Rev gén. Bot., 1977, *84*, 319-331

Contribution à l'étude des Aracées. II. Remarques sur la croissance sympodiale chez l'Anthurium scandens Engl., le Philodendron fenzlii Engl. et le Philodendron speciosum Schott.

par

Patrick BLANC

Laboratoire de Botanique tropicale,
Equipe de recherche : Structures foliaires des plantes tropicales,
U.E.R. 59 — Université Pierre et Marie Curie (PARIS VI)
1, rue Guy de la Brosse — 75005 - PARIS.

Résumé. — Chez des Aracées à port dressé ou lianescent la phase sympodiale, correspondant au stade reproducteur, est caractérisée par la formation d'une succession d'articles possédant un nombre déterminé de pièces foliaires. Dans les genres étudiés, à l'aisselle de l'avant dernière pièce foliaire de chaque article, deux bourgeons axillaires sont formés : un premier bourgeon apparaît en continuité avec le méristème apical et donne un nouvel article sans entrer en phase de repos, alors qu'un second bourgeon, adventif, apparaît ultérieurement et entre en phase de repos. Les caractéristiques de la phase monopodiale et de la phase sympodiale sont dégagées.

Summary. — We have studied some erect or climbing Aroïds. The sympodial stage corresponds to the reproductive stage ; it is characterized by the succession of articles. These articles have a definite number of leaves. Two buds are successively produced in the axil of the last but one leaf of each article : a former bud appears in continuity with the apical meristem and it gives a new article without resting ; at a later period a second bud is produced ; this latter bud is adventitious and gives a resting bud. The characteristics of the monopodial and sympodial stages are stated.

A la suite d'observations morphologiques sur les Aracées à port dressé ou lianescent, différents auteurs ont mis en évidence dès le siècle dernier une croissance sympodiale (IRMISCH, 1874 ; ENGLER, 1876).

Chaque article (1) du sympode, après avoir produit un certain nombre de pièces foliaires, forme une inflorescence terminale dont la base est entourée par les bords de la gaine de la dernière feuille à limbe développé (IRMISCH, 1874 ; ENGLER, 1876 ; RÜTER, 1918 ; GOEBEL, 1931 ; TROLL, 1937 ; RITTERBUSCH, 1971). Le bourgeon axillaire unique de l'avant-dernière pièce foliaire de l'article prend le relais pour assurer la croissance de la tige qui est donc un axe sympodial monochasial (IRMISCH, 1874 ; ENGLER, 1876 ; RITTERBUSCH, 1971) ; cette pièce foliaire peut posséder un limbe développé (cas habituel dans la sous-famille des Monsteroïdées) ou être réduite à une cataphylle (*Philodendron, Anthurium*).

Dans le genre *Philodendron,* en ce qui concerne le nombre de pièces foliaires, chaque article produit une cataphylle à valeur de préfeuille et une feuille possédant une gaine réduite mais un pétiole et un limbe développés ; la cataphylle et la feuille complète sont séparées par un entre-nœud réduit, alors que la feuille complète et la cataphylle de l'article suivant sont séparées par un entre-nœud développé (IRMISCH, 1874 ; ENGLER, 1876 ; RITTERBUSCH, 1971).

Dans le genre *Anthurium*, chaque article produit deux cataphylles, dont la première a une valeur de préfeuille, et une feuille complète ; les cataphylles et la feuille complète sont séparées par des entre-nœuds développés alors que la feuille complète et la préfeuille de l'article suivant sont séparées par un entre-nœud réduit (ENGLER, 1876).

Chez *Anthurium*, comme chez *Philodendron*, chaque article produit donc un nombre déterminé de pièces foliaires.

Pour conclure à une croissance sympodiale, les différents auteurs se sont basés uniquement, à notre connaissance, sur des observations de morphologie externe, des dissections d'apex et des sections transversales. En fait, suivant ces critères, il est difficile de savoir si l'inflorescence est réellement terminale ; il pourrait en effet se produire, comme l'a observé PREVOST (1972) chez le *Tabernaemontana crassa* Benth., un arrêt de croissance du méristème apical suivi de sa parenchymatisation ; les inflorescences seraient ainsi des productions axillaires de la dernière feuille formée. En fait, seules des sections longitudinales dans un apex peuvent permettre de suivre l'évolution du méristème apical et l'origine de chaque nouvel article sympodial. Dans cet esprit, nous nous proposons, à l'aide de sections longitudinales et transversales, d'essayer de mettre en évidence les différents types de bourgeons axillaires et leur devenir.

(1) Nous adoptons pour le terme «article» la définition de HALLÉ et OLDEMAN (1970) : «Un article est un axe dont le méristème édificateur parcourt la totalité de la séquence de différenciation propre à l'espèce considérée, depuis son origine jusqu'à la sexualité».

Pour simplifier les descriptions, à côté du terme «cataphylle», nous désignerons par «feuille» l'unique pièce foliaire complète (avec gaine réduite, pétiole et limbe développés).

I. — MATERIEL ET METHODES

Les espèces étudiées proviennent des serres du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et des collections privées de M. MARNIER-LAPOSTOLLE † à Saint-Jean-Cap-Ferrat. Le matériel destiné à l'observation microscopique a été fixé dans 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 μm d'épaisseur et colorées par le vert de méthyle-pyronine.

