

137

gén. Bot., 1978, 85, 211-220

Au fleur de  
ce rose au keystone  
de la Tunisie!  
Dany

# Sur la présence de territoires foliaires glandularisés chez *Alocasia* Schott (Araceae)

par  
Mme Monique BELIN-DEPOUX

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.** — Parmi quinze espèces d'*Alocasia* Schott examinées, deux sont choisies pour illustrer un type glandulaire à structure et localisation homogènes: *A. putzeysii* N.E. Brown et *A. grata* Prain. La feuille sagittée présente, face abaxiale, sur chaque lobe, des territoires glandularisés situés en position axillaire par rapport à chaque nervure d'ordre II. Ils sont interprétés comme des nectaires. Trois zones histologiques les constituent: une zone externe palissadique, une zone sous-palissadique et un soubassement glandulaire. La vascularisation est présente sous le massif glandulaire mais ne le pénètre pas. La présence de quelques stomates qui évoquent les stomates aquifères des hydathodes ajoute un argument en faveur d'une éventuelle origine hydathère de certains nectaires.

## ON THE PRESENCE OF FOLIAR GLANDULAR TERRITORIES IN *ALOCASIA* SCHOTT (ARACEAE).

**Summary.** — Among fifteen species of *Alocasia* Schott examined, two are chosen to illustrate a glandular type whose structure and localization are homogenous: *A. putzeysii* N.E. Brown and *A. grata* Prain. The sagittated leaf shows, on the abaxial face and on each lobe, glandular territories axilled by each vein of second order. They are considered as nectaries. Three histologic zones appear: on the outside, a palisadic zone then an under-palisadic zone and a glandular basement. The vascular tissue reaches the gland without penetrating it. The presence of some stomates which evocate aquiferous hydathode ones, adds an argument in favour of an eventual hydatherous origin of some nectaries.

Les glandes foliaires, fréquentes chez les Dicotylédones, semblent au contraire très rares chez les Monocotylédones. Cependant, en ce qui concerne les Dioscoréacées, SCHNELL, CUSSET et QUENUM (1963) rappellent la présence de glandes pétiolaires chez le *Tamus communis* et de glandes limbaires chez *Dioscorea*. Différents auteurs se sont intéressés à ce dernier genre dont les glandes foliaires offrent, selon les espèces, une diversité morphologique assez remarquable. Dès 1886, elles sont interprétées comme des nectaires par DELPINO. CORRENS (1888) décrit chez le *Dioscorea sativa* un élément glandulaire invaginé dans les tissus foliaires et ouvert à l'extérieur par un pore assez large limité par des cellules plus ou moins hautes. Le massif glandulaire sous-jacent est arrondi et composé de cellules polyédriques irrégulières; il est tapissé à la périphérie et en profondeur par des cellules épaissies disposées sur une ou deux assises. QUEVA (1894) constate en étudiant d'autres espèces chez le *Dioscorea macroura* des glandes foliaires se présentant sous l'aspect de poches allongées dans le mésophylle de l'acumen proéminent. Le tissu sécréteur est composé d'éléments pluricellulaires vermiformes («vermiform, multicellular trichomes») à sécrétion protéique mucilagineuse dans laquelle vit une bactérie. En 1926, ce même auteur distingue deux formes essentielles parmi les glandes foliaires des Dioscoréacées; les termes «superficial» et «internal» leur sont appliqués. Des formes intermédiaires existent également. Elles ont, cependant, toutes une origine semblable. S'ajoutant à la diversité morphologique, la localisation de ces différents types glandulaires est également très variable.

En ce qui concerne les Aracées, les travaux sont, à notre connaissance, peu nombreux. Cependant les éléments glandulaires signalés par les auteurs montrent une certaine homogénéité de structure et de localisation. Ainsi GARDINER (1889) observe chez le *Culcasia mannii* et un *Alocasia spec.* des éléments glandulaires localisés à la bifurcation des nervures sur la face inférieure du limbe. Une assise de cellules hautes reposant sur des cellules parenchymateuses est reconnue. ENGLER et KRAUSE (1920) signalent, à propos de quelques espèces d'*Alocasia*, la présence de glandes foliaires situées sur la face inférieure du limbe en position axillaire à la jonction des nervures.

L'examen de quinze espèces d'*Alocasia* nous a permis de reconnaître sur chacune d'entre elles des territoires glandularisés dont la localisation et l'aspect sont conformes aux observations précédentes. Nous en avons retenu deux et nous nous proposons, dans cet article, de commencer l'étude de leurs territoires foliaires glandularisés en microscopie photonique.

#### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour illustrer nos observations concernant le genre *Alocasia* Schott

nous avons retenu les deux espèces suivantes: les *Alocasia putzeysii* N.E. Brown et *A. grata* Prain. Elles ont été récoltées par M. Patrick BLANC à qui nous adressons nos très vifs remerciements. L'*A. putzeysii* provient de Malaisie (Etat de Perak) à 10km au Nord-Est de Tapah, de la forêt bordant la route qui conduit aux Cameron Highlands à l'altitude de 300m. L'*A. grata* a été récoltée en Thaïlande, à l'est, près de Rayong, dans la forêt dégradée, vers 200m d'altitude.

Les éléments glandulaires ont été fixés par le mélange formol-acide acétique- alcool éthylique (F.A.A.). Les échantillons ont été ensuite déshydratés progressivement par les mélanges éthanol-butanol puis inclus dans la paraffine 56-58°. Des sections (4-5 $\mu$ ) ont été finalement colorées par le bleu de Toluidine ou par la fuchsine-vert lumière. La cutine a été mise en évidence sur certaines sections par l'action du rouge Soudan III. A partir de sections fraîches exécutées au microtome à main, les composés pectiques ont été caractérisés par le rouge de ruthénium, la cellulose par le chlorure de zinc iodé et la lignine par la phloroglucine et le réactif de Maïle. La recherche des substances tannifères a été effectuée à partir du réactif de Breamer qui caractérise les tannins véritables et du perchlorure de fer qui met en évidence les tannoïdes. La détection des polysaccharides a été conduite suivant la méthode préconisée par GABE (1968) qui combine la coloration au bleu alcian avec la réaction à l'APS. Les polysaccharides acides APS négatifs apparaissent en bleu et, ceux dépourvus de groupements électro-négatifs et APS positifs, en rouge.

Les microphotographies ont été réalisées avec le photomicroscope de ZEISS.

## OBSERVATIONS

### A) Caractères morphologiques.

Le limbe des feuilles sagittées des deux espèces citées peut atteindre 45cm en longueur et 20cm dans sa plus grande largeur. La marge foliaire, rectiligne, est bordée par une nervure (Fig. 1). Le lobe antérieur est acuminé et sa longueur se situe entre 20 et 25cm tandis que les lobes postérieurs soudés à la base sur environ 2cm s'écartent ensuite selon un angle aigu et leurs extrémités deviennent légèrement divergentes seulement chez l'*Alocasia grata*. Chez cette dernière espèce le limbe est vert tandis que l'*A. putzeysii* présente un limbe pourpre avec une nervation claire, blanc nacré (Fig. 1).

Les deux espèces montrent au niveau des trois lobes, face abaxiale, à la jonction des nervures d'ordre I et d'ordre II, dans l'angle formé par ses deux dernières et s'ouvrant vers l'extrémité du lobe (angle aigu sauf au

niveau du pétiole), un territoire glandularisé non pigmenté qui se présente à l'œil sous l'aspect d'une légère protubérance ovoïde (Fig. 2, 3 et 4) pouvant atteindre 3 à 4mm en longueur et 2 à 2,5mm en largeur. Ainsi, les glandes se trouvent situées dans des directions opposées lorsque l'on passe du lobe antérieur à l'un des lobes postérieurs (Fig. 3). Un léger gradient de taille, basipète, s'observe au niveau de chaque lobe. Le produit de sécrétion, d'aspect brillant, s'observe à la surface de chaque élément glandulaire.

