel étudié lors de la description de *S. brouilletii*, l'appareil souterrain manque.

S. bilabiata (Thunb.) Kuntze subsp. **jaegeri** Hepper

— *S. brouilletii* MIELCAREK, Bull. Jard. Bot. Belg. 58 : 124 (1988), *syn. nov.*

IV. PHÉNOLOGIE ET PARASITISME DES CULTURES

La phénologie comparée de quelques espèces fait apparaître des contingents d'espèces ayant le même comportement phénologique. Les thérophytes de saison des pluies au sens strict, telles que *S. aspera, S. passargei* et *S. brachycalyx* (Tableau 1) ont un rythme biologique compatible avec celui des cultures vivrières à cycle court (céréales majeures et céréales d'appoint, niébé [*Vigna*]) et de quelques cultures industrielles annuelles (tabac). C'est donc parmi ces thérophytes que se trouvent les espèces de *Striga* pouvant être menaçantes pour l'agriculture des régions sèches des tropiques de l'Ancien Monde.

Mais les plus grands fléaux des cultures, tels que *S. hermonthica* ou *S. gesnerioides*, ont une potentialité d'adaptation, une plasticité biologique remarquables qui leur permettent de « suivre » leurs divers hôtes possibles et les divers modes culturaux hors du maximum de la saison des pluies. Leur saison d'incidence se trouve ainsi très augmentée, jusqu'à couvrir presque l'année entière (Tableau 1) car des populations se succèdent, à la faveur de cultures et de conditions différentes. Ce phénomène est amplifié par l'aptitude de ces espèces à parasiter des cultures pérennes (canne à sucre ou patate douce par exemple), dans les régions où la pluviométrie est suffisante pour permettre ces types de cultures.

Dans ce même groupe biologique, d'autres espèces sont peut-être susceptibles de présenter un risque potentiel pour les cultures. Étant donnée la flexibilité biologique et écologique des *Striga*, l'adaptation aux plantes cultivées d'espèces originaires de la végétation naturelle est un phénomène possible, dont on ne peut actuellement savoir ni s'il se réalisera, ni quand.

Rappelons que, voici une quinzaine d'années, *S. aspera*, espèce banale des savanes, n'était signalée qu'anecdotiquement sur le sorgho; elle est actuellement en progression rapide dans les cultures, sur le maïs, céréale dont la culture s'étend depuis peu dans la zone infestée par les *Striga*, plus souvent même que sur le sorgho.

Les similitudes comportementales de *S. aspera, S. hermonthica* et *S. passargei* nous avaient permis, dès 1985, de suspecter cette dernière espèce de pouvoir, à l'instar des deux autres, s'adapter aux céréales; en 1986 et 1987, deux infestations minimes de champs de sorgho étaient observées, l'une au Mali (*Raynal-Roques 22240*, P), l'autre au Burkina Faso (*G. Hoffmann*); depuis, les infestations observées, importantes bien qu'affectant des régions limitées, nous laissent craindre que l'adaptation de *S. passargei* aux céréales cultivées soit en cours d'extension; cette espèce serait alors en voie de rejoindre progressivement le groupe des pestes majeures.

S. brachycalyx n'est pas actuellement connu sur les céréales majeures (bien qu'il parasite les cultures de fonio, *Digitaria exilis*, céréale secondaire), mais son comportement biologique, semblable à celui des espèces ci-dessus, doit inciter à une surveillance particulière. Cette suspicion est d'autant plus indiquée qu'il se trouve sous des climats différents et qu'il parasite des hôtes biologiquement divers; sur le graphique du Tableau 1, les échantillons récoltés au mois de novembre proviennent des savanes soudaniennes à *Gramineae* vivaces; ceux récoltés entre février et août l'ont été dans la partie la plus méridionale de son aire. Les mêmes commentaires s'appliquent à *S. asiatica* qui, en Afrique occidentale, ne parasite pas les céréales (sauf dans une région du Togo); c'est au contraire un parasite redoutable en Afrique orientale et en Asie.

La phénologie des espèces vivaces comme celle des annuelles de début de saison sèche permet de considérer comme improbable leur adaptation aux cultures à cycle court pratiquées dans les régions à brève saison humide. Toutes ces espèces, originaires des savanes soudaniennes relativement humides, semblent bien ne pas pouvoir s'étendre vers les zones sahéliennes. Certains au moins de ces *Striga* peuvent cependant parasiter les cultures pérennes (*S. forbesii, S. latericea*, sont susceptibles de parasiter la canne à sucre, au même titre que *S. hermonthica* et *S. asiatica*) ou les cultures annuelles, comme le maïs, dans les régions à saison des pluies longue. Mais aucune de ces espèces ne semble actuellement présenter de risque majeur pour l'agriculture, aucune n'est comparable, de ce point de vue, aux fléaux que sont les thérophytes à cycle court (telles que *S. hermonthica* ou *S. asiatica*) dans les régions arides.

CONCLUSION

Si, jusqu'à une date récente, on a considéré que le genre *Striga* était entièrement constitué de thérophytes, une diversité des types biologiques parmi ses espèces est désormais démontrée. Les différentes stratégies manifestées par ces plantes dans leur biologie et leur phénologie ne s'opposent nullement à l'unité du genre qui conserve son caractère homogène.

