

Remarques sur la dynamique de croissance dans le genre *Peperomia* Ruiz & Pav. (*Piperaceae*)

P. BLANC & K. ANDRAOS

Résumé : L'observation de nombreuses espèces de *Peperomia*, à partir de matériel vivant et d'échantillons d'herbier, a permis de mettre en évidence une grande diversité de modes de croissance qui s'oppose à la grande homogénéité de l'appareil floral. Les différences concernent essentiellement la façon dont la floraison est intégrée dans le développement (tiges monopodiales, sympodiales ou monocarpiques), la position et le nombre de relais de croissance, les regroupements de spadices (solitaires, cymes, grappes ou panicules), le port (dressé ou fixé à un support). Chaque mode de croissance caractérise alors des groupes d'espèces.

Summary : The observation of many species of *Peperomia*, from both living and herbarium material, has shown a great diversity in the growth habits in opposition to the great uniformity of the floral structures. The differences mainly concern the integration of the flowering in the development (stems monopodial, sympodial or monocarpic), the position and the number of the continuation shoots, the grouping of the spadices (unique, cyme, raceme or panicle), the habit (erect or hanged upon a support). Then every growth habit characterizes groups of species.

Patrick Blanc & Katia Andraos, Laboratoire de Botanique tropicale, Université Pierre & Marie Curie (Paris VI), 12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

Les *Piperaceae*, essentiellement représentées dans les forêts tropicales humides, regroupent environ 3000 espèces réparties dans deux principaux genres : *Piper* L. et *Peperomia* Ruiz & Pav. Quelques genres pauci-spécifiques, proches de *Piper*, regroupent une cinquantaine d'espèces.

L'appareil floral est très homogène au sein de la famille et l'unité de floraison (cf. SELL, 1976) est le spadice, c'est-à-dire un épi à axe charnu. Il est solitaire ou plus rarement groupé en cymes, en grappes, ou en panicules. Les principaux botanistes qui ont étudié les *Piperaceae* (MIQUEL, 1843-1844 ; DE CANDOLLE, 1923 ; TRELEASE, 1930, 1935 ; YUNCKER, 1972, 1973, 1974) se sont toujours penchés sur l'organisation de la fleur et du fruit pour établir les divisions à l'intérieur de chaque genre. Or, les *Piperaceae* ont toujours un ovaire uniloculaire avec un unique ovule orthotrope basal, le périanthe est toujours absent et les fleurs sont toujours axillées par une bractée. Les différences concernent essentiellement le nombre d'étamines (1 à 10), la forme de la bractée, le nombre de stigmates et l'aspect du fruit. Chez *Peperomia*, dont les caractères floraux sont particulièrement figés (toujours 2 étamines, stigmate toujours unique), c'est surtout la forme du fruit qui a été

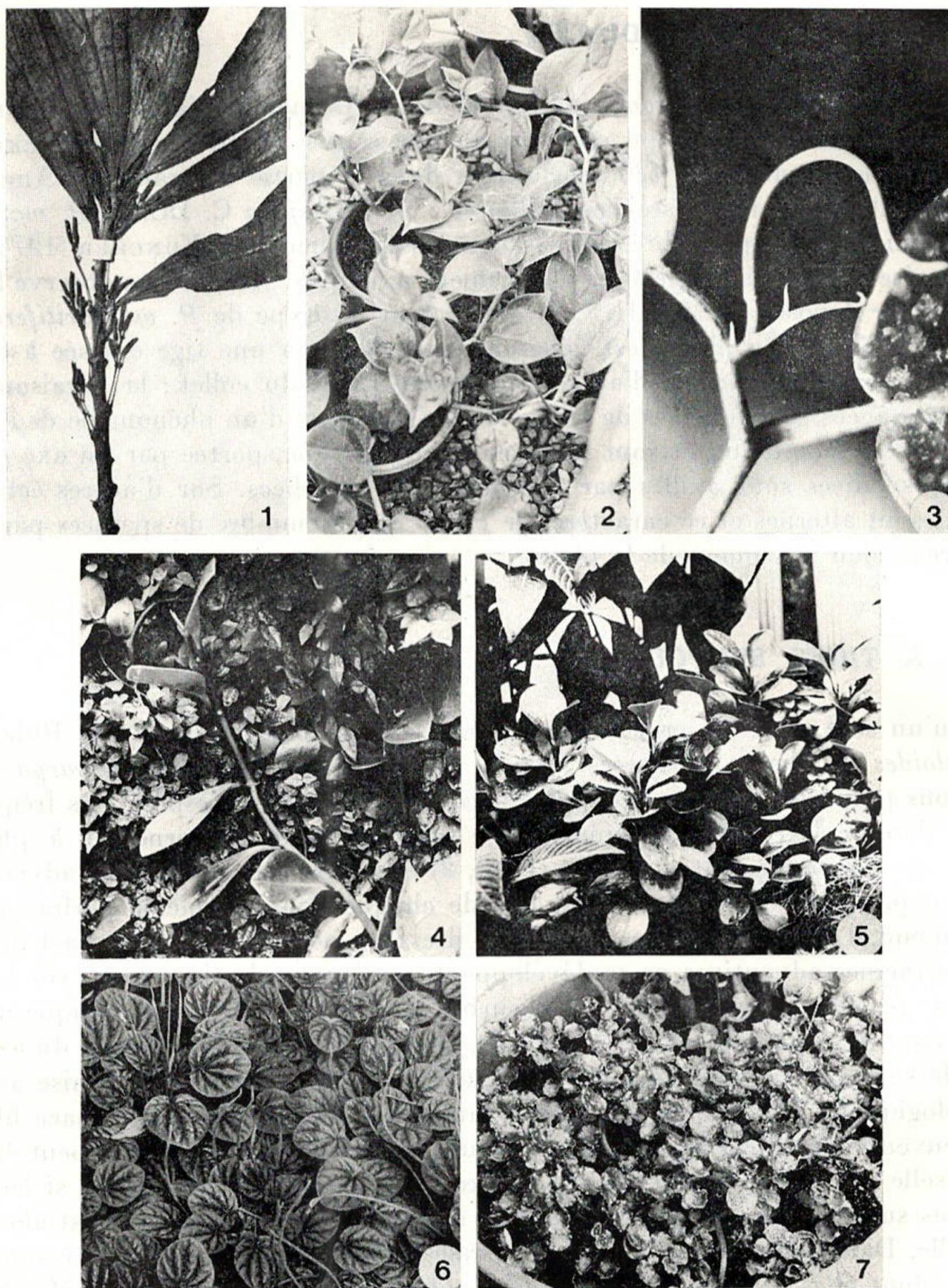
retenue pour distinguer les différentes sections à l'intérieur du genre. Il est bien évident qu'un caractère de ce type est très fluctuant, même à l'intérieur d'une espèce donnée. Le but de ce travail est alors d'essayer de dégager des caractères relatifs à la dynamique de croissance, donc concernant les rapports entre l'appareil végétatif et l'appareil floral, qui puissent être ultérieurement utilisés dans un remaniement systématique du genre.