#### B) Caractères histologiques.

Des sections transversales dans le limbe, au niveau du territoire glandularisé, laissent apparaître, quelle que soit l'espèce considérée, une structure qui peut être interprétée selon trois zones (Fig. 5, 6 et 7): une assise externe composée de cellules hautes à paroi épaissie repose sur une zone de cellules polyédriques également à paroi épaissie à laquelle fait suite des cellules plus grandes à paroi mince et allongées parallèlement à la direction du lobe. La vascularisation est présente sous cet ensemble cellulaire, mais nous n'avons jamais observé de prolongement vasculaire à l'intérieur du massif glandulaire. Dans les trois zones la paroi cellulaire, même épaissie, reste toujours celluloso-pectique. Les cellules de l'assise externe, disposées comme les éléments d'une palissade perpendiculairement à la surface de la glande peuvent atteindre  $50\mu$  en longueur et  $15\mu$  en largeur (Fig. 5, 6, 7 et 10). A la périphérie du massif glandulaire, la hauteur des cellules diminue tandis que leur largeur a tendance à augmenter (Fig. 9). Leur paroi externe est très épaisse (Fig. 7, 9 et 10). Elle peut atteindre  $10\mu$  dans la région centrale de la glande (Fig. 10), l'épaississement se réduit au niveau des parois latérales où il ne dépasse pas  $4\mu$ , mais il redevient plus important à la base des cellules, précisément aux angles. De larges et nombreuses ponctuations s'observent sur les parois latérales et basales. Une cuticule à surface lisse, épaisse d'environ  $3\mu$ , recouvre cette assise (Fig. 9, 10). Dans cette dernière, des recloisonnements périclines ou obliques peuvent s'observer. Néanmoins, ils sont plus fréquents chez *Alocasia grata*. L'ensemble de ces cellules présente une polarité très nette (Fig. 7, 9 et 10). Le noyau est central ou situé dans la région supérieure de la cellule. Le cytoplasme apparaît très granuleux dans la région apicale de la cellule où le vacuome est très dispersé et où des globules lipidiques assez nombreux sont mis en évidence par le rouge Soudan III; la région basale, par contre, est occupée par une grande vacuole et le cytoplasme pariétal apparaît plus clair; le rapport nucléoplasmique de ces cellules est assez élevé. La réaction APS est positive dans ces cellules, mais elle apparaît plus intense dans la région apicale. Le réactif de Breamer a permis de mettre en évidence la présence de tannins véritables dans ces cellules. Cette zone, telle que nous l'avons décrite, composée de cellules hautes disposées comme les éléments d'une palissade, peut être qualifiée, d'un point de vue descriptif, de palissadique.

Sous elle, se situe une zone cellulaire épaisse de deux ou trois assises de cellules polyédriques pouvant atteindre  $40\mu$  dans leur plus grande dimension. Ces cellules montrent une paroi épaissie surtout périclinalement et aux angles (Fig. 6 et 7), ce qui donne à l'ensemble un aspect collenchymateux. L'épaississement des parois diminue cependant vers l'intérieur. Les ponctuations y sont abondantes. Le contenu cellulaire est clair, quelques globules lipidiques peuvent néanmoins s'y reconnaître; les plastes sont rares et une grande vacuole occupe le centre de chaque cellule. Le rapport nucléoplasmique est beaucoup moins élevé que dans les cellules de la zone externe palissadique. Des oursins d'oxalate de calcium se rencontrent fréquemment dans cette zone. La réaction APS est apparue positive, mais peu intense, dans la plupart des cellules de cette zone. Nous qualifierons cet ensemble cellulaire, de part sa situation, de sous-palissadique.

A la suite de cette dernière zone, apparaissent des cellules plus grandes à paroi mince, souvent ondulée, et allongées dans la direction du lobe (Fig. 7). De petits méats peuvent exister entre elles. Cet ensemble cellulaire parenchymateux, où les plastes sont plus abondants que dans la zone sous-palissadique, s'étend sur une épaisseur de deux ou trois assises de cellules et n'est pas vascularisé. Des oursins d'oxalate de calcium s'y rencontrent. Cette zone peut être qualifiée de soubassement glandulaire. La vascularisation (Fig. 5, 6 et 7), composée de plusieurs faisceaux, se dispose sous cette zone; le phloème, bien évidemment, est situé directement sous le territoire glandulaire (Fig. 7). La réaction APS n'est pas apparue caractéristique au niveau du soubassement glandulaire et de la vascularisation. La recherche des substances tannifères s'est avérée négative dans les deux dernières zones.

Dans les deux espèces étudiées, quelques stomates (un à trois) peuvent s'observer (Fig. 8). Ils sont situés dans le tiers périphérique du territoire glandularisé. Une très grande chambre sous-stomatique s'étendant jusqu'au soubassement glandulaire les caractérise. L'épaississement qui affecte les cellules palissadiques se prolonge au niveau des cellules de garde; il est surtout important en bordure du pore. La cuticule, peu épaisse à ce niveau, ne s'étend pas au-delà de l'ostiole qui semble toujours ouvert. La vascularisation est présente sous la chambre sous-stomatique où une ou deux cellules s'intercalent entre les éléments vasculaires et la cavité.

## DISCUSSION

Nos observations concernant l'*Alocasia putzeysii* et l'*A. grata* transcrivent les caractères morphologiques et histologiques de l'ensemble des

15 espèces examinées: une homogénéité à la fois dans la structure et la localisation des territoires foliaires glandulaires semble exister chez l'*Alocasia* (dans la limite des espèces étudiées). Ceci s'oppose à ce que ORR (1926) a décrit chez d'autres monocotylédones comme le *Dioscorea* où une hétérogénéité est manifeste.

