

## Étude microscopique des phénomènes de ramification chez *Piper unguiculatum* Ruiz et Pav. (Piperaceae)

par

Patrick BLANC et Katia ANDRAOS

Laboratoire de Botanique tropicale,  
Équipe de recherche: Structures foliaires et écomorphologie des plantes tropicales  
U.E.R. 59 - Université Pierre et Marie Curie (Paris VI)  
12, rue Cuvier - 75005 PARIS.

*Résumé.* — Mise en place et devenir des méristèmes axillaires chez *Piper unguiculatum* en phase monopodiale et en phase sympodiale; description et comparaison de l'apparition des méristèmes à développement immédiat et des méristèmes évoluant en bourgeon latent; mode d'enchaînement des relais de croissance à partir des méristèmes à développement immédiat.

*MICROSCOPIC STUDY OF THE BRANCHING PATTERNS IN PIPER UNGUICULATUM RUIZ ET PAV. (PIPERACEAE).*

*Summary.* — Origin and evolution of axillary meristems in *Piper unguiculatum* during monopodial and sympodial growth; the meristems which develop immediately and the meristems giving a resting bud are described and compared, concerning their initiation; modalities in the succession of the continuation shoots are also described.

*Piper unguiculatum* est une espèce originaire du Pérou, communément cultivée dans les serres des Jardins Botaniques sous des noms divers: *P. geniculatum* Sw., *P. celtidifolium* Ham. et *P. apiculatum* C. DC., qui correspondent en fait à de véritables espèces qui ne semblent apparemment pas exister en culture. Nos observations portent sur des exemplaires cultivés dans les serres des Jardins Botaniques de Munich, de Nancy, de Lyon et du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Les plantes cultivées au laboratoire proviennent de boutures prélevées au Jardin Botanique de Munich.

C'est une espèce arbustive qui pousse, dans la nature, au milieu d'autres végétaux ligneux: les tissus de soutien, peu développés, de même que le faible diamètre des tiges, ne permettent pas à la plante de rester dressée sans appuis;

les tiges poussent alors parmi les branches d'autres arbustes évoquant ainsi un comportement lianescent mais sans spécialisation (en particulier absence de racines adventives fixant la tige principale à un support) (Pl. I, 1).

La plante est constituée par un ensemble de tiges orthotropes issues d'un collet basal (Pl. II, 2). Chez les jeunes plantes, ces tiges ne s'épaississent pas de façon notable et elles interrompent leur croissance après avoir atteint une hauteur maximale; cette hauteur atteinte augmente au fur et à mesure de l'émission des tiges successives; les tiges de type adulte ont un diamètre initial de l'ordre de 1 cm, elles s'épaississent par une activité cambiale et elles atteignent plusieurs mètres de hauteur. Ces caractères correspondent à une phase de croissance d'établissement telle qu'elle est décrite par TOMLINSON (1979) chez des Monocotylédones. Ces tiges orthotropes ont une phyllotaxie spiralee d'indice  $9/2$  et se ramifient précocement, souvent à partir du 3ème ou 4ème nœud au-dessus du sol. Dès lors, la ramification devient continue et le méristème axillaire de chaque feuille de la tige principale donne une branche latérale qui se développe de façon immédiate, sans passer par une phase de latence; ainsi, le départ d'une branche se décèle très précocement dès qu'une feuille de la tige principale se sépare du bourgeon terminal (Pl. I, 3). Après avoir formé un court segment de tige qui initie la préfeuille, unique et rapidement caduque, cette branche se divise en deux tiges d'égale importance au niveau d'une fourche qui évoque une dichotomie (Pl. I, 4). Ces deux tiges peuvent à nouveau se ramifier mais de façon diffuse et en fonction de la vigueur de la plante. Toutes les tiges qui constituent chaque branche sont plagiotropes et à phyllotaxie distique. Les inflorescences apparaissent sur ces branches latérales, quel que soit l'ordre de ramification des tiges. La floraison est généralement peu abondante en culture (Pl. I, 5).

Une étude plus détaillée montre, comme l'avaient déjà observé CHIBBER (1912), MASSART (1923) et ROUSSEAU (1927) chez d'autres espèces de *Piper*, que les tiges orthotropes sont monopodiales alors que les tiges latérales plagiotropes sont sympodiales, chaque inflorescence étant terminale. Le caractère sympodial des tiges latérales se décèle par le fait que chaque inflorescence est opposée à une feuille assimilatrice (Pl. I, 5): les tiges latérales, linéaires, sont en fait édifiées par une succession d'articles formant une cataphylle à valeur de préfeuille, une feuille assimilatrice et, éventuellement, une inflorescence terminale (1). C'est le méristème axillaire de la feuille assimilatrice qui se développe de façon immédiate et donne l'article suivant alors que le bourgeon situé à l'aisselle de la cataphylle reste latent.

Le premier entre-nœud d'un article (hypoprophyll) est toujours réduit. Le renflement de la base de l'entre-nœud, caractéristique des *Piper*, est visible

(1) Ce sont des articles monophylles comparables à ceux rencontrés dans certains genres d'*Araceae* comme *Philodendron* (cf. BLANC, 1978).

juste au-dessus de ces organes. Ainsi, les seuls entre-nœuds qui participent à l'élongation de la tige latérale sont ceux situés entre la préfeuille et la feuille assimilatrice de chaque article. Un autre critère morphologique permet de distinguer tiges monopodiales et tiges sympodiales: les feuilles produites par un même méristème selon une croissance monopodiale ont une gaine développée alors que les feuilles produites par des méristèmes successifs, selon une croissance sympodiale, ont une gaine réduite. Cette différence se retrouve au départ de chaque branche latérale issue de la tige principale, au niveau de la fourche: le premier article de la branche forme une préfeuille et deux feuilles assimilatrices, dont la première a une gaine développée et la seconde une gaine réduite, puis le méristème interrompt sa croissance; ce cas d'article à deux feuilles assimilatrices montre que la présence d'une gaine réduite est liée à l'arrêt de fonctionnement végétatif d'un méristème. Les méristèmes axillaires de chacune de ces deux feuilles se développent pour donner les tiges latérales constituées par un enchaînement linéaire d'articles monophylles.

*Piper unguiculatum* présente donc trois types d'axes:

— la tige principale monopodiale dont le méristème apical présente une croissance végétative théoriquement indéfinie. Cette tige a pour origine un bourgeon axillaire latent situé au niveau du collet de la plante et, pour la tige initiale, très vraisemblablement l'axe épicotyle issu de la germination.

— l'article à une cataphylle et deux feuilles assimilatrices qui constitue le départ d'une branche latérale. Cet article a pour origine le méristème à développement immédiat axillé par chaque feuille assimilatrice de la tige principale.

— les articles monophylles édifiant les tiges latérales plagiotropes et sympodiales situées après la fourche du départ de chaque branche — chacun de ces articles forme donc une cataphylle, une feuille assimilatrice et, éventuellement, une inflorescence terminale — chaque article a pour origine le méristème à développement immédiat axillé par la feuille assimilatrice de l'article précédent.