II. — OBSERVATIONS

A. — TRANSITION ENTRE LA PHASE MONOPODIALE ET LA PHASE SYMPODIALE.

Consécutivement à une destruction de l'extrémité de la tige chez le *Philodendron fenzlii*, on observe une croissance monopodiale sur un axe ayant pour origine la reprise d'activité d'un bourgeon axillaire en phase de repos (BLANC, 1977). A la suite des premières pièces foliaires réduites à des écailles, trois à cinq feuilles sont produites avec un angle phyllotaxique de l'ordre de 120°, séparées entre elles par un entre-nœud développé, puis apparaissent deux feuilles opposées séparées entre elles par un entre-nœud réduit ; la gaine réduite de la dernière feuille entoure une inflorescence précocement nécrosée.

Ainsi, sur une section transversale dans un bourgeon axillaire en croissance (Fig. 1) les feuilles Fn-3 et Fn-2 font entre elles un angle de l'ordre de 120°, les feuilles Fn-2 et Fn-1 sont opposées et correspondent aux dernières feuilles produites par ce premier article. La pièce foliaire Fn, de même orientation que la feuille Fn-1, est opposée à la feuille Fn-2. L'orientation de la pièce foliaire Fn ainsi que la position du méristème M2 suggèrent qu'il s'agit vraisemblablement du bourgeon axillaire de la feuille Fn-2.

Nous voyons donc là les différents stades du passage d'une croissance monopodiale à une croissance sympodiale : jusqu'à la feuille Fn-2, la croissance est monopodiale (feuilles à limbe et gaine développés, angle phyllotaxique de l'ordre de 120°, entre-nœuds développés), les feuilles Fn-2 et Fn-1 indiquent la fin de la croissance monopodiale (feuilles à limbe développé et gaine développée pour Fn-2 mais réduite pour Fn-1, position opposée, entre-nœud réduit). Puis la phase sympodiale apparaît avec une succession d'articles réduits à deux pièces foliaires.

Une section transversale dans un apex du *Philodendron speciosum* en phase sympodiale (Fig. 2) montre la disposition et la succession des diverses pièces foliaires : une cataphylle de rang n-3 entoure les plus jeunes feuilles et l'apex ; en position opposée, la feuille Fn-2 entoure par sa gaine réduite un méristème M1 (qui évoluera en inflorescence) ; puis, avec la même orientation que la feuille Fn-2, une cataphylle de rang n-1, opposée à la cataphylle de rang n-3, entoure une ébauche foliaire Fn.

Fig. 1 - 6. — Représentation schématique de quelques aspects du développement chez *Philodendron* en phase sympodiale. L'intensité du pointillé est proportionnelle à l'activité méristématique des cellules. Fig. 1 : *Philodendron fenzlii* Engl., Fig. 2-6 : *Philodendron speciosum* Schott.

Abréviations. — C : cataphylle ; F : feuille ; M : méristème ; M1 : méristème terminal d'un article ayant atteint le stade reproducteur ; M2 : méristème axillaire végétatif d'un nouvel article, issu du flanc de M1 ; pm : primordium gemmaire ; ze : zone en écaille.

Fig. 1. — Section transversale dans un apex montrant la transition entre la phase monopodiale et la phase sympodiale : à la suite de la reprise d'activité d'un bourgeon axillaire en phase de repos, les feuilles Fn-3 et Fn-2 indiquent la fin de la croissance monopodiale (angle phyllotaxique de l'ordre de 120°). Fn-1 représente la dernière feuille de ce premier article et le méristème M1 évoluera en inflorescence. A l'aisselle de Fn-2, le méristème M2 vient de former la préfeuille du nouvel article.

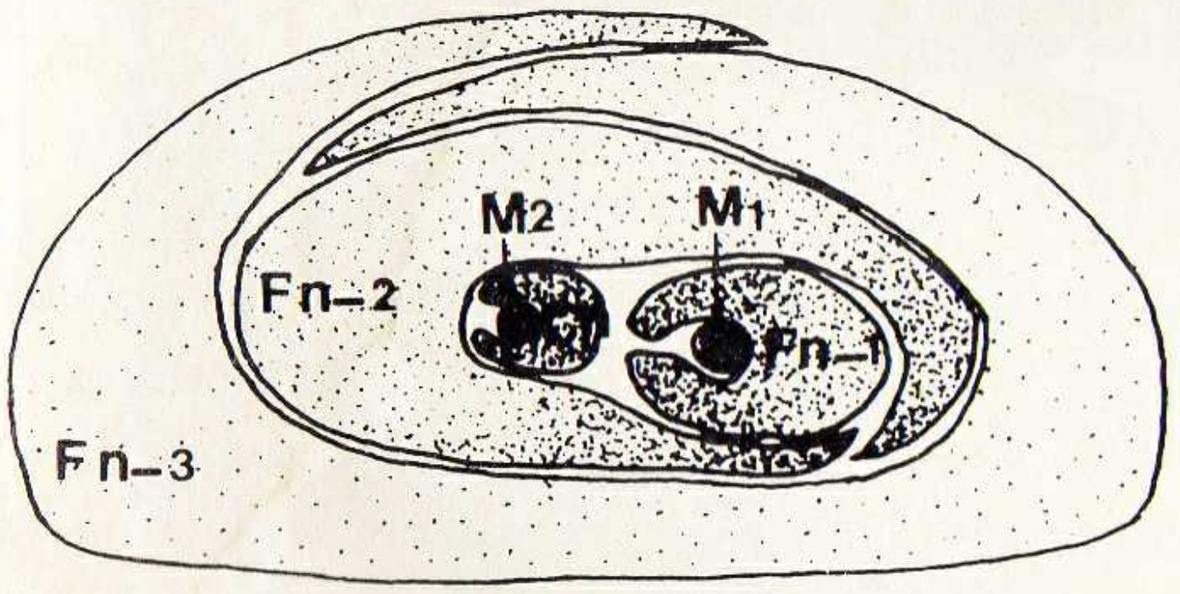
Fig. 2. — Section transversale dans un apex. On observe une succession de cataphylles et de feuilles. La cataphylle de rang n-3 entoure les plus jeunes feuilles et l'apex. La feuille Fn-2, opposée à la cataphylle de rang n-3, entoure par sa gaine réduite le méristème M1 qui évoluera en inflorescence. Le méristème M2 axillé par la cataphylle de rang n-3, a formé la cataphylle et l'ébauche de la feuille du nouvel article.