Chez l'*Alocasia*, la localisation et la disposition des territoires glandularisés sur la feuille sagittée témoignent de sa valeur morphologique. Les éléments glandulaires se disposent d'une manière semblable mais indépendante sur chacune des trois entités composant la feuille (un lobe antérieur et deux lobes postérieurs). Sur chaque lobe l'élément glandulaire occupe une position axillaire par rapport à chaque nervure d'ordre II.

Si macroscopiquement le territoire glandularisé nous est apparu en relief, en fait les sections transversales ont montré au contraire une surface glandulaire plane (ou très légèrement convexe) en continuité avec celle des tissus foliaires voisins. L'effet de relief est vraisemblablement dû à la présence du produit de sécrétion en surface. Nous avons interprété la structure de ces éléments glandulaires selon trois zones histologiques: une zone externe palissadique, une zone sous-palissadique et un soubassement glandulaire. La réaction APS s'est avérée positive dans la zone palissadique, mais peu intense dans la région périphérique de la glande. Les cellules sous-palissadiques manifestent également une réaction positive mais peu intense. De ce fait, ces territoires glandulaires qui de par leur situation sur la feuille correspondent à des glandes laminaires paginales selon BERNHARD (1966) peuvent être qualifiés de nectaires. Si la présence de polysaccharides est mise en évidence dans les deux premières zones, l'interprétation du fonctionnement de ce nectaire et de la localisation de l'activité sécrétrice nécessite l'intervention d'une étude infrastructurale.

Le type de structure de ce nectaire, avec la présence d'une zone palissadique externe se rencontre fréquemment dans différentes familles de Dicotylédones en particulier chez les Euphorbiacées (BELIN-DEPOUX, 1977). Par ce caractère, le nectaire de l'*Alocasia* se rapproche de ceux de nombreuses espèces de Dicotylédones. Cependant, plusieurs caractères particuliers ont attiré notre attention: la polarité cellulaire dont la zone palissadique, l'absence de prolongement vasculaire dans le soubassement et surtout la présence de stomates que nous n'avons jamais rencontrée au niveau des nectaires. De plus, les caractéristiques de ces stomates (ostiole semblant ouvert, grande chambre sous-stomatique, vascularisation à proximité) évoquent pour nous les stomates aquifères des hydathodes. Leur présence au niveau d'un nectaire pose à nouveau le problème des rapports glandes-hydathodes. ELIAS et GELBAND (1977), en observant sur la même feuille de certains *Impatiens* des nectaires, des hydathodes et des formes intermédiaires, concluent à une origine hydathère de ces nectaires. La présence des sto-

mates dans le nectaire de l'*Alocasia* (qui, par ailleurs, comme celui de l'*Impatiens* n'est pas pénétré par la vascularisation) nous paraît ajouter un argument en faveur de l'origine hydathère de certains nectaires.

## BIBLIOGRAPHIE

- BELIN-DEPOUX (M.), 1977. — Introduction à l'étude des glandes foliaires de l'*Alchornea triplinervia* (Spreng.) Muell.-Arg. (Euphorbiaceae). *Rev. gén. Bot.*, 84, 213-223.
- BERNHARD (F.), 1966. — Contribution à l'étude des glandes foliaires chez les Crotonoïdées (Euphorbiacées). *Mémoires de l'I.F.A.N.*, 75, 70-156.
- CORRENS (C.E.), 1888. — Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der extranuptiale Nektarien von *Dioscorea*. *Sitzungsber. Math. Naturw. Kl. Kais. Akad. Wiss., Wien*, 97, 651-674.
- DELPINO (F.), 1886. — Funzione mirmecofila nel Regno vegetale. *Mem. R. Acad. delle Scienze del Istituto di Bologna*, IV, 7, 215-323.
- ELIAS (T.S.) et GELBAND (H.), 1977. — Morphology, anatomy and relationship of extrafloral nectaries and hydathodes in two species of *Impatiens* (Balsaminaceae). *Bot. Gaz.*, 138, 206-212.
- ENGLER (A.) et KRAUSE (K.), 1920. — *Araceae: Colocasioideae*. in ENGLER (A.): *Das Pflanzenreich*, 71.
- GABE (M.), 1968. — Techniques histologiques. 1 vol., Masson édit., Paris.
- GARDINER (W.), 1889. — On the occurrence of secreting glandular organs on the leaves of some Aroids. *Proc. Cambridge Phil. Soc.*, 6, 3-84.
- ORR (M.Y.), 1923. — The leaf glands of *Dioscorea macroura* Harms. *Notes Roy. Bot. Garden Edinburgh*, 68, 57-72.
- ORR (M.Y.), 1926. — On the Secretary Organs of the *Dioscoreaceae*. *Ibid.*, 73, 133-146.
- QUEVA (C.), 1894. — Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées. Lille.
- SCHNELL (R.), CUSSET (G.) et QUENUM (M.), 1963. — Contribution à l'étude des glandes extra-florales chez quelques groupes de plantes tropicales. *Rev. gén. Bot.*, 70, 269-342.