Les *Peperomia* comptent environ 1000 espèces (WILLIS, 1973 ; MADISON, 1977). Ce sont des plantes herbacées habituellement pérennes, terrestres ou épiphytes ; la succulence atteint la tige et les feuilles et elle peut être poussée chez des espèces habitant des zones ou des sites secs (*P. dolabriformis* H. B. & K., *P. nivalis* Miq., ...). Les tiges sont souples, les éléments ligneux étant réduits à quelques vaisseaux ; le système vasculaire est constitué de faisceaux dispersés, disposés en plusieurs cercles concentriques. Aucune activité cambiale n'est décelable sous forme d'une assise continue ni sous forme d'un cambium intrafasciculaire. Les tissus de soutien sont réduits à un anneau de collenchyme situé à la périphérie du cylindre central (PLUSZCEWSKI, 1885 ; ROUSSEAU, 1927). Les feuilles sont constituées d'un pétiole plus ou moins cylindrique et d'un limbe toujours entier à marge non dentée ; la base du pétiole n'est jamais engainante, contrairement aux *Piper*. La phyllotaxie est spiralée ou distique et les feuilles sont alternes, opposées ou verticillées ; mais il s'agit, en fait, de pseudo-verticilles comme l'avait déjà montré MIQUEL (1843-1844) : les feuilles sont alternes mais les entre-nœuds entre feuilles successives sont réduits. Les dispositions phyllotaxiques semblent d'ailleurs très variables à l'intérieur du genre mais aussi au sein d'une espèce et même d'un individu (ZHITKOV, 1977). Les espèces à feuilles alternes ne présentent qu'une préfeuille adossée alors que les espèces à feuilles opposées ou verticillées possèdent deux préfeuilles alternes (DE CANDOLLE, 1866).

Les observations ont été faites dans le milieu naturel en Guyane et en Indonésie (Java) ; d'autres espèces ont été étudiées dans les Jardins Botaniques de Munich, de Nancy, de Lyon et du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, au laboratoire où de nombreuses espèces sont cultivées, et sur les échantillons de l'herbier du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris¹ ; par ailleurs, des compléments d'information ont été obtenus à partir de flores rédigées par les spécialistes et particulièrement YUNCKER (1953, 1974) qui illustre chaque espèce par la photographie d'une planche d'herbier.

C'est la floraison sous différents aspects : position et nombre de spadices, fréquence de leur émission, mais surtout la façon dont la floraison est intégrée dans le développement végétatif de l'individu qui nous ont paru déterminants dans l'individualisation de groupes d'espèces affines ; dans certains cas, la sexualité ne modifie pas la séquence d'édification des différents organes végétatifs de la plante, mais l'apparition de la floraison peut être liée à des modifications morphologiques importantes de l'appareil végétatif et chaque tige passe alors d'un stade végétatif à un stade reproducteur où tous ses bourgeons se transforment en inflorescences.

1. Les échantillons de référence sont déposés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.



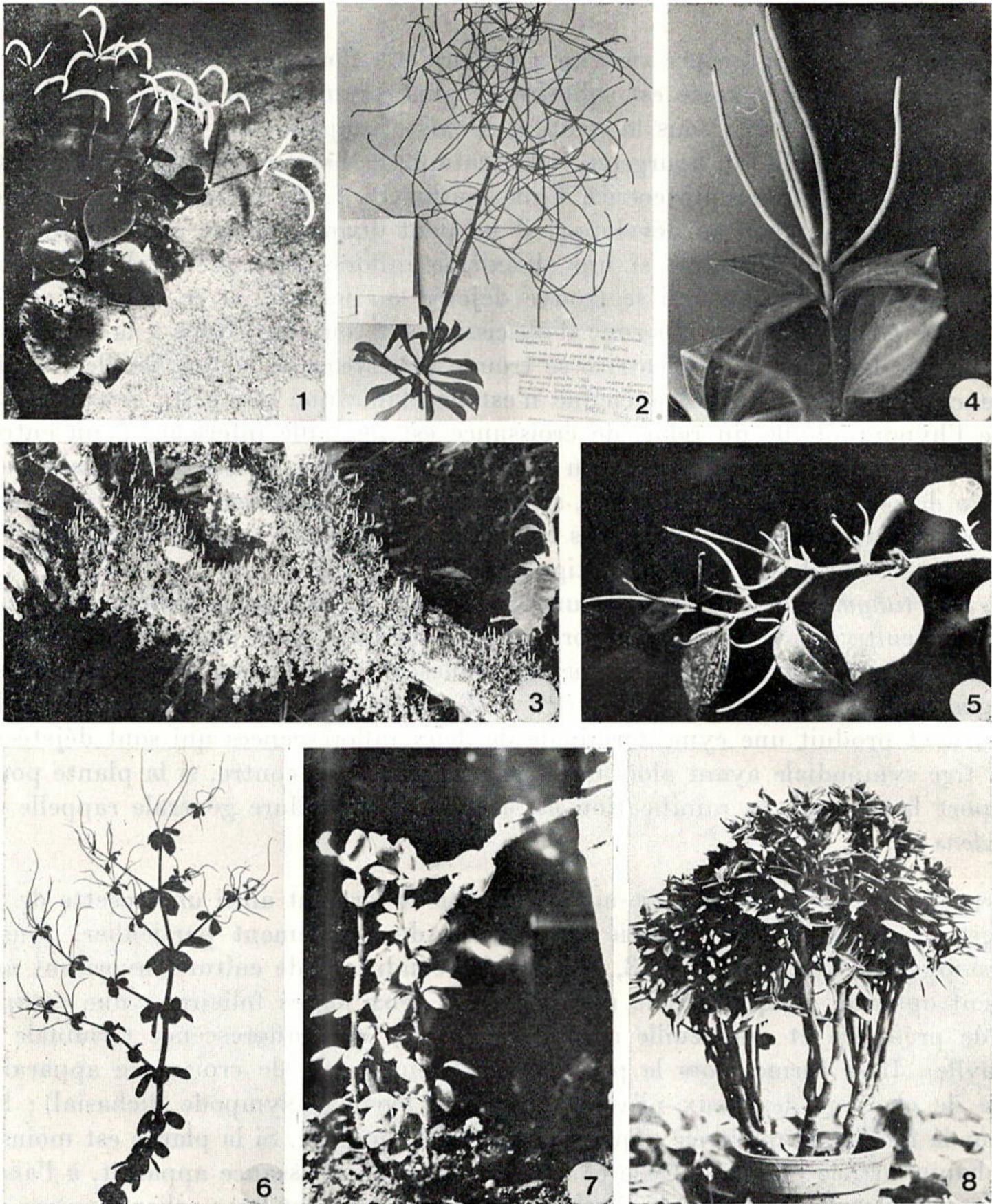
Pl. 1. — Aspect général de quelques espèces de *Peperomia* Ruiz & Pav. : 1, *P. margaritifera* Bertero : échantillon *Bertero 1493* déposé au M.N.H.N. ; noter la tendance à la cauliflorie ; 2 et 3, *P. scandens* Ruiz & Pav. cultivé dans les serres du M.N.H.N. : 2, le port est rampant et l'extrémité des tiges est redressée ; 3, cyme terminale de deux spadices entourés dans les stades jeunes par une bractée à fonction protectrice de spathe ; relais de croissance apparaissant à l'aisselle de la dernière feuille assimilatrice ; 4 et 5, *P. tithymaloides* A. Dietr. cultivé dans les serres du M.N.H.N. : 4, plante peu ramifiée sur support vertical ; 5, plante ramifiée sur support horizontal ; 6, *P. griseo-argentea* Yun. cultivé dans les serres du M.N.H.N. : plantes acaules formant des touffes cespiteuses ; 7, *P. reptilis* C. DC. cultivé au laboratoire : port buissonnant de la plante.