Fig. 3. — Section longitudinale dans un apex. A l'aisselle de la cataphylle de rang n-1, un massif cellulaire M2 est isolé du reste du méristème apical (M1) par une zone en écaille. Ce méristème M2 est à l'origine du nouvel article.

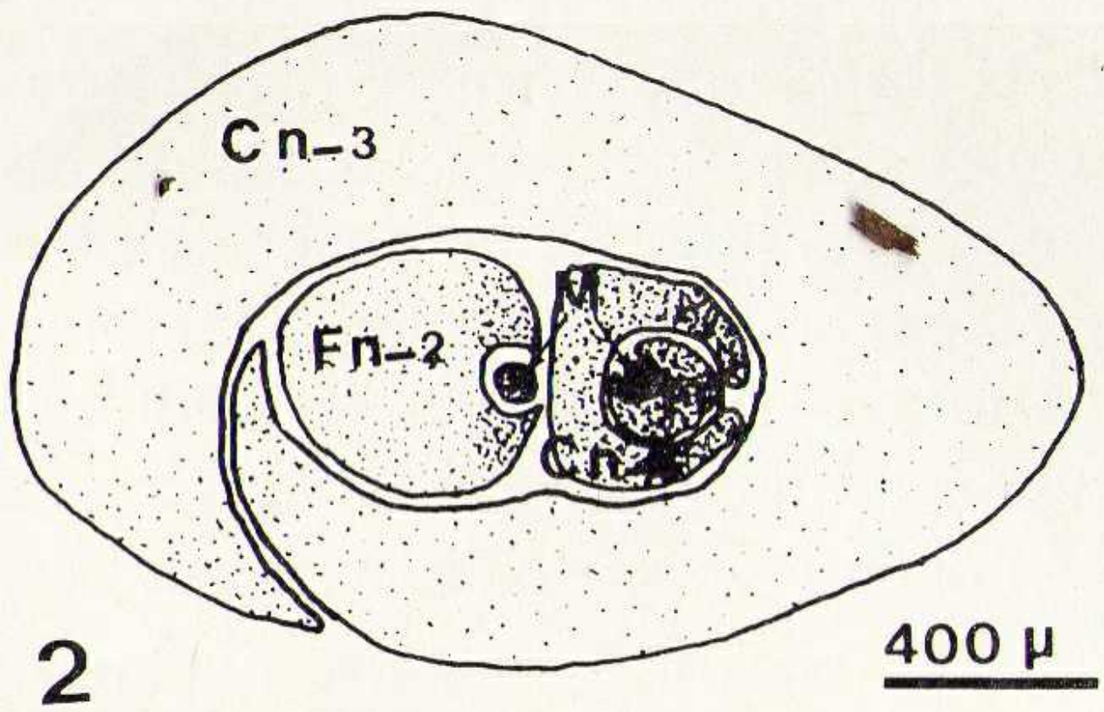
Fig. 4. — Section longitudinale dans un apex. A l'aisselle de la cataphylle de rang n-3, un primordium gemmaire s'individualise dans une zone de la tige, où les cellules sont déjà différenciées, sans qu'apparaisse une zone en écaille ; ce bourgeon adventif entrera ultérieurement en phase de repos.

Fig. 5. — Section transversale dans un bourgeon axillaire adventif en développement. Ce bourgeon situé à l'aisselle d'une cataphylle de rang n-5 a formé deux pièces foliaires.

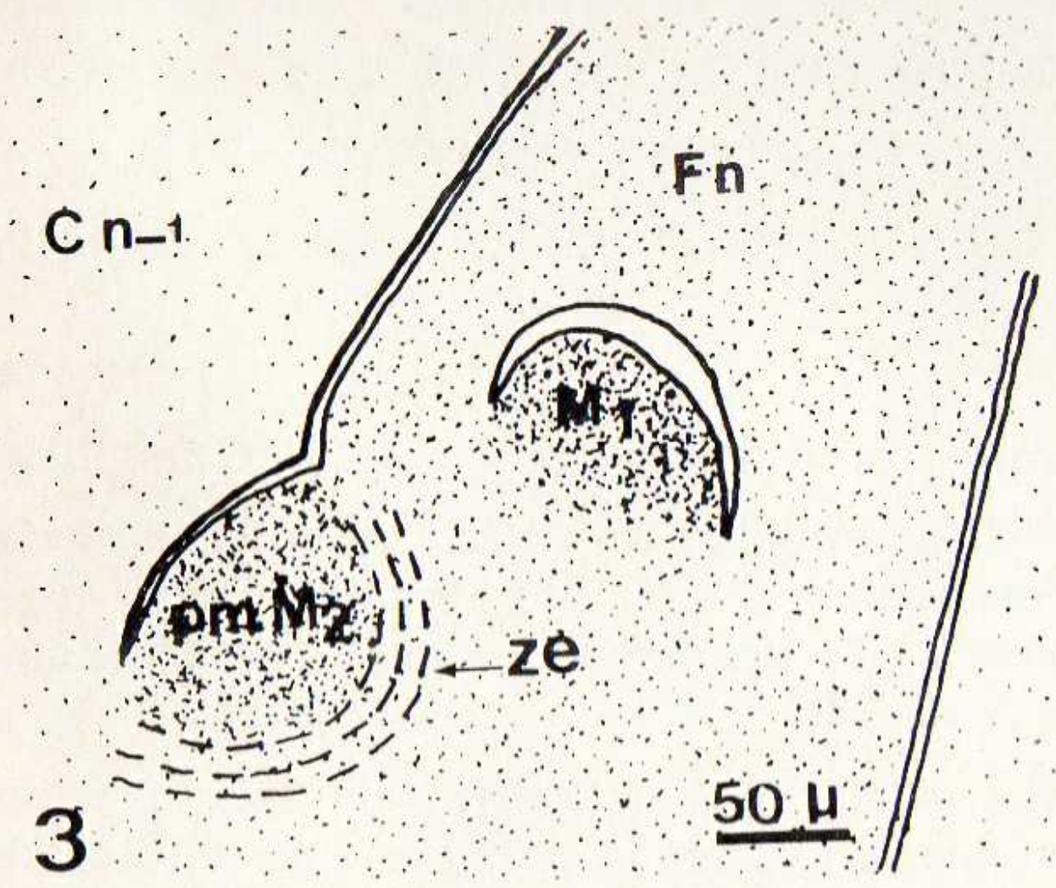
Fig. 6. — Section transversale dans un bourgeon axillaire adventif en phase de repos. Quatre pièces foliaires sont formées, la dernière restant au stade d'ébauche. Leur disposition indique une croissance monopodiale.