L'architecture de la plante est ainsi conforme au modèle de Petit tel qu'il est défini par HALLÉ, OLDEMAN et TOMLINSON (1978), mais l'apparition successive au niveau du sol, de tiges principales à développement limité et à vigueur croissante rappelle également le modèle de Mac Clure. Les branches latérales sympodiales par succession d'articles monophylles représentent le cas général du mode de développement dans le genre *Piper*. L'étude microscopique est alors entreprise chez cette espèce dans le but de préciser les séquences d'apparition des différents types de méristèmes.

L'étude microscopique porte sur les différents types de méristèmes axillaires et leur devenir dans un but comparatif, en insistant plus particulièrement sur les tiges latérales dont la croissance est, en fait, assurée par des méris-

tèmes successifs. Chaque article monophylle édifie donc deux pièces foliaires et, éventuellement, une inflorescence et il possède deux méristèmes axillaires dont le devenir est différent :

- le méristème axillé par la préfeuille, qui donne un bourgeon dormant,
- le méristème axillé par la feuille assimilatrice, à développement immédiat, et qui édifiera le prochain article.

Le matériel d'étude a été fixé par le mélange formol, alcool éthylique, acide acétique (F.A.A.), puis déshydraté progressivement dans des mélanges d'éthanol-butanol, et enfin inclus dans la paraffine à 56-58°C. Les sections sont effectuées à 5  $\mu$ m d'épaisseur et colorées par le vert de méthyle-pyronine ou le bleu de toluidine. Les microphotographies sont prises avec un photomicroscope ZEISS.

#### MISE EN PLACE DU MÉRISTÈME AXILLAIRE À L'ORIGINE DE LA BRANCHE LATÉRALE

Les branches latérales apparaissant très précocement, les observations sont effectuées sur des extrémités de tiges principales monopodiales en croissance.

Une section transversale montre une succession de trois feuilles assimilatrices d'une tige principale monopodiale (Pl. II, 1), la plus jeune feuille formée (Fn) étant au stade de primordium. Le méristème axillaire de la feuille la plus âgée (Fn-2) a déjà édifié ses trois pièces foliaires : la préfeuille et les deux feuilles assimilatrices. L'orientation des feuilles montre que cet article à deux feuilles assimilatrices est antidrome par rapport à la tige principale. Le méristème axillaire de la feuille Fn-1 a formé sa préfeuille et une seule feuille assimilatrice.

Sur une section longitudinale (Pl. II, 2), cet article qui constitue le départ de branche latérale a édifié la préfeuille dont le méristème axillaire est déjà mis en place, la première feuille assimilatrice qui est au stade d'ébauche et la deuxième feuille qui est au stade d'initium.

Les premiers stades d'apparition de la branche latérale sont décelables sur le flanc du méristème terminal de la tige principale, à l'aisselle de la plus jeune pièce foliaire qui est alors au stade d'ébauche (Pl. II, 3); les cellules des trois premières assises se divisent de façon anticline tandis que les assises plus profondes sont affectées de divisions obliques et périclines. Au-dessus de cette zone d'intense activité méristématique, des cellules peu chromophiles et ne présentant pas de traces de divisions récentes constituent le méristème d'attente. Au-delà de cette zone, sur le flanc opposé à l'ébauche foliaire, les cellules se divisent activement et préparent l'initiation de la feuille suivante

tandis que, au-dessous, un bourrelet cellulaire correspond à la surrection de la gaine de l'ébauche foliaire Fn par croissance torale.

Le massif cellulaire axillaire prolifère par des divisions qui sont anticlines dans les premières assises et à orientations variées dans les assises profondes (Pl. II, 4). A la périphérie de ce massif, dans les assises superficielles et profondes, des cellules plus ou moins écrasées rappellent une zone en écaille.

Puis, le territoire méristématique axillaire se structure en un méristème dont les flancs sont plus intensément colorés (Pl. II, 5); cependant, à ce stade, le dôme apical n'est pas encore décelable. Dans les couches profondes, on observe la mise en place des files cellulaires issues de l'activité du méristème médullaire. C'est à ce stade que sera initiée la préfeuille.

Ultérieurement, lorsque le méristème initie sa deuxième feuille assimilatrice (Pl. II, 6), la zonation en anneau initial et méristème d'attente est clairement visible et une importante moelle est mise en place par le méristème médullaire.

Dès leur mise en place, la préfeuille et les deux feuilles assimilatrices individualisent leur méristème axillaire. Le bourgeon axillaire situé à l'aisselle de la préfeuille reste en phase de repos, et s'il se développe ultérieurement, il ne pourra donner qu'une tige principale monopodiale et orthotrope comparable à la tige-mère; par contre, les méristèmes axillaires des deux feuilles assimilatrices se développent d'emblée pour former des tiges sympodiales plagiotropes constituées par un enchaînement linéaire d'articles monophylles.

#### ÉDIFICATION DE L'ARTICLE MONOPHYLLE

Une section transversale dans une tige latérale sympodiale portant une inflorescence montre la position de deux articles monophylles successifs (Pl. III, 1). Le premier article n'est représenté que par la feuille assimilatrice (Fn-1) et par le pédoncule de la jeune inflorescence (In-1). Le deuxième article est complet, sa cataphylle (cn) entoure les organes plus jeunes. La feuille (Fn) présente un angle phyllotaxique de l'ordre de 90° par rapport à la cataphylle et un angle de l'ordre de 120° par rapport à la feuille du premier article. Le méristème apical (In) de ce deuxième article est devenu inflorescentiel. Une section longitudinale montre l'article monophylle complet avec les méristèmes axillaires de la cataphylle et de la feuille assimilatrice qui se mettent en place (Pl. III, 2).

Une section longitudinale dans une extrémité de tige en croissance (Pl. III, 3) montre un article dont le méristème apical est au stade préfloral après avoir initié ses deux pièces foliaires; la feuille assimilatrice est au stade d'ébauche. Latéralement, du côté de cette feuille, des cloisonnements anticli-

nes affectent une partie de l'apex et s'étendent en profondeur jusqu'à la 2<sup>ème</sup> assise cellulaire, alors que dans les assises profondes, les cloisonnements sont essentiellement périclines; ce sont les premiers indices d'apparition d'une zone en écaille qui délimitera le futur bourgeon axillaire; ses cellules sont plus allongées et plus étroites que celles du reste du méristème. L'ensemble des cellules du méristème apical est fortement pyroninophile, le rapport nucléoplasmique est élevé, le dôme apical s'élargit par des cloisonnements anticlines dans les trois assises les plus externes. Ce méristème préfloral interrompra sa croissance à ce stade ou alors se développera en inflorescence. Au-dessous, on reconnaît les alignements des cellules médullaires largement vacuolisées qui sont issues de l'activité du méristème médullaire.