ESPÈCES A TIGES MONOPODIALES

Il semble que peu de *Peperomia* possèdent des tiges monopodiales à floraison exclusivement latérale. Nous n'avons pu observer aucune espèce vivante mais YUNCKER (1953) figure deux espèces parmi les 120 rencontrées dans la partie australe de l'Amérique du Sud qui présentent des inflorescences axillaires : *P. brevispica* C. DC. et *P. margaritifera* Bertero. Parmi les 170 espèces brésiliennes figurées également par YUNCKER (1974), aucune ne semble présenter des inflorescences uniquement axillaires. Nous avons observé les échantillons d'herbier déposés au M.N.H.N. de Paris dont l'isotype de *P. margaritifera*, Bertero 1493 (Pl. 1, 1 ; 3, 1). La plante est généralement réduite à une tige dressée à croissance monopodiale continue ; parfois, d'autres tiges sont issues du collet ; la floraison apparaît sur les parties âgées et défeuillées de la tige et il s'agit alors d'un phénomène de cauliflorie. Les spadices sont nombreux et sont disposés en une grappe, portée par un axe grêle. Sur cet axe, les spadices sont axillés par des bractées verticillées. Sur d'autres échantillons, les bractées sont alternes et ce caractère, de même que le nombre de spadices par grappes, semble varier selon la vigueur de la plante.

ESPÈCES A TIGES SYMPODIALES

Lorsqu'un seul relais de croissance apparaît, comme chez *P. scandens* Ruiz & Pav., *P. tithymaloides* A. Dietr. et espèces affines, *P. incana* A. Dietr., *P. urocarpa* Fisch. & Mey. ..., nous prendrons comme exemple *P. scandens* qui est une espèce très fréquemment rencontrée dans les jardins botaniques. Cette espèce à feuilles alternes et à phyllotaxie distique se développe au contact du sol (Pl. 3, 2) et se fixe par des racines adventives qui apparaissent par groupe de 2 à 4 au niveau de chaque nœud et même parfois au niveau de l'entre-nœud. Les parties jeunes de la tige, dressées, ne sont pas en contact direct avec le sol et les racines adventives ne se développent que lorsque la tige repose sur le sol sous l'effet de son propre poids ; l'extrémité recourbée vers le haut de la tige indique une direction de croissance orthotrope (Pl. 1, 2), le port horizontal de la plante étant dû à l'absence de tissus de soutien. La formation des tiges latérales est directement soumise aux conditions mésologiques : si la plante reçoit une lumière suffisante, dans un espace libre, et si les tiges peuvent s'enraciner au contact d'un substrat, alors la ramification peut être continue à l'aisselle de chaque feuille ; au contraire, si la lumière est faible ou si les tiges ne reposent pas sur un support où elles peuvent s'enraciner, la ramification est alors diffuse, rare ou nulle. Dans tous les cas, les tiges latérales ont exactement le même comportement que la tige dont elles sont issues ; le premier entre-nœud qui précède la préfeuille (hypophylle) est réduit, mais les entre-nœuds suivants, de même que la taille des premières feuilles assimilatrices, sont d'emblée comparables à ceux de la tige-mère (Pl. 3, 2) ; ces caractères sont ceux d'une ramification sylleptique, bien que le bourgeon passe par une phase de latence avant de se développer. L'aspect adaptatif de ces ramifications évoque des réitérations (HALLÉ, OLDEMAN & TOMLINSON, 1978) et le caractère sylleptique serait en fait lié à un apport de substances nutritives par les racines adventives de la tige-mère, proches de la tige latérale. Chaque tige latérale doit donc être considérée de façon indépen-



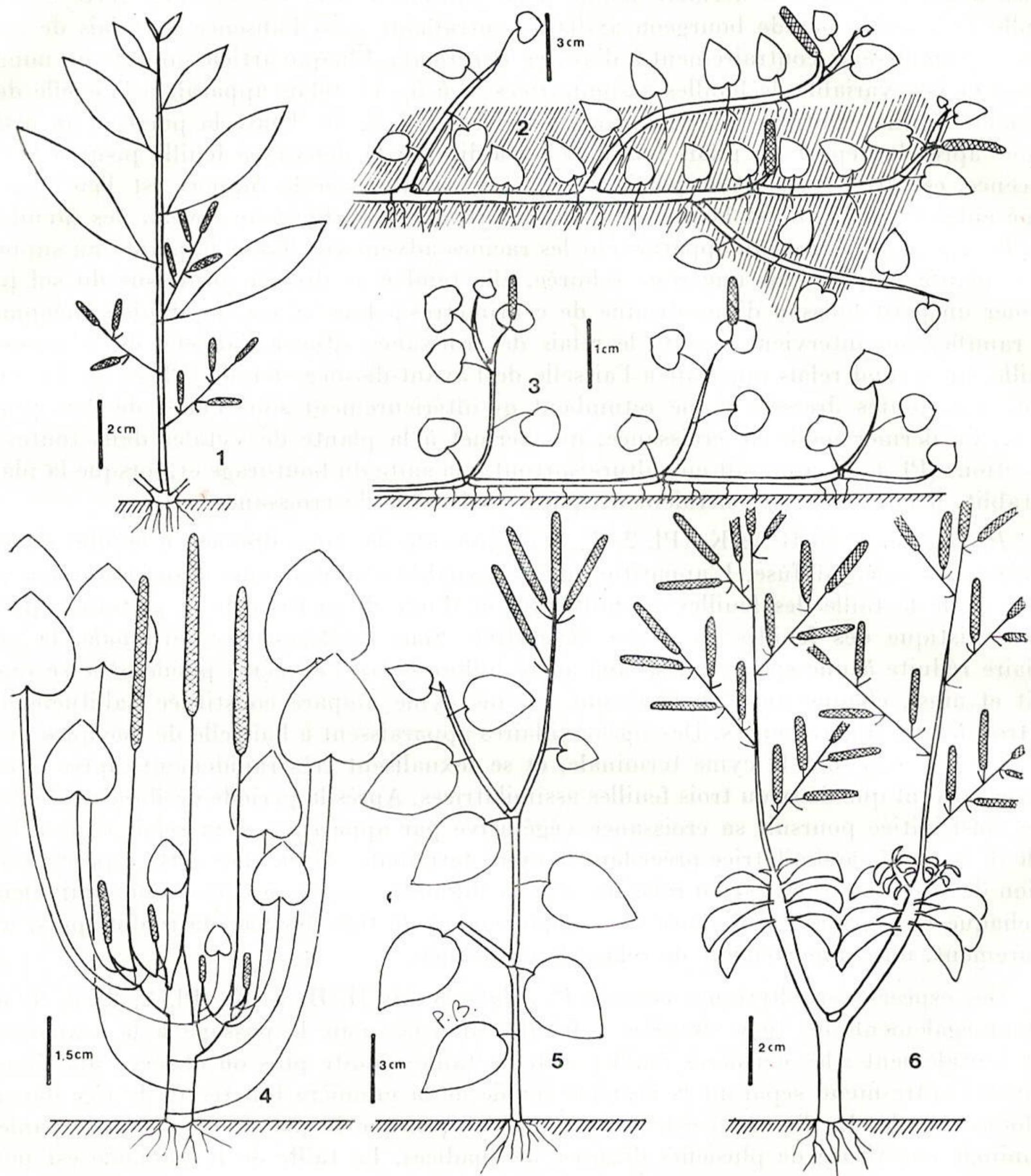
Pl. 2. — Aspect général de quelques espèces de *Peperomia* Ruiz & Pav. : 1, *P. polybotrya* H. B. & K. cultivé au laboratoire : tiges dressées présentant des cymes terminales de spadices ; 2, *P. dolabriformis* H. B. & K. : échantillon *Hutchinson 3511* déposé au M.N.H.N. : importance de la phase reproductrice par émission d'une panicule terminale ; 3, *P. reflexa* A. Dietr. épiphyte sur une branche à Tjibodas (Java) : les tiges très ramifiées forment un manchon fixé autour de la branche par les racines adventives ; 4, *P. pereskiaefolia* H. B. & K. cultivé au M.N.H.N. : inflorescence terminale et inflorescences latérales à l'aisselle de chaque pièce foliaire réduite du dernier verticille ; 5, *P. fernandopoiana* C. DC. cultivé dans les serres du M.N.H.N. : détail d'une tige fleurie ; le spadice terminal fleurit en premier puis la floraison est descendante le long de la tige par émission successive de cymes de spadices axillaires ; 6, *P. pulchella* A. Dietr. cultivé au laboratoire : tiges inflorescentielles montrant une augmentation progressive de la taille des entre-nœuds et des feuilles ; floraison terminale et axillaire sur les tiges latérales de renfort ; 7, *P. rubella* Hook. cultivé au laboratoire : multiplication végétative par enracinement d'une vieille tige retombant sur le sol ; apparition de jeunes tiges à l'origine d'une nouvelle plante ; 8, *P. metallica* Lind. cultivé au M.N.H.N. : port en pyramide de la plante.