C'est en Afrique que le genre exprime la plus grande diversité dans ses modes de vie et c'est corrélativement sur ce continent que les espèces de *Striga* peuvent occuper le plus large spectre écologique. Le genre présente ainsi une gamme d'adaptations permettant l'extension à des milieux, à des zones climatiques et à des hôtes différents, d'un même mode de vie parasitaire, pratiqué par des espèces taxonomiquement très proches les unes des autres. Cette diversité, dans ce genre très naturel, confirme que son berceau originel doit être considéré comme africain ; elle apparaît comme un facteur d'efficacité biologique remarquable qui éclaire de façon inquiétante la gravité de l'impact agronomique du parasitisme des cultures vivrières par les *Striga* dans les régions sèches d'Afrique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

HEPPER, F. N., 1984. — The species of *Striga* in East Africa. 3rd International Symposium on Parasitic Weeds, Aleppo : 262-265.

MUSSELMAN, L. J., 1987. — Taxonomy of Witchweeds, *in* MUSSELMAN, L. J., edit., *Parasitic weeds in Agriculture*, Vol. 1, *Striga*, CRC Press, Boca Raton : 3-12.

MUSSELMAN, L. J. & AYENSU, E. S., 1984. — Taxonomy and Biosystematics of *Striga*. *In* AYENSU et al., edit., *Striga Biology and Control*, I.C.S.U. Press, International Development Research Center : 37-41.

MUSSELMAN, L. J., BHRATHALAKSHEMI, SAFA, S. B., KNEPPER, D. A., MOHAMED, K. I. & WHITE, C. L., 1988. — Recent Research on the Biology of *Striga asiatica, S. gesnerioides* and *S. hermonthica*. *In* KIM, S. K., edit., *Combating Striga in Africa*, International Institute of Tropical Agriculture, Ibadan : 31-41.

MUSSELMAN, L. J. & HEPPER, F. N., 1986. — The witchweeds (*Striga, Scrophulariaceae*) of the Sudan Republic. *Kew Bull.* 41 : 205-221.

MUSSELMAN, L. J. & HEPPER, F. N., 1988. — Studies in the Flora of Arabia XX : The genus *Striga* in Arabia. *Notes Royal Bot. Gard. Edinburgh* 45 (1) : 43-50.

RAYNAL-ROQUES, A., 1969. — Deux nouveaux *Striga* africains (*Scrophulariaceae*). *Bull. Jard. Bot. Belg.* 39 : 373-382.

RAYNAL-ROQUES, A., 1985. — *Striga baumannii* Engl. (*Scrophulariaceae*), espèce hémiparasite et géopyrophyte. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. 4, 7, sect. B, *Adansonia*, nº 2 : 123-133.

RAYNAL-ROQUES, A., 1987. — The genus *Striga* (*Scrophulariaceae*) in western and central Africa — a survey —. *In* WEBER, H. Chr. & FORSTREUTER, W., edit., *Parasitic Flowering Plants*, Proc. 4th I.S.P.F.P., Marburg : 675-689.

RAYNAL-ROQUES, A., 1987. — Trois nouvelles espèces africaines dans le genre *Striga* (*Scrophulariaceae*). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. 4, 9, sect. B, *Adansonia*, nº 3 : 221-227.

RAYNAL-ROQUES, A., 1989 [1990]. — Un nouveau *Striga* (*Scrophulariaceae*) de l'Ouest africain. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. 4, 11, sect. B, *Adansonia*, nº 4 : 351-354.

RAYNAL-ROQUES, A., 1991. — Diversification in the genus *Striga*. *In* RANSON, J. K., MUSSELMAN, L. J., WORSHAM, A. D. & PARKER, C., edit., Proc. of the 5th International Symposium of Parasitic Weeds, Nairobi : 251-261.

SALLÉ, G. & RAYNAL-ROQUES, A., 1989. — Le *Striga*. *La Recherche*, nº 206 : 44-52.

SALLÉ, G., RAYNAL-ROQUES, A., DEMBÉLÉ, B., HALLAIS, M.-F. & TUQUET, C., 1987. — Biological aspects of *Striga* species, pest of food crops (*Scrophulariaceae*). *In* WEBER, H. Chr. & FORSTREUTER, W., edit., *Parasitic Flowering Plants*, Proc. 4th I.S.P.F.P., Marburg : 719-731.

THALOUARN, P., ARNAUD, M. C., THÉODET, C. & REY, L., 1991. — Cytological, biochemical and genetic aspects of carbon fixation in *Striga hermonthica* and *Striga gesnerioides*. *In* RANSON, J. K., MUSSELMAN, L. J., WORSHAM, A. D. & PARKER, C., edit., Proc. of the 5th International Symposium of Parasitic Weeds, Nairobi : 51-57.

Raynal-Roques, Aline. 1993. "Contribution à la connaissance de la biologie des Striga (Scrophulariaceae) : types biologiques et phénologie." *Bulletin du Muse*

um National d'Histoire Naturelle Section B,Adansonia, botanique, phytochimie 15(1-4), 3–21.

View This Item Online: https://www.biodiversitylibrary.org/item/49406
Permalink: https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/276464

Holding Institution
Missouri Botanical Garden, Peter H. Raven Library

Sponsored by
Missouri Botanical Garden

Copyright & Reuse
Copyright Status: In copyright. Digitized with the permission of the rights holder.
Rights Holder: Muséum national d'Histoire naturelle
License: http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/
Rights: https://biodiversitylibrary.org/permissions

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at https://www.biodiversitylibrary.org.

This file was generated 13 May 2022 at 20:11 UTC