Ultérieurement, la zone méristématique située à l'aisselle de la feuille assimilatrice s'étend par de nombreuses divisions cellulaires à la fois dans les assises externes et profondes (Pl. III, 4). Les cloisonnements sont essentiellement anticlines dans les trois premières assises. Cette activité méristématique atteint les assises plus profondes par des cloisonnements périclines et obliques. Les orientations des divisions individualisent une zone en écaille qui reste cependant peu différenciée. Les quelques cellules ainsi isolées par la zone en écaille, juste à l'aisselle de l'ébauche foliaire, constituent les cellules-mères du futur relais. Le méristème apical est soulevé par des cloisonnements périclines dans l'assise sous-épidermique et les assises plus profondes; il évoluera probablement en inflorescence.

Au stade suivant (Pl. III, 5), une intense activité méristématique envahit le massif cellulaire directement situé à l'aisselle de l'ébauche foliaire; ce sont essentiellement les couches profondes (2<sup>ème</sup> à 5<sup>ème</sup> assises) qui prolifèrent par des cloisonnements périclines et obliques. Par ailleurs, le méristème apical présente des cloisonnements périclines dans sa 2<sup>ème</sup> assise, mais la faible étendue de ce méristème indique que son développement s'interrompra vraisemblablement à ce stade préfloral.

Les divisions cellulaires se poursuivent dans le massif axillaire qui augmente de volume mais reste uniformément actif, sans présenter de zonation. C'est à ce stade qu'il initie la cataphylle par des cloisonnements dans les 2<sup>ème</sup> et 3<sup>ème</sup> assises cellulaires (Pl. III, 6); cette préfeuille, adossée, apparaît à l'extrémité du massif méristématique axillaire sous le flanc du méristème apical inflorescentiel; les divisions cellulaires superficielles et profondes se poursuivent dans le massif cellulaire directement situé à l'aisselle de l'ébauche foliaire; ce massif donnera le méristème terminal du nouveau relais.

Lorsque la cataphylle est au stade de jeune primordium (Pl. IV, 1), le méristème terminal de ce nouveau relais se structure et le méristème médullaire se met en place par des cloisonnements périclines dans les assises profondes (4<sup>ème</sup> à 6<sup>ème</sup> assises). Le méristème apical préfloral, déjeté sur le côté est peu pyroninophile, il ne poursuivra pas sa croissance et se parenchymatise.

Lorsque la cataphylle est au stade de primordium âgé (Pl. IV, 2), le massif cellulaire du nouveau relais est structuré et forme le dôme caractéristique d'un méristème terminal: depuis l'aisselle de la cataphylle des cloisonnements anticlines, dans les assises superficielles, assurent l'extension du méristème terminal. L'activité méristématique est homogène dans ce jeune méristème terminal et aucune zonation caractéristique n'est encore visible; par contre, l'activité du méristème médullaire est intense et des files cellulaires périclines de la moelle sont mises en place. Ces cellules médullaires forment, avec les cellules latérales en divisions anticlines, une zone que nous homologuons à la «cambium like zone» de POPHAM et CHAN (1950).

La cataphylle atteint le stade de jeune ébauche, tandis que le méristème apical de l'article prépare l'initiation de sa feuille assimilatrice. Plusieurs territoires peuvent être mis en évidence (Pl. IV, 3).

— une zone apicale axiale faiblement pyroninophile comprenant 2 assises tunicales et quelques cellules du corpus. Cette zone correspond au méristème d'attente.

— du côté opposé à la cataphylle, sur le flanc de l'apex, les cellules sont fortement chromophiles; elles préparent, par des cloisonnements périclines sous-épidermiques, un territoire large et épais, le soubassement foliaire qui évoluera en feuille assimilatrice.

— au-dessous de ce soubassement, des cloisonnements anticlines dans les trois premières assises montrent le début d'élongation de l'entre-nœud séparant la cataphylle et la feuille assimilatrice d'un même article.

— du côté opposé au soubassement foliaire, à l'aisselle de la cataphylle, des cloisonnements anticlines affectant une légère partie de l'apex et s'étendant en profondeur sur trois assises cellulaires constituent les premiers indices de l'apparition de la zone en écaille de son futur bourgeon axillaire.

La cataphylle et la feuille assimilatrice initiées par le nouveau relais poursuivent leur développement; la cataphylle atteint le stade d'ébauche, tandis que la feuille assimilatrice est encore au stade de primordium (Pl. IV, 4). A l'aisselle de la cataphylle, les cloisonnements anticlines, déjà amorcés dans les assises superficielles, s'étendent en profondeur où ils sont essentiellement périclines et obliques; ces différentes orientations individualisent la zone en écaille, nettement visible, de son bourgeon axillaire.

Une section au même stade que le précédent, mais dans une zone de l'apex non occupée par l'initiation du bourgeon axillaire de la cataphylle, montre, du côté de cette cataphylle, la croissance intercalaire responsable de l'élongation de l'entre-nœud qui sépare la cataphylle et la feuille assimilatrice d'un même article (Pl. IV, 5).

## MISE EN PLACE DU BOURGEON ENTRANT EN PHASE DE LATENCE

Ce méristème axillaire donne un bourgeon qui entre en phase de latence après avoir formé un nombre réduit de pièces foliaires : une succession de deux articles monophylles dont l'inflorescence ne se développe pas. Une dissection de nombreux bourgeons axillaires montre, dans la plupart des cas, une nécrose du limbe de la feuille assimilatrice, au moins pour le premier article. Ultérieurement, si ce bourgeon se développe, il constitue le départ d'une tige latérale nouvelle formée par un enchaînement linéaire d'articles monophylles tout comme la tige dont il est issu.

Nous avons vu (Pl. IV, 3) que les premiers indices d'apparition du bourgeon axillaire de la cataphylle se manifestent lorsque celle-ci est au stade de jeune ébauche et que la feuille assimilatrice d'un même article est encore au stade de primordium. Les orientations des cloisonnements, anticlines dans les assises superficielles, périclines et obliques dans les assises profondes, individualisent la zone en écaille du futur méristème; ce dernier ne sera mis en place que lorsque l'entre-nœud séparant cataphylle et feuille assimilatrice est établi par croissance intercalaire. Ce bourgeon s'individualise donc à la base du segment foliaire, loin du méristème apical.

Les divisions anticlines, déjà amorcées, se poursuivent dans les assises externes; elles sont périclines et obliques dans les assises profondes. Les orientations de ces divisions individualisent une zone en écaille nettement visible qui isole un initium gemmaire réduit (Pl. V, 1).

Ultérieurement (Pl. V, 2), des cloisonnements anticlines affectant les trois assises externes entraînent un élargissement du massif cellulaire isolé par la zone en écaille.

Les cloisonnements anticlines se poursuivent et affectent toujours les trois premières assises cellulaires alors que les couches profondes, 4<sup>ème</sup> et 5<sup>ème</sup> assises, se recloisonnent en tous sens, mettant en place un massif cellulaire important (Pl. V, 3). La zone en écaille se distingue encore à la périphérie mais tend à disparaître par écrasement de ses cellules.