dante, alimentée par son propre système racinaire. La floraison intervient indifféremment sur toutes les tiges. Le spadice est solitaire ou plus rarement par groupes de 2 ou 3. Sur le pédoncule inflorescentiel, sous le spadice, il existe toujours une pièce foliaire réduite à une cataphylle qui axille un bourgeon. Cette cataphylle entoure le spadice dans ses stades jeunes et a donc la fonction protectrice d'une spathe (Pl. 1, 3) ; cette spathe est rapidement caduque. Si son bourgeon se développe, il ne peut donner qu'une nouvelle inflorescence mais jamais un axe végétatif ; si une deuxième inflorescence se développe, l'ensemble constitue une cyme unipare qui se trouve déjetée sur le côté, et se détache rapidement s'il n'y a pas eu fécondation. La zone d'abscission est toujours située à la base de l'inflorescence ou de la cyme, et la cicatrice se trouve au niveau de la tige feuillée, si bien que la présence d'une inflorescence ancienne n'est décelable que par cette cicatrice et par le fait que l'hypoprophyllé du relais de croissance est de taille inférieure à un entre-nœud séparant deux feuilles assimilatrices. En effet, le relais de croissance prend naissance à l'aiselle de la dernière feuille assimilatrice, située juste sous l'inflorescence (Pl. 3, 2). Ce relais est en tous points comparable aux tiges latérales, la différence venant du fait que ce relais est situé dans le prolongement de la tige-mère.

Chez *P. tithymaloides*, on observe une dynamique de croissance différente suivant que la plante est cultivée sur un support horizontal ou vertical. Si la plante peut s'élever verticalement, la ramification est rare et une tige lianescente s'élève sur plusieurs mètres, fixée au support par les racines adventives (Pl. 1, 4) ; à intervalles plus ou moins réguliers, la tige fleurit et produit une cyme terminale de deux inflorescences qui sont déjetées sur le côté, la tige sympodiale ayant alors un aspect linéaire. Par contre, si la plante pousse sur un support horizontal, la ramification est fréquente et l'allure générale rappelle celle de *P. scandens* (Pl. 1, 5).

Certaines espèces ont les entre-nœuds réduits et forment ainsi une rosette de feuilles. A ce port acaule est souvent associé un mode de développement particulier. Ainsi, chez *P. griseo-argentea* Yun. (Pl. 1, 6 ; 3, 4), dans les conditions de culture favorisant un développement optimal, chaque article ne forme que deux pièces foliaires : une cataphylle à valeur de préfeuille et une feuille assimilatrice, puis une inflorescence terminale (article monophylle). Il se forme alors le plus souvent deux relais de croissance apparaissant à l'aiselle de chacune des deux pièces foliaires de l'article (sympode dichasial) ; le relais axillé par la feuille assimilatrice apparaît toujours le premier. Si la plante est moins vigoureuse, chaque article est pléiophylle et un seul relais de croissance apparaît, à l'aiselle de la feuille assimilatrice qui précède l'inflorescence, comme c'est le cas chez d'autres espèces. Le double relais de croissance est donc lié à la formation d'une seule feuille assimilatrice alors que le relais unique est lié à un nombre supérieur de feuilles assimilatrices. D'autres espèces en rosette telles que *P. caperata* Yun., *P. argyreia* (Miq.) E. Morr., ont un mode de développement comparable et forment également des touffes cespiteuses.

Peperomia reptilis C. DC. présente une particularité : l'inflorescence est adnée au pétiole de la feuille et émerge ainsi de la base du limbe (Pl. 3, 3). Cette inflorescence est toujours solitaire et le pédoncule, adné au pétiole, ne présente pas la pièce foliaire réduite axillant le bourgeon inflorescentiel caractéristique des autres espèces de *Peperomia*. En fait, dans ce cas, c'est la dernière feuille assimilatrice qui assure la fonction de bractée. Lorsque l'inflorescence est fanée, l'abscission a lieu à la jonction entre la base du spadice et la base



Pl. 3. — Présentation schématique de la dynamique de croissance observée chez différentes espèces de *Peperomia* Ruiz & Pav. : 1, *P. margaritifera* Bertero ; 2, *P. scandens* Ruiz & Pav. ; 3, *P. reptilis* C. DC. ; 4, *P. griseo-argentea* Yun. ; 5, *P. polybotrya* H. B. & K. ; 6, *P. dolabriformis* H. B. & K.

du limbe foliaire. La position terminale de l'inflorescence se déduit de l'arrêt de croissance d'une tige dont la dernière feuille porte l'inflorescence. Par ailleurs, cette dernière feuille ne possède pas de bourgeon axillaire, entraînant ainsi l'absence de relais de croissance à son aisselle, contrairement à d'autres *Peperomia*. Chaque article possède un nombre réduit et peu variable de feuilles assimilatrices (3 à 5). Le relais apparaît à l'aisselle de la première feuille, contrairement aux autres espèces (Pl. 3, 3). Toute la partie d'un article située après le départ du relais latéral, c'est-à-dire de la deuxième feuille jusqu'à l'inflorescence, est dressée ; la seule partie de tige en contact avec le support est l'entre-nœud situé entre la préfeuille et la première feuille assimilatrice. C'est au niveau des nœuds de ces deux pièces foliaires qu'apparaissent les racines adventives fixant la plante au support. Si la plante pousse dans une zone éclairée, elle tend à se dresser au-dessus du sol pour former un petit buisson d'une dizaine de centimètres ; dans ce cas, un double phénomène de ramification intervient : outre le relais de croissance situé à l'aisselle de la première feuille, un second relais apparaît à l'aisselle de l'avant-dernière feuille (Pl. 3, 3). Les tiges sont alors toutes dressées et ne retombent qu'ultérieurement sous l'effet de leur propre poids. Ce dernier mode de croissance, qui permet à la plante de s'étaler dans toutes les directions (Pl. 1, 7), apparaît en culture surtout à la suite du bouturage et, lorsque la plante s'établit, il ne se forme généralement qu'un seul relais de croissance.

P. polybotrya H. B. & K. (Pl. 2, 1 ; 3, 5) présente des tiges dressées à feuilles alternes ramifiées de façon diffuse. L'apparition de la sexualité s'accompagne d'une réduction progressive de la taille des feuilles assimilatrices et d'une disparition de la peltation qui est caractéristique des feuilles en phase végétative. Sous l'inflorescence terminale, la pièce foliaire réduite à une spathe axille une autre inflorescence ; le même phénomène se reproduit et ainsi, chaque unité de floraison est une cyme unipare constituée habituellement de trois à cinq inflorescences. Des tiges axillaires apparaissent à l'aisselle de quelques pièces foliaires réduites sous la cyme terminale, et se sexualisent très rapidement, après n'avoir formé souvent que deux ou trois feuilles assimilatrices. Après la période de floraison, chaque tige ainsi initiée poursuit sa croissance végétative par apparition d'un relais situé à l'aisselle de la feuille assimilatrice précédant la cyme terminale. Ainsi, chez cette espèce, l'apparition des tiges latérales est en relation avec la floraison. Toutes les tiges sont équivalentes et chaque tige axillaire a d'abord un comportement de tige florifère de renfort puis, ultérieurement, un comportement de relais de croissance.