M2
M1
Fn–2
Fn–1
Fn–3
400 µ

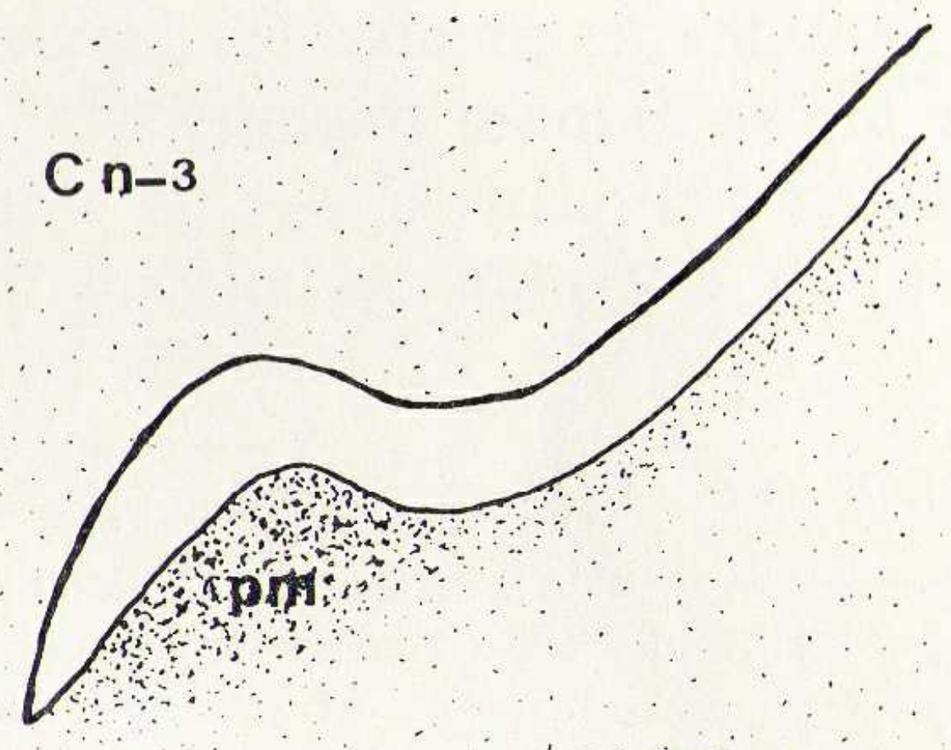
1


Cn–3
Fn–2
M
n
400 µ

2


Cn–1
Fn
M1
pm M2
ze
50 µ

3


Cn–3
pm
50 µ

4

Cn–3
C
C
Cn–5
50 µ

5

Cn–3
Cn–2
Cn–1
400 µ

6

B. — DEVELOPPEMENT DU BOURGEON AXILLAIRE A L'ORIGINE DU NOUVEL ARTICLE.

Une section longitudinale (Fig. 7) dans un apex de l'*Anthurium scandens* permet de voir les premiers stades d'apparition du nouvel article : après avoir formé une dernière pièce foliaire qui constitue l'ébauche de la feuille, le méristème terminal est scindé histologiquement en deux parties par une zone en écaille. Cette dernière est constituée par 4 à 5 couches de cellules allongées, à contour plus ou moins rectangulaire en section et à vacuome important, surtout chez les cellules situées vers le centre du méristème. Le massif cellulaire méristématique isolé est situé à la base du méristème terminal, à l'aisselle de la cataphylle de rang n-1.

Cet initium gemmaire axillaire va évoluer en point végétatif structuré. Ainsi, une section transversale effectuée dans un apex un peu plus âgé (Fig. 8) montre que le méristème axillaire (M2) évolué parallèlement au méristème terminal (M1) ; leurs dimensions sont comparables. La gaine de la feuille entoure toujours M1, ce qui montre que ce dernier a stoppé son activité édificatrice depuis l'apparition de l'initium gemmaire M2. Cet initium a évolué en méristème et a produit une première pièce foliaire

→

Fig. 7 - 13. — Aspects du développement d'*Anthurium scandens* Engler en phase sympodiale.