Tandis que les cloisonnements anticlines affectaient trois assises au stade précédent, ils sont localisés maintenant dans les deux assises externes (Pl. V, 4); dans les assises profondes, les cloisonnements sont surtout périclines; le massif cellulaire, mis en place par les divisions successives, entraîne la surrection du primordium gemmaire qui augmente l'élargissement de la zone située entre l'insertion de la cataphylle et la tige.

A partir de ce moment, le primordium gemmaire continue son édification par l'activité cellulaire superficielle et profonde (Pl. V, 5). Les couches profondes (7<sup>ème</sup> à 10<sup>ème</sup> assises) deviennent actives et sont surtout affectées par des cloisonnements périclines qui correspondent à la mise en place du méris-

tème médullaire. C'est à partir de ce territoire cellulaire homogène, et fortement méristématique, que la cataphylle sera initiée. Les organes suivants seront mis en place suivant un processus comparable à celui décrit pour le méristème axillaire de la feuille assimilatrice.

## PARENCHYMATISATION DU MÉRISTÈME APICAL D'UN ARTICLE

Chez *P. unguiculatum*, il arrive fréquemment que le méristème apical d'un article n'évolue pas en inflorescence fonctionnelle. À l'échelle microscopique, nous remarquons que ce méristème se parenchymatise alors qu'il atteint le stade préfloral.

Dans un premier stade (Pl. V, 6), l'apex préfloral est régulièrement bombé et l'ensemble des cellules encore pyroninophile. Quelques cloisonnements périclines sous-épidermiques témoignent encore de son activité. Des cloisonnements anticlines dans les trois assises externes contribuent à son élargissement. Ces cellules présentent un rapport nucléoplasmique élevé et un vacuome réduit. Les files cellulaires du méristème médullaire sont régulièrement ordonnées; on observe également les files de cellules procambiales.

Dans un stade ultime de parenchymatisation (Pl. V, 7), l'ensemble est peu chromophile, les cellules sont devenues volumineuses, le rapport nucléoplasmique faible, les vacuoles importantes et les parois pecto-cellulosiques se sont épaissies.

## DISCUSSION

Chez cette espèce, comme c'est la règle générale dans le genre *Piper*, chaque pièce foliaire axille donc un méristème unique qui se développe de façon immédiate ou entre en phase de latence suivant les cas. Tous les méristèmes à développement immédiat sont axillés par des feuilles assimilatrices, que ce soit sur la tige principale monopodiale ou sur les tiges latérales sympodiales, alors que les méristèmes évoluant en bourgeon latent sont axillés par les cataphylles des tiges latérales. Les bourgeons latents sont donc directement liés à une croissance sympodiale. Ces bourgeons se développent en cas de destruction de l'extrémité des tiges ou spontanément, mais de façon non prévisible, sur des tiges âgées (réitération au sens de HALLÉ, OLDEMAN et TOMLINSON, 1978). Bien qu'étant tous des bourgeons axillaires de préfeuilles d'articles de sympode, ils donneront des tiges dont le mode de croissance correspond à celui de la tige sur laquelle ils sont insérés: le bourgeon axillaire du premier article de la branche latérale, directement inséré sur la tige principale monopodiale, ne pourra donner qu'une autre tige principale monopodiale alors qu'un

bourgeon d'article monophylle de tige plagiotrope ne pourra donner qu'une autre tige plagiotrope sympodiale. Ainsi, ces bourgeons axillaires sont comparables d'un point de vue morphologique et ontogénique et leur devenir est directement soumis à des corrélations avec la tige-mère. Chez *Philodendron linnaei*, le même phénomène se produit car une tige sympodiale à feuilles assimilatrices réitère une autre tige comparable alors qu'un flagelle monopodial à cataphylles réitère un nouveau flagelle (BLANC, 1980). Chez *P. unguiculatum*, les seuls bourgeons latents qui se développent de façon prévisible sont ceux situés au niveau du collet de la plante et qui redonnent des tiges principales monopodiales.

Les premiers stades d'apparition des méristèmes, qu'ils se développent de façon immédiate ou qu'ils donnent un bourgeon latent, sont comparables: sur le flanc du méristème apical, sous l'anneau initial, des divisions cellulaires anticlines affectent les trois premières assises cellulaires. Dans le cas du bourgeon latent, les cellules se divisent également de façon précoce dans les couches profondes et leur orientation individualise une zone en écaille nette. Par contre, cette zone en écaille est beaucoup plus fugace et moins nettement délimitée dans le cas du relais de croissance à développement immédiat. Ultérieurement, des cloisonnements périclines et obliques dans les assises profondes mettent en place le matériel cellulaire qui évoluera en méristème structuré.

Ainsi, pour chaque article monophylle de *P. unguiculatum*, l'aisselle de chacune des deux pièces foliaires est fertile et donne un méristème axillaire dont le devenir est différent. La mise en place de ces méristèmes implique donc le fonctionnement successif de deux zones différentes du méristème apical de l'article. Les *Araceae* à articles monophylles, comme la plupart des espèces du genre *Philodendron*, présentent également des articles à une cataphylle, une feuille assimilatrice, une inflorescence terminale, un méristème axillaire à développement immédiat et un bourgeon latent; mais ces méristèmes axillaires ont une origine différente de ceux de *Piper*: chez ces *Araceae*, l'aisselle de la feuille assimilatrice est vide et un double phénomène de ramification intervient à l'aisselle de la cataphylle: un premier méristème se développe immédiatement pour donner un nouvel article et un second méristème apparaît précocement sur le flanc du premier et donne un bourgeon latent (cf. BLANC, 1977); ainsi, chez *Philodendron*, le relais apparaît dans la zone du méristème apical située à l'opposé de la dernière pièce foliaire initiée alors que chez *Piper* le relais apparaît juste au-dessus de la dernière pièce foliaire formée; l'activité organogène du méristème apical n'occupe donc pas le même secteur dans les deux genres; ainsi, chez *Piper* et chez *Philodendron*, deux modes de fonctionnement différents mettent en place les mêmes organes.

Chez *Mirabilis jalapa* (*Nyctaginaceae*), CHAMPAGNAT et LAURENT (1956), puis WIBAUT (1965) montrent qu'un développement sympodial comparable est mis en place chez les plantes jeunes: chaque article forme deux

feuilles assimilatrices puis son méristème apical avorte, le relais étant pris par un des méristèmes axillaires dont le développement est immédiat alors que l'autre donne un bourgeon latent. Cette alternance de méristèmes, à développement immédiat, ou retardé, est directement liée à une croissance sympodiale dont le nombre de pièces foliaires est constant et faible pour chaque article. L'étude ontogénique des *Piperales* montre que *Saururus cernuus* (*Saururaceae*) présente également une croissance sympodiale et que le méristème axillaire de la feuille précédant l'inflorescence se développe de façon immédiate pour donner un relais de croissance (TUCKER, 1979). Chez *Piper unguiculatum* le méristème apical de chaque article se développe en inflorescence fonctionnelle ou, plus fréquemment, se parenchymatise comme PRÉVOST (1972) l'observe chez *Tabernaemontana crassa* (*Apocynaceae*) en phase végétative.