## LEGENDES DES FIGURES

Fig. 1-4. — Aspects morphologiques de la feuille et de ses territoires glandularisés chez *Alocasia* Schott.

*Abréviations.* — ab: face abaxiale; ad: face adaxiale; g: territoire glandularisé; la: lobe antérieur; lb: lobe postérieur; nl: nervure d'ordre I; nll: nervure d'ordre II; nm: nervure marginale; p: pétiole.

Fig. 1. — La feuille de l'*Alocasia putzeysii* N.E. Brown. Le limbe, face adaxiale, montre une nervation claire très nette. L'orientation des nervures d'ordre II est caractéristique de chaque lobe.

Fig. 2. — Sur la face abaxiale du limbe d'une feuille de l'*A. putzeysii*, position et étendue d'un territoire glandularisé à la base d'un lobe postérieur.

Fig. 3. — La feuille de l'*A. grata* Prain, face abaxiale, à la jonction du lobe antérieur et des lobes postérieurs, montrant la position des territoires glandularisés; leur emplacement est déterminé pour chaque lobe dans l'angle formé par les nervures d'ordre I et II et s'ouvrant vers l'extrémité de ce dernier.

Fig. 4. — Le lobe antérieur de la feuille de l'*A. grata*, face abaxiale, montrant un territoire glandulaire en position axillaire par rapport à la nervure d'ordre II.

Fig. 5-10. — Quelques aspects histologiques des territoires foliaires glandularisés fonctionnels chez *Alocasia* Schott.

*Abréviations.* — c: cuticule; cs: chambre sous-stomatique; g: territoire glandularisé; o: oxalate de calcium en oursin; p: ponctuation; ph: phloème; s: soubassement glandulaire; st: stomate; v: vascularisation; zp: zone palissadique; zs: zone sous-palissadique.

Fig. 5. — Section transversale dans un territoire glandularisé du lobe foliaire antérieur chez l'*A. putzeysii*. Les trois zones histologiques apparaissent. La vascularisation est présente sous l'élément glandulaire (fuchsine-vert-lumière).

Fig. 6. — Section transversale dans la région centrale d'un élément glandulaire d'un lobe foliaire postérieur de l'*A. grata*. L'assise palissadique cutinisée, la zone sous-palissadique, le soubassement et la vascularisation à la base se distinguent nettement (bleu de Toluidine).

Fig. 7. — Section transversale dans un élément glandulaire d'un lobe foliaire postérieur chez l'*A. putzeysii* parallèlement à la direction de ce dernier. Les trois zones histologiques et la vascularisation sont très nettes. La polarité cellulaire dans la zone palissadique est évidente (fuchsine-vert-lumière).

Fig. 8. — Section transversale dans un élément glandulaire du lobe foliaire antérieur chez l'*A. putzeysii* au niveau d'un stomate. La chambre sous-stomatique s'étend en profondeur jusqu'au soubassement glandulaire. Les quelques cellules qui bordent le stomate de part et d'autre sont plus courtes que la majorité des cellules palissadiques (fuchsine-vert-lumière).

Fig. 9. — Aspect des cellules palissadiques à la périphérie d'un élément glandulaire foliaire de l'*A. grata* sectionné transversalement. Ces cellules montrent une hauteur minimale par rapport à celles du centre de la glande. Elles présentent une polarité cellulaire, mais la réaction APS positive est peu intense à leur niveau (APS-bleu alcian).

Fig. 10. — Quelques cellules palissadiques du centre d'un élément glandulaire sectionné transversalement chez l'*A. putzeysii*. Les ponctuations sont nombreuses et larges dans les parois latérales et basales. La polarité cellulaire (malgré la rétraction du cytoplasme) est très évidente (bleu de Toluidine).