Des espèces xérophytiques comme *P. dolabriformis* H. B. & K. (Pl. 2, 2 ; 3, 6) possèdent également des tiges dressées à feuilles alternes mais le passage à la sexualité se fait brutalement : les dernières feuilles sont de taille réduite puis on observe une élongation de l'entre-nœud séparant la dernière feuille de la première bractée de la tige devenue inflorescentielle. La floraison est très importante puisque la plante produit une panicule terminale constituée de plusieurs dizaines de spadices. La taille de la panicule est nettement supérieure à celle de tout l'appareil végétatif, ce qui est exceptionnel dans le genre *Peperomia*. Un ou parfois deux relais de croissance apparaissent sous la panicule, à l'aisselle des dernières feuilles assimilatrices. Lorsque deux relais apparaissent, la ramification évoque une dichotomie (Pl. 3, 6).

Un autre groupe d'espèces se distingue essentiellement de celles précédemment étudiées par le fait qu'il n'apparaît pas de relais de croissance sous la partie fleurie. En effet,

des espèces comme *P. reflexa* A. Dietr. (Pl. 4, 1), *P. ppuccu ppuccu* Trel. et *P. hoffmannii* C. DC. possèdent des tiges toutes équivalentes mais dont chacune d'elles a un comportement différent dans sa partie plaquée au support et dans sa partie retombante, détachée du support : l'inflorescence est solitaire, terminale, et apparaît sur les extrémités des tiges détachées et ne possédant pas de racines adventives ; après la floraison, cette partie de tige meurt ou rencontre le support sur lequel elle peut s'enraciner. La base de chaque tige est plaquée au support par les racines adventives et forme ainsi plusieurs verticilles de feuilles avant de se détacher pour retomber ; le fait que chaque tige se détache semble d'ailleurs aléatoire et serait dû à un accident du relief ou à un effet du poids de la tige sur un support vertical. La partie de tige fixée se ramifie de façon diffuse, tout comme le font les espèces à tiges plaquées du type *P. scandens*. Cette ramification est donc sans rapport avec la floraison et ne correspond pas à un relais de croissance. Ainsi, chez *P. reflexa* et les autres espèces présentant ce mode de développement, la sexualité n'affecte en rien l'architecture de la plante qui est purement végétative. Ce mode de développement permet à la plante de recouvrir complètement un support tel qu'une branche d'arbre (Pl. 2, 3).

P. pereskiaefolia H. B. & K. présente un mode de développement tout à fait comparable à *P. reflexa* mais des inflorescences latérales apparaissent à l'aisselle d'une ou de plusieurs feuilles du dernier, et parfois même de l'avant-dernier verticille qui précède l'inflorescence terminale. Souvent, le dernier verticille est constitué de pièces foliaires réduites à des cataphylles (Pl. 2, 4 ; 4, 2).

P. fernandopoiana C. DC. possède également des tiges dont une partie est fixée au support et dont l'extrémité est retombante. Cette espèce se distingue des précédentes d'une part par ses feuilles alternes et, d'autre part, par le fait que toutes les aisselles des feuilles de la partie retombante sont fertiles : on observe à chaque aisselle une, ou le plus souvent deux cymes constituées de trois inflorescences (Pl. 4, 3). Le pédoncule commun de la cyme la plus âgée présente, à sa base, une préfeuille à l'aisselle de laquelle apparaîtra la seconde cyme ; cette dernière cyme ainsi que les éventuelles inflorescences ultérieures isolées constituent une floraison de renfort qui dépend de la vigueur de la plante. Cette floraison qui atteint l'ensemble de la partie de tige détachée du support est descendante (Pl. 2, 5).

ESPÈCES A TIGES MONOCARPIQUES

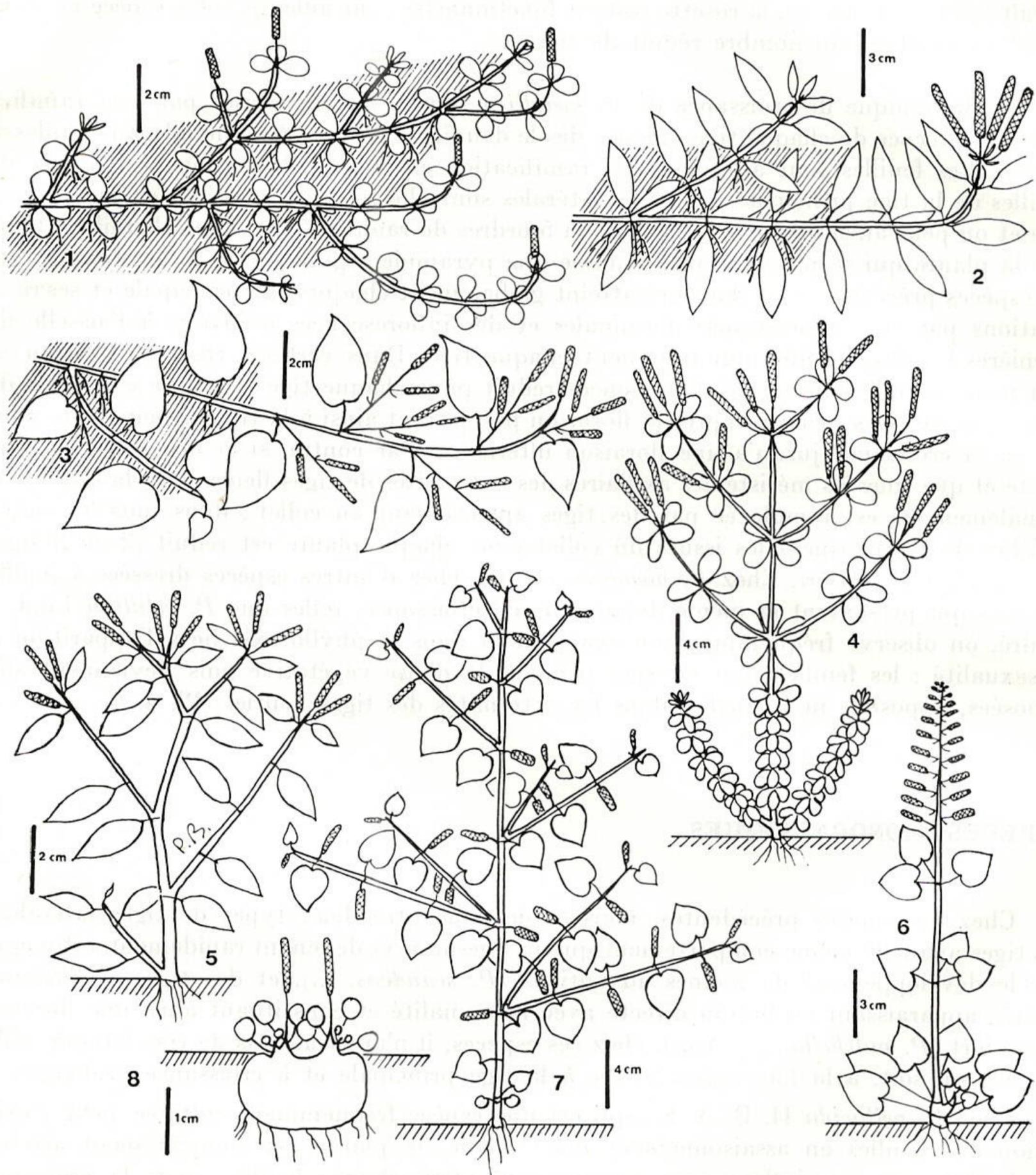
Ce sont des espèces dont les tiges dressées fleurissent globalement après une phase végétative : sous une inflorescence terminale, les bourgeons axillaires des feuilles situées sous cette inflorescence se développent et donnent des tiges latérales portant un nombre plus ou moins important de feuilles pour se terminer par une inflorescence. Par ailleurs, des inflorescences apparaissent fréquemment à l'aisselle des dernières feuilles de chaque tige. Chaque ensemble constitué d'une tige principale et des tiges latérales de renfort est donc envahi par la sexualité puis meurt sans donner de relais de croissance dans ses parties aériennes : cet ensemble est donc monocarpique. Les relais de croissance apparaissent tous à la base de la plante, au niveau du collet, et correspondent aux premiers bourgeons axillaires de chaque tige principale. Suivant les espèces, il semble que la floraison atteigne