## BIBLIOGRAPHIE

- BLANC (P.), 1977. — Contribution à l'étude des Aracées. II. Remarques sur la croissance sympodiale chez l'*Anthurium scandens* Engl., le *Philodendron speciosum* Schot., le *Philodendron fluzlii* Engl. *Rev. gén. Bot.*, 84: 319-331.
- BLANC (P.), 1978. — Aspects de la ramification chez des Aracées tropicales. Thèse de 3ème cycle, Université Paris VI, 83 p. (multigrph.).
- BLANC (P.), 1980. — Observations sur les flagelles des *Araceae*. *Adansonia*, sér. 2, 20: 325-338.
- CHAMPAGNAT (M.) et LAURENT (E.), 1956. — Recherches morphologiques sur la ramification de *Mirabilis jalapa* L. *Rev. gén. Bot.*, 63: 181-192.
- CHIBBER (H.M.), 1912. — The morphology and histology of *Piper betle* Linn. *Bot. J. Linn. Soc.*, 41: 357-383.
- HALLÉ (F.), OLDEMAN (R.A.A.) et TOMLINSON (P.B.), 1978. — Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer édit.
- MASSART (J.), 1923. — Recherches expérimentales sur la spécialisation et l'orientation des tiges dorsiventrals. *Mém. Acad. Roy. Sc., Let. et Beaux-Arts de Belgique*, 5: 1-55.
- POPHAM (R.A.) et CHAN (A.P.), 1950. — Zonation in the vegetative stem tip of *Chrysanthemum morifolium* Bailey. *Amer. J. Bot.*, 37: 476-484.
- PRÉVOST (M.F.), 1972. — Ramification en phase végétative chez *Tabernaemontana crassa* Benth. (Apocynacées). *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 12, 13: 119-128.
- ROUSSEAU (D.), 1927. — Contribution à l'anatomie comparée des Pipéracées. *Mém. Acad. Roy. Sc. Belgique, Cl. Sc.*, 8ème, 2, 9: 1-45.
- TOMLINSON (P.B.), 1979. — Juvénilité et néoténie chez les Monocotylédones. *Bull. Soc. bot. France*, 3: 227-232.
- TUCKER (S.C.), 1979. — Ontogeny of the inflorescence of *Saururus cernuus* (*Saururaceae*). *Amer. J. Bot.*, 66: 227-236.
- WIBAUT (C.), 1965. — Ontogenèse des organes végétatifs et reproducteurs du *Mirabilis jalapa* L. (*Nyctaginacées*). *Rev. Cytol. Biol. vég.*, 28, 43-146.

## PLANCHE I

*Piper unguiculatum* Ruiz et Pav.

Fig. 1. — Port général de la plante.

Fig. 2. — Tiges de plus en plus vigoureuses issues du collet: le diamètre des tiges, ainsi que la taille des entre-nœuds augmentent.

Fig. 3. — Développement immédiat de la tige axillaire dès sa séparation du bourgeon terminal, la cataphylle et une jeune feuille sont déjà formées; noter le détachement de la gaine de la feuille assimilatrice axillante.

Fig. 4. — Branche latérale plagiotrope formant une fourche; chaque tige de cette fourche est constituée par un enchaînement linéaire d'articles monophylles dont les inflorescences ne se développent pas.

Fig. 5. — Inflorescences apparaissant indifféremment sur les tiges latérales d'ordre 2 ou d'ordre 3.

## PLANCHE II

Sections dans le méristème axillaire à l'origine de la branche latérale (fixation: F.A.A.; coloration: vert de méthyle-pyronine).

*Abréviations:* ai: anneau initial; C: cataphylle à valeur de préfeuille; F: feuille assimilatrice; g: gaine; ma: méristème d'attente; max: méristème axillaire à l'origine de la branche latérale; mm: méristème médullaire; mt: méristème terminal; sf: soubassement foliaire; ze: zone en écaille.

Les pièces foliaires qui se succèdent le long d'une tige sont numérotées de n à n-x (n étant la plus jeune); les deux feuilles assimilatrices du premier article de la branche latérale sont numérotées 1 et 2 (1 étant la plus âgée).

Fig. 1. — Section transversale dans une extrémité de tige principale montrant une succession de trois feuilles assimilatrices: Fn-2, Fn-1 et Fn. Le méristème axillaire de la feuille Fn-2 a édifié le premier article de la branche latérale à une préfeuille et deux feuilles assimilatrices; le méristème axillaire de Fn-1 n'a encore formé que sa préfeuille.

Fig. 2. — Le premier article de la branche latérale, en section longitudinale; sa deuxième feuille est au stade de primordium alors que le bourgeon axillaire de la préfeuille est déjà mis en place.

Fig. 3. — Extrémité de tige principale monopodiale en croissance; le méristème terminal comprend plusieurs territoires histologiquement distincts: à l'aisselle de l'ébauche foliaire Fn, une zone en écaille, à la base de l'anneau initial, puis le méristème d'attente réduit à quelques cellules, puis le soubassement foliaire de feuille suivante, et enfin le bourrelet cellulaire correspondant à la gaine de l'ébauche foliaire Fn.

Fig. 4. — Massif axillaire uniformément actif proliférant par de nombreuses divisions cellulaires; la zone en écaille reste peu apparente.

Fig. 5. — Massif cellulaire axillaire structuré en méristème végétatif; le méristème médullaire se met en place.

Fig. 6. — Méristème végétatif structuré présentant une zonation caractéristique; méristème d'attente, anneau initial et méristème médullaire; l'anneau initial a initié la deuxième feuille assimilatrice F2 qui est au stade de primordium; les files péricleines de cellules médullaires sont visibles.

## PLANCHE III

Édification de l'article monophylle; section transversale (Fig. 1); sections longitudinales (Fig. 2 à 6); (fixation F.A.A.).

*Abréviations:* ca: cloisonnements anticlines; co: cloisonnements obliques; cp: cloisonnements péricleines; Cn: cataphylle la plus jeune; Fn: feuille la plus jeune; gFn: gaine de la feuille la plus jeune; In: inflorescence la plus jeune; mI: méristème inflorescentiel; mr: méristème axillaire donnant le nouveau relais de croissance.

Fig. 1. — Section transversale dans une tige latérale sympodiale montrant la succession de deux articles monophylles; le deuxième article est complet, sa cataphylle entoure les organes plus jeunes; feuille assimilatrice et inflorescence (vert de méthyle-pyronine).

Fig. 2. — Un article monophylle complet en section longitudinale; le méristème terminal est au stade préfloral; les bourgeons axillaires de la feuille assimilatrice, au stade d'ébauche, et de la cataphylle sont mis en place (vert de méthyle-pyronine).