Abréviations. — C : cataphylle ; F : feuille ; ig : initium gemmaire ; M : méristème ; M1 : méristème terminal d'un article, ayant atteint le stade reproducteur ; M2 : méristème axillaire végétatif d'un nouvel article, issu de M1 ; pc : procambium ; pf : primordium floral ; pm : primordium gemmaire ; Sa : spathe ; Si : spadice ; ze : zone en écaille.

Fig. 7. — Section longitudinale dans un apex. A l'aisselle de la cataphylle de rang n-1, un massif cellulaire M2 est isolé du reste du méristème apical (M1) par une zone en écaille.

Fig. 8. — Section transversale dans un apex. L'initium gemmaire a évolué en un point végétatif structuré M2. Ce méristème M2, de dimensions comparables à M1, a formé la préfeuille du nouvel article. Le méristème terminal M1 a stoppé son activité édificatrice depuis le stade précédent. L'ébauche foliaire Fn-1 et la cataphylle de rang n ont la même orientation.

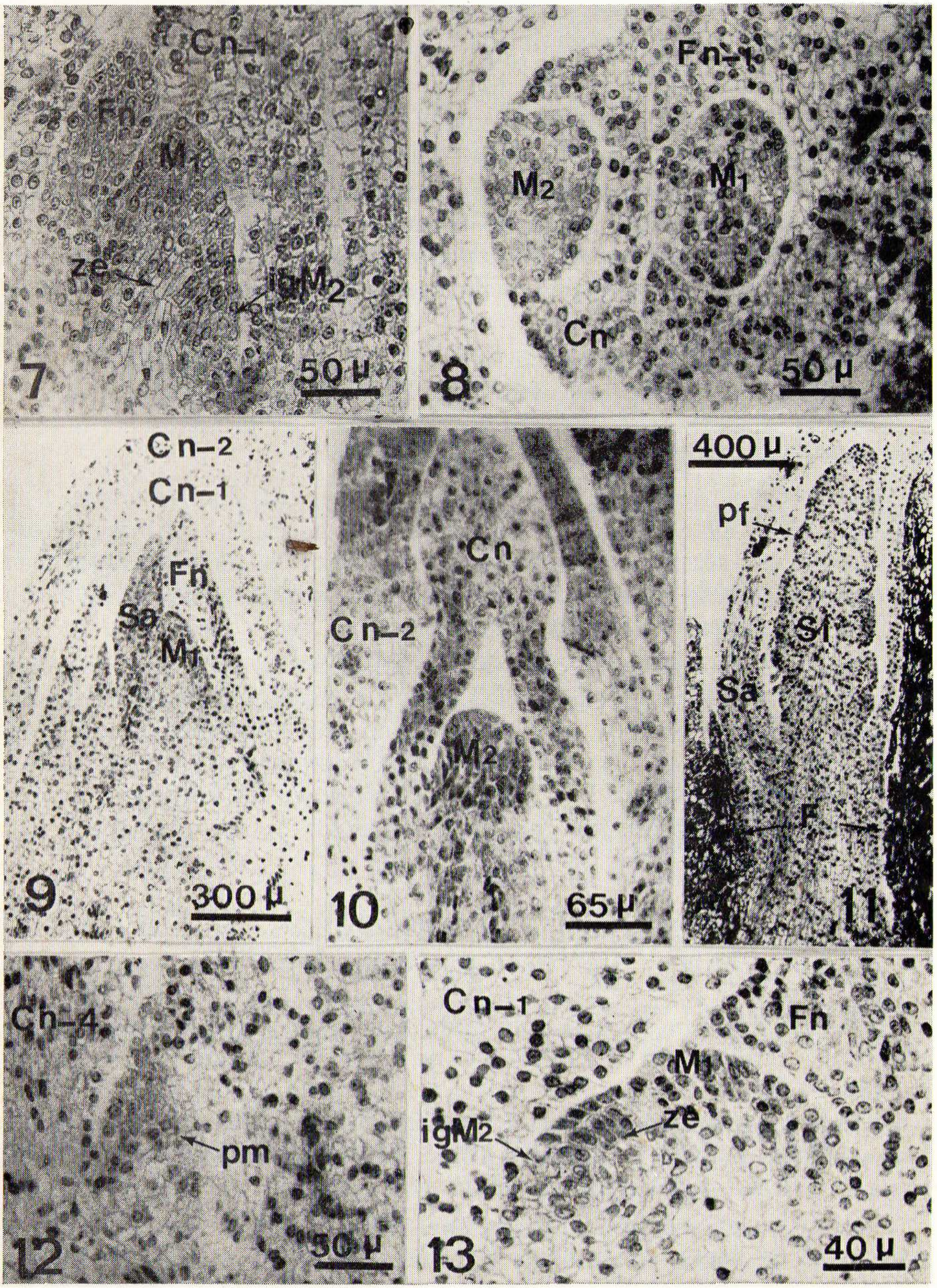
Fig. 9. — Section longitudinale dans un apex. Par rapport au stade précédent (Fig. 8), le méristème M1 a repris son activité édificatrice en devenant reproducteur et a formé la spathe qui est au stade d'ébauche.

Fig. 10. — Section longitudinale dans un apex montrant le plus jeune article (même apex que celui de la Fig. 9, mais dans un plan différent). La préfeuille formée par le méristème M2 poursuit sa différenciation.

Fig. 11. — Section longitudinale dans un apex montrant la fin de la séquence de différenciation de l'article précédant les deux derniers (même apex que celui de la Fig. 9 mais dans un plan différent). Le spadice est formé et les fleurs sont au stade de primordiums.