l'ensemble de la plante à une période donnée (*P. rubella* Hook., *P. pulchella* A. Dietr.), les tiges étant alors contemporaines et les relais de croissance apparaissant simultanément lorsque les tiges fleuries retombent ; chez d'autres espèces (*P. fraseri* C. DC., ...), chaque tige devenue adulte fleurit indépendamment et ainsi une même plante présente des tiges à divers stades.

Chez *P. pulchella* (Pl. 2, 6 ; 4, 4), les feuilles sont verticillées par 5, la tige poursuit une croissance végétative monopodiale sans émettre aucune tige latérale puis se sexualise. La floraison intervient alors lorsque la tige mesure entre 40 et 50 centimètres et qu'elle a formé une vingtaine de verticilles. Au fur et à mesure que la tige s'allonge, la longueur des entre-nœuds augmente et le diamètre de la tige diminue ; parallèlement, les feuilles s'agrandissent et sont de moins en moins crassulescentes ; la réduction de la pilosité est également un caractère lié à la sexualisation de la tige. L'apparition de la sexualité se traduit par l'émission de tiges latérales à l'aisselle d'une ou plusieurs feuilles des 3 à 5 derniers verticilles de la tige. Les tiges latérales, grêles, ne forment qu'un ou deux verticilles de feuilles de taille réduite puis se terminent par une inflorescence ; des inflorescences latérales apparaissent également à l'aisselle des feuilles du dernier verticille. Le méristème apical de chaque tige évolue en inflorescence. Ainsi, les seuls bourgeons axillaires de la tige qui se développent sont destinés à fleurir précocement et ils correspondent alors à une floraison de renfort. Les tiges issues du collet sont habituellement contemporaines et la floraison atteint globalement la plante. Au moins en culture, aucune période de repos n'apparaît car les relais de croissance basaux apparaissent dès que les tiges précédentes se sexualisent.

P. rubella Hook. possède un appareil végétatif beaucoup plus développé ; en effet, la ramification intervient précocement lorsque la tige issue du collet a formé 2 à 3 verticilles de feuilles. La ramification est diffuse. Parfois, les bourgeons axillaires de ces tiges latérales se développent pour donner des axes réduits à 1 ou 2 verticilles et se terminant par une inflorescence. L'ensemble produit donc un nombre important d'inflorescences avant de retomber pour laisser se développer les nouvelles tiges issues du collet de la plante. Chez cette espèce, la sexualisation globale de chaque tige est cependant moins déterminée que chez *P. pulchella* : en effet, lorsque les conditions de culture ne sont pas favorables à la floraison, des tiges latérales peuvent poursuivre leur croissance végétative pendant une période prolongée, les feuilles formées étant morphologiquement adultes et comparables à celles de la tige principale. Lorsque les tiges latérales défleuries retombent, elles peuvent s'enraciner si elles sont au contact d'un support (Pl. 2, 7) : les bourgeons axillaires d'un ou plusieurs verticilles se développent et donnent des tiges dressées qui constituent de nouvelles plantes indépendantes ; il s'agit alors de multiplication végétative à partir de tiges défleuries dont le développement ultérieur ne se serait pas poursuivi en l'absence de support.

Chez *P. fraseri* C. DC. (Pl. 4, 6), la partie végétative et la partie reproductrice de chaque tige monocarpique sont morphologiquement très différenciées : pendant la phase végétative, les feuilles verticillées par 3 restent en rosette, tous les entre-nœuds étant sub-nuls ; l'apparition de la sexualité se traduit par l'élongation des entre-nœuds séparant les deux derniers verticilles de la tige, sans transition avec les entre-nœuds précédents. La tige se termine par une grappe de spadices. Le relais de croissance apparaît au niveau du collet, à l'aisselle d'une des premières feuilles de la rosette. Contrairement aux autres espèces à



Pl. 4. — Représentation schématique de la dynamique de croissance observée chez différentes espèces de *Peperomia* Ruiz & Pav. : 1, *P. reflexa* A. Dietr. ; 2, *P. pereskiaefolia* H. B. & K. ; 3, *P. fernando-poiana* C. DC. ; 4, *P. pulchella* A. Dietr. ; 5, *P. metallica* Lind. ; 6, *P. fraseri* C. DC. ; 7, *P. pellucida* H. B. & K. ; 8, *P. parvifolia* C. DC.

tiges monocarpiques, chez *P. fraseri*, seule la partie de tige aux entre-nœuds allongés disparaît après la floraison, la rosette restant fonctionnelle ; par ailleurs, cette espèce ne forme simultanément qu'un nombre réduit de tiges.

La dynamique de croissance de *P. metallica* Lind. est caractérisée par une ramification très précoce de chaque tige dressée, dès le deuxième ou troisième nœud situé au-dessus du sol. Les feuilles sont alternes et la ramification est alors sub-continue à l'aisselle des feuilles de la tige principale. Ces tiges latérales sont elles-mêmes ramifiées de façon continue et on peut ainsi observer jusqu'à 4 ou 5 ordres de ramification suivant la taille atteinte par la plante qui se présente ainsi comme une pyramide régulière (Pl. 2, 8). Comme chez les espèces précédentes, la floraison atteint globalement chaque tige principale et ses ramifications par des inflorescences terminales et des inflorescences axillaires à l'aisselle des dernières feuilles réduites qui terminent chaque tige. Dans certains cas, la floraison est peu poussée et le nombre d'inflorescences réduit pour chaque tige ; dans ce cas, seuls des fragments de tiges meurent après la floraison permettant ainsi à la tige principale de poursuivre sa croissance jusqu'à une floraison ultérieure. Par contre, si la floraison est abondante et que tous les méristèmes axillaires des extrémités de tiges fleurissent, la tige meurt globalement et est remplacée par des tiges apparaissant au collet ; dans tous les cas, le nombre de tiges principales issues du collet pour chaque plante est réduit (2 ou 3 tiges) comme chez *P. fraseri*. Chez *P. metallica* comme chez d'autres espèces dressées à feuilles alternes qui présentent la même dynamique de croissance, telles que *P. velutina* Lind. & André, on observe fréquemment un changement dans la phyllotaxie lié à l'apparition de la sexualité : les feuilles sont alternes pendant la phase végétative puis deviennent sub-opposées, opposées ou verticillées dans les extrémités des tiges fleuries (Pl. 4, 5).

ESPÈCES MONOCARPIQUES

Chez les espèces précédentes, nous avons rencontré deux types de tiges latérales : des tiges ayant le même comportement que la tige-mère et devenant rapidement autonomes par le développement de racines adventives (*P. scandens*, ...), et des tiges à croissance limitée apparaissant en liaison directe avec la sexualité et constituant ainsi une floraison de renfort (*P. pulchella*, ...). Ainsi, chez ces espèces, il n'apparaît pas de tige latérale différenciée qui soit, à la fois, subordonnée à la tige principale et à croissance prolongée.