Fig. 3. — Extrémité de tige latérale en croissance montrant l'apex préfloral entouré de sa dernière pièce foliaire, la feuille assimilatrice avec sa gaine. A l'aisselle de cette feuille, des cloisonnements anticlines dans les assises superficielles, péricleines et obliques dans les assises profondes constituent les premiers indices de l'apparition de son futur méristème axillaire (vert de méthyle-pyronine).

Fig. 4. — Les cloisonnements à l'aisselle de la feuille assimilatrice isolent un massif cellulaire encore réduit, le méristème terminal évoluera probablement en inflorescence (bleu de toluidine).

Fig. 5. — Le massif cellulaire axillaire prolifère par de nombreux cloisonnements et reste uniformément actif. La faible extension du méristème terminal préfloral indique son arrêt de fonctionnement à ce stade (bleu de toluidine).

Fig. 6. — Initiation de la cataphylle à partir du massif axillaire non structuré. Dans les assises profondes, les divisions cellulaires se poursuivent dans ce massif qui donnera le méristème terminal du nouveau relais (bleu de toluidine).

## PLANCHE IV

Édification de l'article monophylle — suite de la planche III — (fixation F.A.A.).

*Abréviations:* ca: cloisonnements anticlines; clz: «cambium like zone»; Cn: cataphylle la plus jeune; Fn: feuille assimilatrice la plus jeune; ma: méristème d'attente; mI: méristème inflorescentiel; mm: méristème médullaire; mr: méristème axillaire donnant le nouveau relais de croissance.

Fig. 1. — La cataphylle est au stade de jeune primordium; le reste du massif cellulaire prolifère toujours par de nombreuses divisions cellulaires; à ce stade, apparaissent dans les assises profondes les premiers éléments du méristème médullaire. Le méristème préfloral de l'article précédent, déjeté sur le côté, est faiblement chromophile; il interrompra son activité à ce stade; au-dessous, le bourrelet cellulaire correspond à la gaine de la feuille axillante (vert de méthyle-pyronine).

Fig. 2. — La cataphylle est au stade de primordium âgé, le massif cellulaire axillaire s'est structuré et présente le dôme caractéristique d'un méristème terminal. Les files cellulaires médullaires forment avec les cellules latérales en divisions anticlines une zone rappelant la «cambium like zone» de POPHAM et CHAN (vert de méthyle-pyronine).

Fig. 3. — Section tangentielle passant par la cataphylle au stade de jeune ébauche et montrant le méristème terminal structuré; le méristème d'attente est faiblement chromophile; dans les zones latérales apparaît le soubassement foliaire de la future feuille visible de part et d'autre

de la zone du méristème d'attente; directement à l'aisselle de la cataphylle, quelques cloisonnements anticlines constituent les premières traces de l'apparition de son bourgeon axillaire (vert de méthyle-pyronine).

Fig. 4. — La feuille assimilatrice est au stade de primordium; à l'aisselle de la cataphylle, l'orientation des cloisonnements individualise une zone en écaille (vert de méthyle-pyronine).

Fig. 5. — Zone de l'apex non occupée par l'initiation du bourgeon axillaire de la cataphylle, au même stade que dans la figure précédente: du côté de la cataphylle, les files cellulaires anticlines sont responsables de l'élongation de l'entre-nœud situé entre la cataphylle et la feuille assimilatrice du même article (bleu de toluidine).

#### PLANCHE V

Mise en place du bourgeon axillaire (1 à 5), et parenchymatisation du méristème terminal d'un article (6-7); sections longitudinales (fixation: F.A.A.; coloration: vert de méthyle-pyronine).

*Abréviations:* bl: bourgeon axillaire entrant en phase de latence; Cn: cataphylle la plus jeune; pc: procambium; mm: méristème médullaire; T: tige; ze: zone en écaille.

Fig. 1. — A l'aisselle de la cataphylle qui est au stade d'ébauche, la zone en écaille est nettement apparente et isole un initium gemmaire réduit mais fortement chromophile.

Fig. 2. — Massif cellulaire axillaire proliférant par de nombreuses divisions cellulaires qui entraînent son élargissement.

Fig. 3. — Les cloisonnements se poursuivent dans le massif cellulaire axillaire; sa prolifération élargit la zone située entre l'insertion de la cataphylle et la tige.

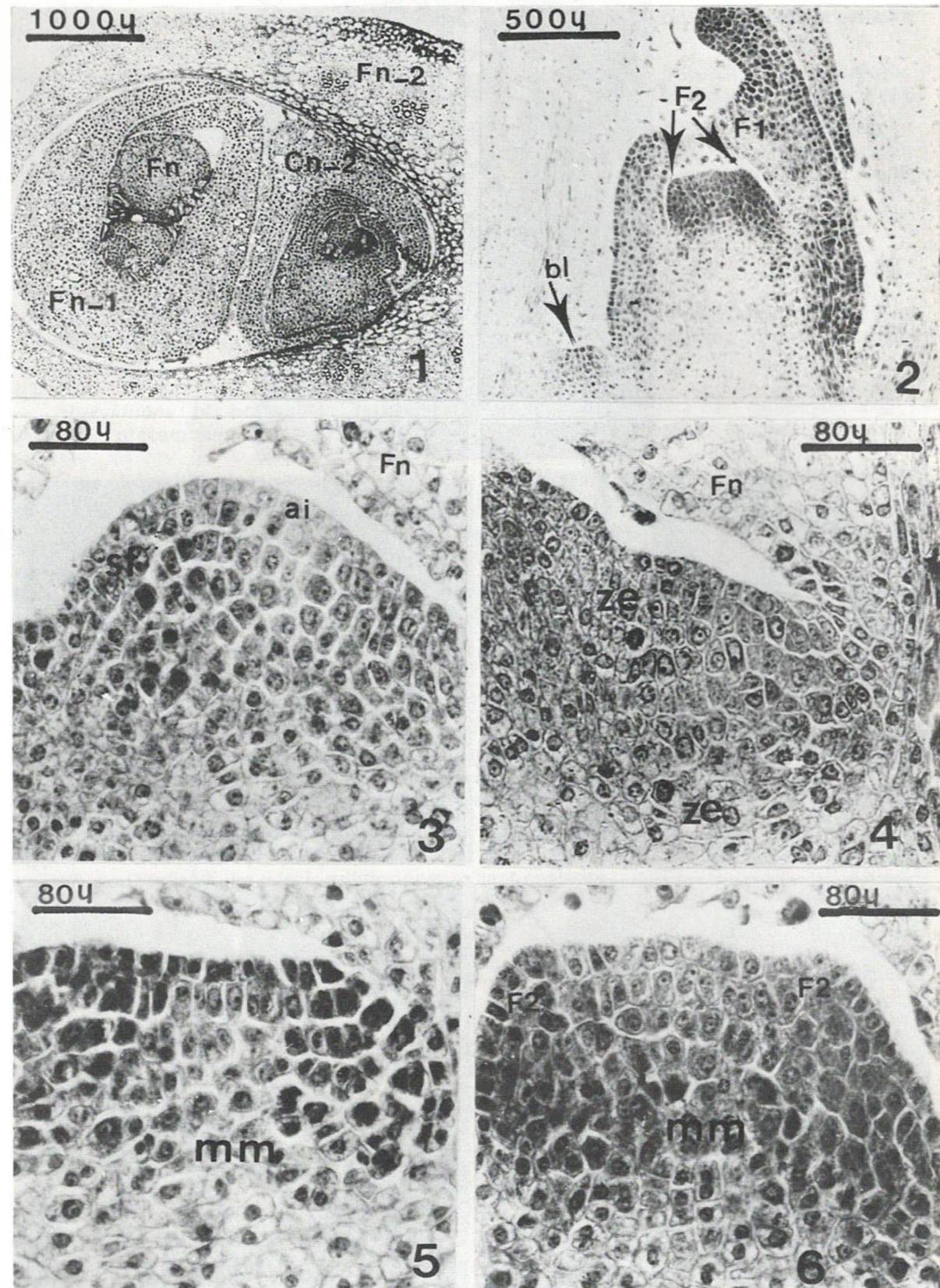
Fig. 4. — Surrection du primordium gemmaire; les cellules de la zone en écaille plus ou moins écrasées restent cependant visibles à sa périphérie.