Fig. 12. — Section longitudinale dans un apex. A l'aisselle d'une cataphylle de rang n-4 un primordium gemmaire est individualisé ; il n'existe pas de zone en écaille, le bourgeon est adventif.

Fig. 13. — Section longitudinale dans un bourgeon axillaire adventif en phase de repos. Quatre pièces foliaires sont formées : les trois premières sont des cataphylles et la dernière, une feuille, reste au stade d'ébauche. A l'aisselle de la cataphylle de rang n-1, la partie basale du méristème est isolée par une zone en écaille. L'initium gemmaire ainsi individualisé sera à l'origine d'un nouvel article.


Cn–1
Fn
M1
ze
igM2
50 µ
7
Fn–1
M2
M1
Cn
50 µ
8
Cn–2
Cn–1
Fn
Sa
M1
300 µ
9
Cn
Cn–2
M2
65 µ
10
400 µ
pf
Sl
Sa
F
11
Ch–4
pm
50µ
12
Cn–1
Fn
M1
igM2
ze
40 µ
13

(préfeuille du nouvel article). L'ébauche de la feuille formée par M1 et l'ébauche de la préfeuille produite par M2 ont la même orientation.

Ultérieurement le méristème M1 reprend son activité édificatrice en devenant reproducteur et produit la spathe (Fig. 9) pendant que la préfeuille formée par M2 poursuit sa différenciation (Fig. 10).

Notons que l'activité édificatrice des méristèmes M1 et M2 ne semble pas synchrone : en ce qui concerne les stades observés, dans un premier temps M1 produit l'ébauche de la feuille, dans un second temps M2 se structure et forme la préfeuille, et dans un dernier temps M1 produit la spathe.

Une autre section longitudinale dans le même apex mais dans un plan différent (Fig. 11) montre que l'article précédant les deux derniers achève sa séquence de différenciation en formant le spadice ; les primordiums floraux sont visibles à la périphérie de l'axe inflorescentiel.

Nous voyons donc que trois articles poursuivent simultanément leur séquence de différenciation : un premier article poursuit la différenciation du spadice, un second article a également atteint le stade reproducteur, puisque la spathe est au stade d'ébauche et le plus jeune article est en phase végétative, la préfeuille seule étant formée.

Chez le *Philodendron speciosum*, on observe des phénomènes comparables : à l'aisselle de la dernière préfeuille, un important massif cellulaire méristématique est isolé du reste du méristème terminal par une zone en écaille (Fig. 3). Puis les deux méristèmes s'individualisent et évoluent chacun pour leur propre compte : M1 achèvera sa séquence de différenciation en produisant l'inflorescence, M2 produira la cataphylle du nouvel article.

C. — DEVELOPPEMENT DU BOURGEON AXILLAIRE DESTINE A ENTRER EN PHASE DE REPOS.

Chez l'*Anthurium scandens*, un examen morphologique externe montre, comme l'a souligné ENGLER (1876), qu'il n'existe qu'un seul bourgeon axillaire en phase de repos par article ayant achevé sa séquence de différenciation ; ce bourgeon est situé à l'aisselle de la seconde cataphylle. Nous avons vu que, à l'aisselle de cette même cataphylle, un premier bourgeon axillaire était à l'origine d'un nouvel article.

Pour un article en cours de développement, le premier bourgeon apparaît lorsque la feuille est au stade d'ébauche et le second se forme lorsque les fleurs du spadice sont au stade de primordiums ; entre la formation des deux bourgeons, le méristème terminal de l'article a donc édifié la spathe et le spadice. Durant cette même période, le méristème de l'article suivant (issu du premier bourgeon axillaire) a produit ses deux cataphylles, la feuille est

au stade d'ébauche et le méristème de l'article suivant est à l'état d'initium gemmaire. Le second bourgeon apparaît superficiellement dans une région de la tige, où les cellules sont différenciées (faible pyroninophilie, vacuome important), et l'on n'observe pas de zone en écaille (Fig. 12). Ce second bourgeon est donc adventif et ne présente pas de relations avec le premier bourgeon axillaire. Il évolue rapidement et forme quatre pièces foliaires avant d'entrer en phase de repos (Fig. 13) ; les trois premières sont des cataphylles et la dernière reste au stade d'ébauche foliaire pendant la période de repos du bourgeon. Les cellules de l'ébauche gardent des caractères juvéniles (forte pyroninophilie, vacuome réduit) ; cette dernière pièce foliaire évoluera en feuille si le méristème reprend son activité. A l'aisselle de la cataphylle de rang n-1, la partie basale de ce méristème est isolée par une zone en écaille. L'initium gemmaire ainsi individualisé sera à l'origine d'un nouvel article. La phase sympodiale est donc déjà mise en place lorsque le bourgeon adventif entre en phase de repos. Les quatre pièces foliaires formées représentent donc la phase végétative d'un premier article ; remarquons que ce premier article axillaire possède trois cataphylles au lieu de deux.

A la suite d'une destruction de l'extrémité de la tige, le bourgeon axillaire adventif entrant en activité forme à la base du nouvel axe trois cataphylles de taille réduite, puis une feuille de dimensions déjà comparables aux autres feuilles de la tige. Les bords de la gaine de cette dernière entourent une inflorescence.