Chez *P. pellucida* H. B. & K., qui est une espèce fréquemment cultivée pour l'utilisation des feuilles en assaisonnement pour salade, la plante est complètement atteinte par la floraison, une inflorescence apparaissant après chaque feuille ; mais la croissance se poursuit par des relais. La première inflorescence termine l'axe épicotyle après qu'il n'ait formé qu'une ou deux feuilles assimilatrices (Pl. 4, 7). Un relais de croissance se forme à l'aisselle de la dernière feuille assimilatrice et, dès lors, tous les articles de la plante sont monophylles. La tige principale est donc constituée par une succession d'articles présentant une cataphylle, une feuille assimilatrice et une inflorescence, l'ensemble étant linéaire. Le seul entre-nœud développé est celui situé entre la cataphylle et la feuille assimilatrice

d'un article, l'hypoprophyllé étant toujours réduit. Le bourgeon de la cataphylle de chaque article se développe aussi pour donner une tige latérale également constituée d'emblée par un enchaînement linéaire d'articles monophylles ; si la plante pousse vigoureusement, le phénomène se reproduit à nouveau à l'aisselle de la cataphylle du premier article de cette tige qui donne ainsi naissance à une seconde tige latérale (Pl. 4, 7). Ainsi, chaque article monophylle de la tige principale donne un relais de croissance à l'aisselle de la feuille assimilatrice et une tige latérale à l'aisselle de la préfeuille. Par contre, les tiges latérales, bien qu'également édifiées par une succession d'articles monophylles, n'émettent pas de tige de 3^e ordre : seul un relais de croissance apparaît à l'aisselle de la feuille assimilatrice et le bourgeon situé à l'aisselle de la cataphylle reste en repos. La croissance de la plante se poursuit jusqu'à ce qu'elle atteigne une hauteur de 50 à 80 cm puis les dernières feuilles formées sont de plus en plus petites au niveau de toutes les tiges et la plante meurt sans être remplacée par un relais de croissance au niveau du collet. L'apparition très précoce de la sexualité et sa persistance pendant toute la vie de la plante indiquent un comportement typique de plante annuelle. Les inflorescences produisent toutes des fruits dont la maturité est rapidement atteinte et ainsi des graines, à germination immédiate, apparaissent pendant toute la vie de la plante qui s'étale sur quelques mois. D'après nos observations sur les échantillons déposés à l'herbier du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et sur les illustrations de YUNCKER (1953, 1974), l'apparition très précoce de la sexualité semble être à l'origine de la description de plusieurs espèces qui ne seraient, en fait, que des stades jeunes de *P. pellucida*.

DISCUSSION

Les *Peperomia* présentent donc de nombreuses variations suivant les espèces, tant en ce qui concerne l'écologie que le type biologique, le port, la dynamique de croissance, la phyllotaxie, ou l'organisation de l'appareil inflorescentiel. Ces différences nous amènent à séparer les espèces en groupes qui présentent chacun des caractères architecturaux comparables, ces groupes étant représentés chacun par une espèce modèle (tableau et planches). Les principaux critères retenus sont : le type biologique (herbes pérennes, annuelles ou tubérisées), le mode de croissance de chaque tige (monopodial, sympodial ou monocarpique), l'émission de tiges latérales subordonnées ou non à la floraison, la position et l'arrangement des inflorescences (spadices terminaux ou axillaires, solitaires ou groupés), et la phyllotaxie (feuilles alternes ou verticillées). Les critères floraux ne sont pas pris en considération puisque tous les *Peperomia* ont des fleurs apérianthées axillées par une bractée, un ovaire uniloculaire présentant un seul ovule basal orthotrope et deux étamines. Il semble alors que nos critères relatifs à la dynamique de croissance amènent à séparer des groupes d'espèces qui représentent vraisemblablement des unités naturelles. Seule une étude ultérieure détaillée du genre pourra confirmer, éventuellement, cette ségrégation.

Dans les groupes d'espèces ainsi séparés, certains modes de croissance semblent rares : tiges monopodiales du groupe *P. margaritifera*, articles à nombre de feuilles constant du

groupe *P. reptilis*, tiges à cymes axillaires de spadices du groupe *P. fernandopoiana*, tiges monocarpiques en rosettes du groupe de *P. fraseri*, espèces monocarpiques du groupe *P. pellucida*; par contre, d'autres modes de croissance sont fréquents, en particulier les tiges sympodiales à relais de croissance apparaissant juste sous la partie fleurie du groupe de *P. scandens*, les tiges ramifiées indépendamment de la floraison du groupe de *P. reflexa*, les tiges dressées et ramifiées à feuilles alternes du groupe de *P. metallica*, et les Géophytes du groupe de *P. parvifolia* que HILL (1907) avait déjà séparés dans une section *Geophila* (Pl. 4, 8).

TABLEAU SYNOPTIQUE DES DIFFÉRENTS ASPECTS DE LA DYNAMIQUE DE CROISSANCE
RENCONTRÉS DANS LE GENRE PEPEROMIA : UNE ESPÈCE CARACTÉRISTIQUE
EST CITÉE POUR CHAQUE CAS

1. Herbes pérennes.
2. Tiges monopodiales. Spadices en grappes axillaires. Tiges à floraison montante..... *P. margaritifera*
- 2'. Tiges sympodiales. Spadice terminal avec parfois des spadices axillaires de renfort. Tiges toutes équivalentes.
3. Relais apparaissant sous la partie fleurie. Feuilles alternes.
4. Appareil végétatif fixé au support par des racines adventives ; tiges parfois retombantes. Spadices solitaires ou réunis en cymes réduites. Floraison non accompagnée d'une réduction de la taille des feuilles.
5. Tiges à entre-nœuds développés.
6. 1 seul relais, articles à nombre de feuilles variable..... *P. scandens*
- 6'. 1 ou 2 relais, articles à nombre de feuilles constant..... *P. reptilis*
- 5'. Tiges à entre-nœuds réduits (plantes en rosette). 1 ou 2 relais... *P. griseo-argentea*
- 4'. Tiges dressées. Spadices nombreux. Floraison accompagnée d'une réduction progressive de la taille des feuilles.
7. Cymes de quelques spadices. Passage progressif à la sexualité.... *P. polybotrya*
- 7'. Panicules à spadices nombreux. Passage brutal à la sexualité... *P. dolabrifomis*
- 3'. Pas de relais sous le spadice terminal ; croissance ultérieure assurée par des tiges latérales apparaissant sur des parties de tiges fixées au support.
8. Feuilles verticillées.
9. Spadice terminal solitaire..... *P. reflexa*
- 9'. Spadice terminal et spadices isolés à l'aisselle des dernières feuilles. *P. pereskiaefolia*
- 8'. Feuilles alternes. Spadice terminal et cymes axillaires de spadices ; tiges à floraison descendante..... *P. fernandopoiana*
- 2". Tiges monocarpiques. Spadice terminal et spadices axillaires. Tiges dressées issues du collet. Tiges hiérarchisées en relais de croissance basaux et tiges latérales de renfort.
10. Spadices solitaires.
11. Feuilles verticillées. Taille des feuilles et des entre-nœuds augmentant avec l'approche de la sexualité..... *P. pulchella*
- 11'. Feuilles alternes. Taille des feuilles et des entre-nœuds diminuant avec l'approche de la sexualité, les feuilles devenant alors sub-opposées ou verticillées... *P. metallica*
- 10'. Spadices réunis en grappes. Feuilles verticillées formant une rosette végétative. Taille des entre-nœuds augmentant avec l'approche de la sexualité..... *P. fraseri*
- 1'. Herbes annuelles. Différenciation entre tige principale et tiges latérales. Sympode à articles monophylles..... *P. pellucida*
- 1". Herbes à tige tubérisée. Plantes en rosette. Spadices terminaux..... *P. parvifolia*