Fig. 5. — Primordium gemmaire fortement méristématique mais uniformément actif poursuivant son édification. Dans les assises profondes, mise en place du méristème médullaire.

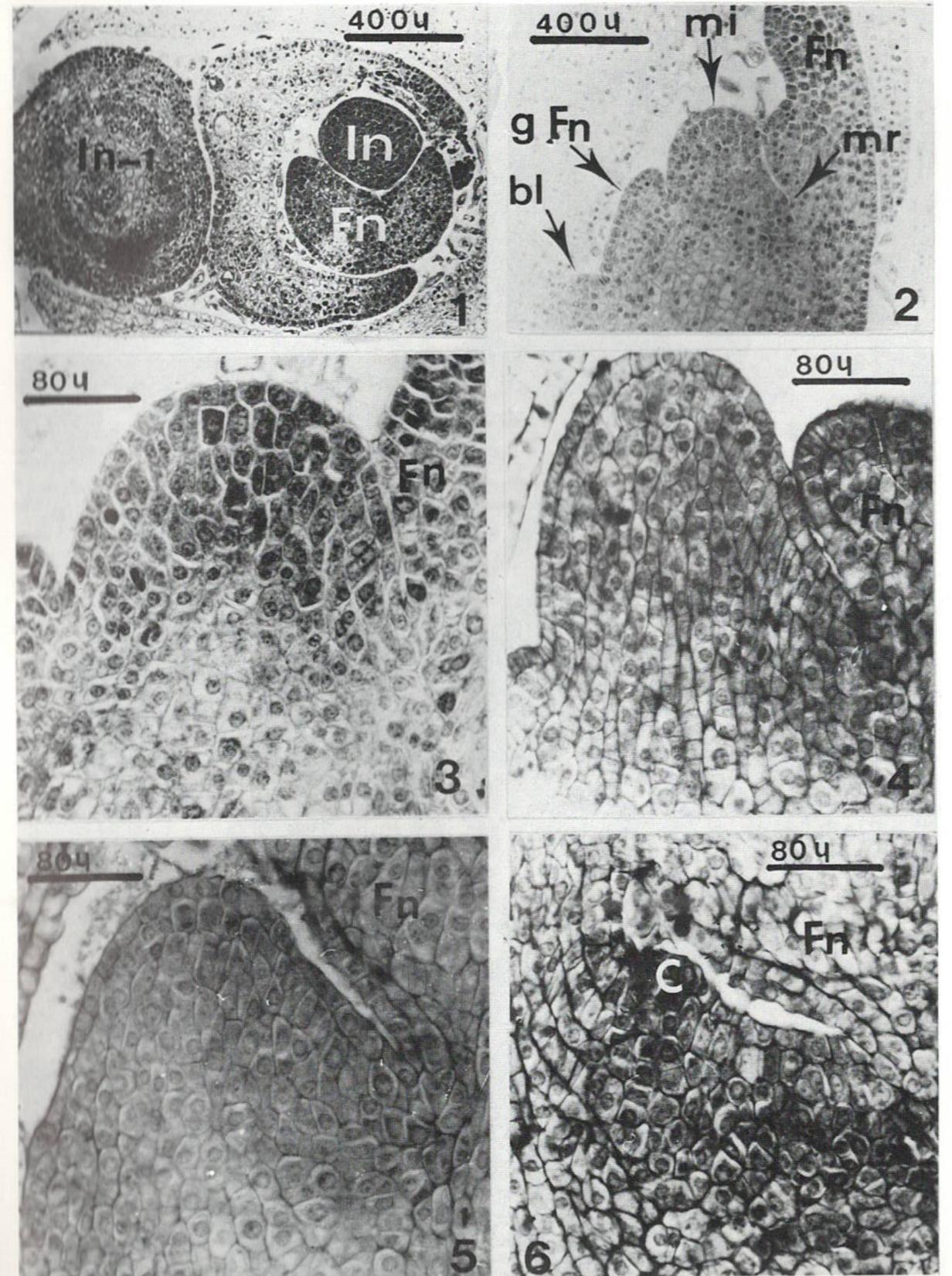
Fig. 6. — Début de parenchymatisation d'un méristème terminal préfloral: quelques cloisonnements périclines dans les assises superficielles témoignent encore de son activité; dans les assises profondes, les files périclines du méristème médullaire et les files cellulaires du procambium sont visibles.

Fig. 7. — Stade ultime de parenchymatisation; les cellules sont devenues volumineuses fortement vacuolisées, les parois cellulosesiques se sont épaissies.