Chez le *Philodendron speciosum* nous retrouvons des faits comparables : il n'existe qu'un seul bourgeon axillaire en phase de repos par article. Ce bourgeon est situé à l'aisselle de la cataphylle. Il faut souligner qu'il existe d'autres organes : d'une part des squamules en nombre variable, situées également au niveau de l'insertion de la cataphylle sur la tige, et d'autre part différentes « pièces foliaires » réduites observables autour de l'inflorescence ; le nombre de ces dernières pièces varie avec la vigueur de la plante : une plante faible formera uniquement une inflorescence alors qu'une plante plus vigoureuse produira en plus ces pièces foliaires qui se nécrosent précocement.

Le primordium gemmaire apparaît à l'aisselle d'une cataphylle de rang n-3, dans une région de la tige où les cellules sont déjà différenciées (vacuome important, pyroninophilie faible) ; nous n'observons jamais de zone en écaille (Fig. 4). Le primordium gemmaire évolue ensuite en point végétatif structuré et deux pièces foliaires sont formées par un bourgeon situé à l'aisselle d'une cataphylle de rang n-5 (Fig. 5). Ce bourgeon axillaire adventif formera finalement quatre pièces foliaires avant d'entrer en phase de repos (Fig. 6). La disposition de ces pièces indique une croissance monopodiale.

III. — CONCLUSIONS.

En ce qui concerne l'apparition du nouvel article sympodial, et afin de préciser les observations purement morphologiques des auteurs antérieurs (IRMISCH, 1874 ; ENGLER, 1876 ; GOEBEL, 1931 ; TROLL, 1937 ; RITTERBUSCH, 1971), nous avons montré que chez l'*Anthurium scandens* un article (possédant toujours trois pièces foliaires : deux cataphylles et une feuille) se ramifie à la fin de sa phase végétative, lorsque la feuille est au stade d'ébauche ; une zone en écaille isole la partie basale du méristème apical. Cet initium gemmaire ainsi individualisé à l'aisselle de la seconde cataphylle de l'article se structure rapidement en un méristème de dimensions comparables à celles du méristème apical. Ce méristème axillaire produit alors la première cataphylle du nouvel article. Ce mode de ramification entre dans la catégorie des ramifications latérales décrite par BUGNON (1971). Chez le *Vallisneria spiralis* L. et l'*Hydrocharis morsus-ranae* L., BUGNON et JOFFRIN (1963) signalent également des bourgeons axillaires à évolution anticipée dans le cas de la formation des stolons, mais sans que ce phénomène soit lié à une croissance sympodiale.

La cataphylle à valeur de préfeuille de ce nouvel article atteindra une longueur comparable à celle de la seconde cataphylle de ce même article (de l'ordre de 1,5 cm), alors que la préfeuille d'un bourgeon axillaire entrant en phase de repos n'atteindra que quelques millimètres. FISHER et TOMLINSON (1972) signalent également que, chez le *Cordyline terminalis* Kunth, la préfeuille d'un nouvel article atteint des dimensions nettement supérieures à celle d'un bourgeon axillaire entrant en phase de repos.

Au niveau d'une même extrémité de tige, nous avons vu que trois articles poursuivent simultanément leur séquence de différenciation : les deux articles les plus âgés sont en phase reproductrice (l'un forme les fleurs du spadice et l'autre différencie la spathe), alors que le plus jeune est en phase végétative (différenciation de la préfeuille). Notons par ailleurs que le méristème de chacun des deux derniers articles ne semble pas avoir une activité édificatrice synchrone.

Nous avons observé des phénomènes analogues en ce qui concerne l'origine du nouvel article chez le *Philodendron speciosum*.

Nous savons qu'il existe chez ces plantes en phase sympodiale d'autres bourgeons axillaires, entrant en phase de repos ; ils apparaissent également à l'aisselle de la cataphylle de chaque article dans le genre *Philodendron*. RITTERBUSCH (1971) qualifie ces bourgeons de secondaires et, pour cet auteur, le bourgeon primaire est à l'origine du nouvel article. Or, on ne peut parler de bourgeon secondaire que si celui-ci apparaît sur le flanc du méristème d'un bourgeon primaire. En examinant des sections longitudinales, nous avons vu que, si l'initium gemmaire du nouvel article se forme effectivement en continuité avec le méristème apical, le bourgeon axillaire entrant

en phase de repos apparaît par contre ultérieurement, séparé par trois plastochrones du premier bourgeon axillaire, dans une zone où les cellules sont déjà différenciées et sans qu'existe une zone en écaille. Ce second bourgeon axillaire est donc en fait un bourgeon adventif.

Chez les espèces observées, ce bourgeon axillaire adventif forme quatre pièces foliaires avant d'entrer en phase de repos, la dernière pièce restant au stade d'ébauche. Chez le *Philodendron fenzlii* et le *P. speciosum*, la disposition des pièces folaires indique une croissance monopodiale et le méristème garde un aspect histologique homogène. Par contre, chez l'*Anthurium scandens* une zone en écaille isole la partie basale du méristème à l'aisselle de l'avant-dernière pièce foliaire ; nous voyons donc, dans ce dernier cas, que la phase sympodiale est mise en place précocement, avant l'entrée en phase de repos du bourgeon axillaire adventif.

Signalons que, chez le *Philodendron fenzlii*, les bourgeons axillaires entrant en phase de repos ont un aspect et un devenir comparables, qu'ils apparaissent sur une tige en phase de croissance monopodiale ou sympodiale. Cependant leur origine est différente : dans le premier cas, ils apparaissent en continuité avec le méristème apical, isolés par une zone en écaille (BLANC, 1977), alors que, dans le second, ils sont adventifs.

En ce qui concerne l'architecture des espèces observées, toutes sont conformes au modèle de CHAMBERLAIN décrit par HALLÉ et OLDEMAN (1970) : chaque article ne donne naissance qu'à un article-fils issu du sommet de l'article précédent, sous l'inflorescence terminale. Mais il convient en fait de distinguer deux types d'articles chez les espèces observées :

Le premier type d'article est défini par les caractères suivants :

— Il se forme un nombre indéterminé de pièces foliaires.