Les modèles architecturaux, tels qu'ils sont définis par HALLÉ & al. (1978) pour les arbres, ne sont pas pris en considération dans le tableau car une espèce présente souvent des intermédiaires entre plusieurs modèles, d'une façon constante ou en fonction de sa vigueur. L'état herbacé des *Peperomia*, avec l'émission de racines adventives aux nœuds qui sont en contact avec un support, entraîne une ramification très poussée qu'il est souvent difficile de qualifier de ramification séquentielle, c'est-à-dire apparaissant normalement et de façon prévisible, ou de répétitions liées à l'apport de substances nutritives par les racines adventives. HOLTUM (1955) signale une ramification poussée chez les Monocotylédones liée à la présence des racines adventives qui entraînent une indépendance trophique rapide des tiges latérales ; il nous semble, en fait, que cette ramification poussée est davantage liée à un état herbacé au contact d'un support qu'à l'appartenance aux Monocotylédones ou aux Dicotylédones, les *Peperomia* se comportant comme de nombreuses autres Dicotylédones herbacées rampantes ou traçantes. Cette tendance à former de nombreuses racines adventives et à présenter une faible inhibition des bourgeons axillaires est très utilisée en horticulture pour la multiplication végétative par bouturage des espèces plaquées à un support. Chez les *Peperomia* du type *P. scandens*, il apparaît que l'inflorescence terminale avec un relais unique et à développement immédiat situé à l'aisselle de la feuille qui précède cette inflorescence est caractéristique du modèle de Chamberlain rencontré chez de nombreuses Monocotylédones dont les *Araceae* (BLANC, 1978) ; mais il s'agit alors, chez *Peperomia*, d'une version prostrée de ce modèle (cf. JEANNODA-ROBINSON, 1977), puisque les tiges, bien que fondamentalement orthotropes, sont plaquées à un support et acquièrent donc un port horizontal. A partir de ce modèle de Chamberlain, diverses tendances apparaissent chez une espèce si elle est ramifiée tout au long de sa tige (modèle de Stone), si elle forme une touffe (modèle de Tomlinson) ou si elle émet plusieurs relais (modèle de Leeuwenberg). L'autre modèle de base est le modèle de Mac Clure, rencontré de façon nette chez les espèces du groupe de *P. pulchella* : les tiges issues du sol sont toutes équivalentes, elles présentent des branches latérales de renfort, chaque tige étant monocarpique et globalement envahie par la sexualité et les relais de croissance apparaissant au niveau du collet ; ce modèle, rare, se rencontre également essentiellement chez des Monocotylédones comme les bambous (HALLÉ & al., 1978).

Indépendamment des critères relatifs à la dynamique de croissance, on peut constater que les espèces à tiges dressées présentent, habituellement, une floraison plus abondante (cymes, racèmes, panicules, tiges florifères de renfort) que les espèces à tiges fixées à un support (spadices solitaires ou cymes réduites). Ceci s'accompagne d'une différenciation habituellement nette entre l'appareil végétatif et l'appareil floral chez les espèces à tiges dressées alors que la floraison est intégrée dans la croissance continue des espèces à tiges plaquées. Les espèces à tiges dressées, qu'elles soient à tiges sympodiales comme *P. dolabriformis* ou à tiges monocarpiques comme *P. pulchella*, sont essentiellement terrestres alors que les espèces à tiges plaquées au support, qui sont sympodiales du type *P. scandens* ou du type *P. reflexa* sont essentiellement épiphytes. Les espèces tubérisées et les thérophytes sont terrestres.

Les *Peperomia* présentent donc plusieurs types de dynamique de croissance, certains types étant plus adaptés à une vie terrestre et d'autres à une vie épiphyte ; le mode de vie épiphytique ou terrestre semble donc être apparu indépendamment dans plusieurs groupes de *Peperomia*.

BIBLIOGRAPHIE

- BLANC, P., 1978. — *Aspects de la ramification chez des Aracées tropicales*. Thèse de 3^e cycle, Université Paris VI, 83 p. (multigraphiée).
- CANDOLLE, C. de, 1866. — Mémoire sur la famille des Pipéracées. *Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève* 18 (2) : 1-32.
- CANDOLLE, C. de, 1923. — Piperacearum clavis analytica. *Candollea* 1 : 65-415.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A. & TOMLINSON, P. B., 1978. — *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer édit., 441 p.
- HILL, A. W., 1907. — A revision of the geophilous species of Peperomia, with some additional notes on their morphology and seedling structure. *Ann. Bot.* 21 : 139-161.
- HOLTUM, R. E., 1955. — Growth habits in Monocotyledons. Variations on a theme. *Phytomorphology* 5 : 399-413.
- JEANNODA-ROBINSON, Y., 1977. — *Contribution à l'étude de l'architecture des herbes*. Thèse de 3^e cycle, Montpellier, 76 p. (multigraphiée).
- MADISON, M., 1977. — Vascular epiphytes : their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2 : 1-13.
- MIQUEL, F. A. W., 1843. — Over eenige nieuwe Gestachten uit de Familie der Piperaceen. *Inst. Versl. Med.* : 80-84.
- MIQUEL, F. A. W., 1843-1844. — *Systema Piperacearum*, Rotterdam, Kramer, 571 p.
- FLUSZCEWSKI, E., 1885. — *Étude de la famille des Pipéracées au point de vue de la morphologie et de l'anatomie comparée*. Thèse de Pharmacie, École Supérieure de Pharmacie de Paris, 77 p. (multigraphiée).
- ROUSSEAU, D., 1927. — Contribution à l'anatomie comparée des Pipéracées. *Mém. Acad. Roy. Sc. Belgique, Cl. Sc.* 8^e, 2 (9) : 1-45.
- SELL, Y., 1976. — Tendances évolutives parmi les complexes inflorescentiels. *Rev. gén. Bot.* 89 : 247-267.
- TRELEASE, W., 1930. — The geography of American Peppers. *Proc. Am. Philos. Soc.* 69 : 309-327.
- TRELEASE, W., 1935. — The pedicellate peppers of South America. *Proc. Am. Philos. Soc.* 75 : 691-716.
- TUCKER, S. C., 1980. — Inflorescence and flower development in the Piperaceae. I. Peperomia. *Amer. J. Bot.* 67 (5) : 686-702.
- YUNCKER, T. G., 1953. — The Piperaceae of Argentina, Bolivia and Chile. *Lilloa* 27 : 97-304.
- YUNCKER, T. G., 1972. — The Piperaceae of Brazil-Piper Group : 1-2-3-4. *Hoehnea* 2 : 19-366.
- YUNCKER, T. G., 1973. — The Piperaceae of Brazil-Piper Group 5, Ottonia, Pothomorphe, Sarcobachis. *Hoehnea* 3 : 31-284.
- YUNCKER, T. G., 1974. — The Piperaceae of Brazil-Peperomia, taxa of uncertain status. *Hoehnea* 4 : 73-413.
- ZHITKOV, V. S., 1977. — Les formes de phyllotaxie dans le genre Peperomia Ruiz et Pav. et particularités de leur morphogénèse. *Bjull. moskov. obshchest. Ispytalelej. Prirody otd. biol. U.S.S.R.* 82 (4) : 103-119 (en russe).
- WILLIS, J. C., 1973. — *A dictionary of the flowering plants and ferns*. 8^e édition, révisée par AIRY-SHAW, H. K., Cambridge University Press.