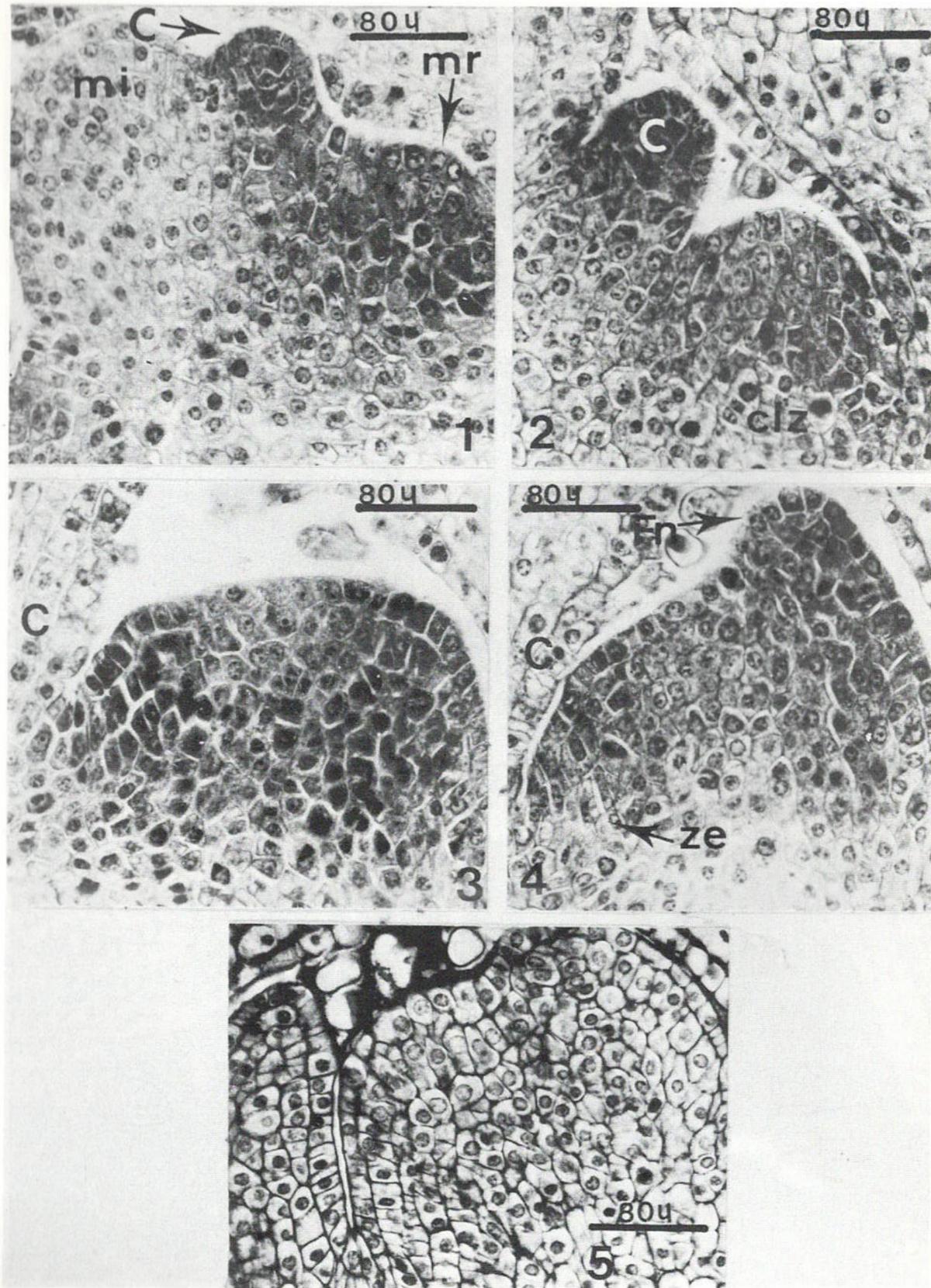




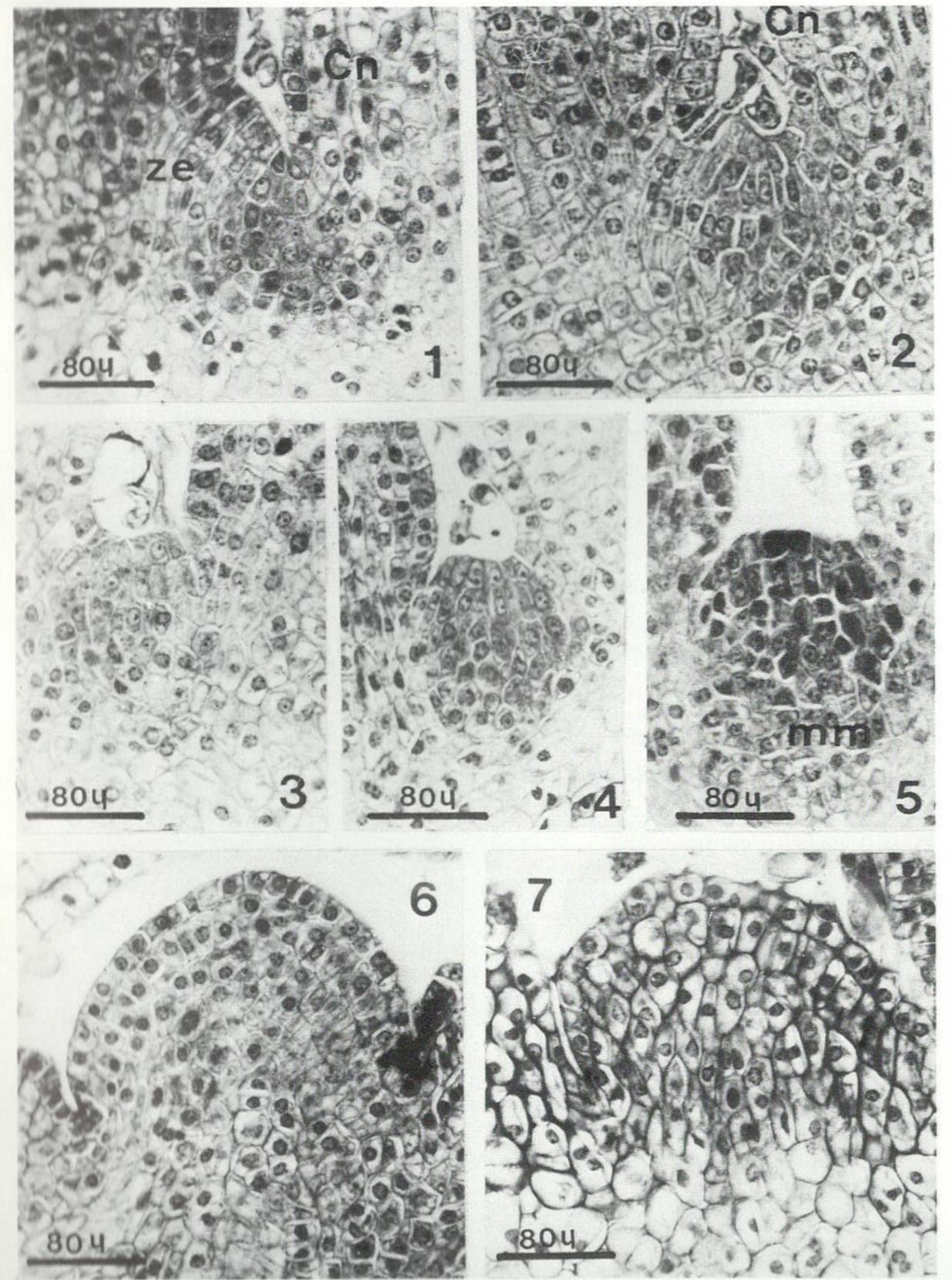
Pl. II



Pl. III



Pl. IV



Pl. V