— Il existe deux types extrêmes de pièces foliaires : des cataphylles, de dimensions généralement réduites, et des feuilles possédant gaine, pétiole et limbe développés. Tous les intermédiaires existent quant aux dimensions et aux aspects morphologiques du limbe, depuis son avortement jusqu'à son développement complet.

— La base de la gaine des feuilles entoure la tige.

— L'angle phyllotaxique est de l'ordre de 120°.

— Les entre-nœuds, de dimensions variables, sont toujours développés.

— A l'aisselle de chaque feuille, le bourgeon axillaire apparaît sur le flanc du méristème apical, isolé par une zone en écaille.

— Ce bourgeon axillaire entre en phase de repos après avoir formé quatre pièces foliaires réduites.

— L'axe développé à partir d'un bourgeon axillaire (en cas de destruction de l'apex) présente les mêmes caractères que l'axe primitif.

— L'inflorescence terminant l'article se développe habituellement et devient fonctionnelle.

Le second type d'article est défini par les caractères suivants :

— Il se forme un nombre déterminé de pièces foliaires.

— Il existe deux types foliaires : d'une part des cataphylles et d'autre part des feuilles à pétiole et limbe développés mais à gaine réduite ; il n'apparaît pas de stades intermédiaires entre ces deux types.

— La base des cataphylles entoure la tige alors que la base de la feuille entoure l'inflorescence.

— On observe une succession d'entre-nœuds réduits et d'entre-nœuds développés.

— A l'aisselle de l'avant-dernière pièce foliaire (toujours une cataphylle) un premier bourgeon apparaît sur le flanc du méristème apical, isolé par une zone en écaille. La fraction du méristème apical ainsi isolée est de dimensions plus importantes que dans le cas précédent.

— Ce premier bourgeon axillaire donne un nouvel article, sans entrer en phase de repos.

— A l'aisselle de la même cataphylle, un second bourgeon, adventif, apparaît ultérieurement.

— Ce bourgeon adventif entre en phase de repos après avoir formé quatre pièces foliaires.

— Les axes développés à partir des bou geons adventifs, en cas de destruction de l'extrémité de la tige, peuver t présenter une croissance conforme au premier type décrit pendant une période variable (*Philodendron fenzlii* et nombreuses autres espèces de *Philodendron*) ou être conformes au second type (*Anthurium scandens*).

— L'inflorescence terminant l'article se nécrose précocement dans la plupart des cas.

Le premier type d'article, avant l'apparition de l'inflorescence, correspond à une phase de croissance monopodiale (RITTERBUSCH, 1971 ; BLANC, 1977), alors qu'un axe formé par une succession d'articles du second type correspond à une phase de croissance sympodiale. La phase monopodiale représente un stade végétatif ou un retour à ce stade (BLANC, 1977) et la phase sympodiale représente le stade reproducteur.

En étudiant le mode de croissance d'une tige issue d'un bourgeon axillaire en phase de repos, nous voyons, à travers trois espèces, une tendance à la réduction de la phase monopodiale ; chez le *Monstera pertusa*, la croissance monopodiale se poursuit pendant une période indéfinie ; chez le *Philodendron fenzlii*, quelques feuilles seulement sont formées selon une croissance monopodiale, puis on observe une succession d'articles à deux pièces foliaires ; enfin, chez l'*Anthurium scandens*, la phase monopodiale est télescopée et on observe immédiatement une succession d'articles à trois pièces foliaires.

BIBLIOGRAPHIE

BLANC (P.), 1977. — Contribution à l'étude des Aracées. I. Remarques sur la croissance monopodiale. *Rev. gén. Bot., 84,* 115-126.

BUGNON (F.), 1971. — Essai pour une caractérisation des types fondamentaux de ramification chez les végétaux. *Soc. bot. France,* Mém., 79-85.

BUGNON (F.) et JOFFRIN (G.), 1963. — Ramification de la pousse chez l'*Hydrocharis morsus-ranae* L. ; comparaison avec le cas du *Vallisneria spiralis* L. *Bull. Soc. bot. France, 110,* 34-42.

ENGLER (A.), 1876. — Vergleichende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der Araceae. *Nova Acta der K. Leop. Carol. Akad., 39,* 135-231.

FISHER (J.B.) et TOMLINSON (P.B.), 1972. — Morphological studies in *Cordyline (Agavaceae).* II. Vegetative morphology of *Cordyline terminalis. J. Arnold Arboretum, 53,* 113-127.

GOEBEL (K.), 1931. — Blütenbildung und Sprossgestaltung. 2. Ergbd. zur Organographie der Pflanzen. Jena.

HALLÉ (F.) et OLDEMAN (R.A.A), 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, édit., Paris.

IRMISCH (T.), 1874. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. Jena.

PREVOST (A.F), 1972. — Ramification en phase végétative chez *Tabernaemontana crassa* Benth. (Apocynacées). *Ann. Sci. nat. (Bot.), Paris,* sér. 12, *13,* 119-128.

RITTERBUSCH (A.), 1971. — Morphologische Untersuchungen zur Wuchsform von *Philodendron. Bot. Jahrb., 90,* 527-549.

RÜTER (E.), 1918. — Über Vorblattbildung bei Monocotylen. *Flora, 110,* 193-261.

TROLL (W.), 1937. — Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. *Bd I.* Vegetationorgane. Gebrüder Bornträger, édit., Berlin.