

# La reprise de croissance annuelle de la tige fasciée chez l'*Evonymus japonicus* Thunb. var. *microphylla* Jeager.

GISÈLE JÓNSSON

Université de Paris XI, Laboratoire de Biologie végétale  
362 Orsay 91, France

ABSTRACT: Morphological investigations on normal and fasciated stems of *Evonymus japonicus* Thunb. var. *microphylla* Jeager have been carried out during the period of reactivation of the growing buds. It is shown that, towards the end of the winter rest period, *the apical region of fasciated stems is occupied by a great number of buds arranged in a linear disposition*. These buds appear to be of more or less normal structure. They become functionally *independant* and develop either into normal or fasciated stems.

The results suggest that the terminal region of fasciated stems of *Evonymus japonicus* Thunb. var. *microphylla* Jeager is composed of *many shoot apices*. These results confirm the author's earlier interpretation as to the *vegetative fasciation* in higher plants.

Après le repos hivernal, la reprise de croissance annuelle des plantes vivaces est assurée par les méristèmes caulinaires. Dans le cadre de mes études ontogéniques sur la fasciation, ce problème a été envisagé chez un sujet fascié, le *Stapelia variegata* L., plante vivace cactoïde. Dans ce cas, le départ de croissance de la tige fasciée en éventail se caractérise par l'individualisation, au sommet de la crête végétative, de nouvelles unités caulinaires, les unes normales, les autres fasciées, issues de points végétatifs indépendants (JÓNSSON, 1969).

A titre comparatif, il a paru intéressant d'étudier ce phénomène chez un arbuste fascié pourvu, pendant le repos hivernal, de bourgeons typiques à écailles. Mes observations ont porté sur l'*Evonymus japo-*

*nicus* qui est un des arbustes le plus facilement sujet à la fasciation (WHITE 1948, CODACCIONI 1954, PLANTEFOL 1961).

## MATERIEL

Le Fusain étudié est une variété horticole, *Evonymus japonicus* Thunb. var. *microphylla* Jeager. Les sommets des tiges fasciées étudiées proviennent de plusieurs arbustes cultivés depuis plus de 30 années dans le Jardin de la Station Biologique de Roscoff (Nord-Finistère, France). Chaque individu est un ensemble de 10 à 20 troncs dont certains, à leur base, mesurent plus de 10 cm de diamètre. Leur hauteur, contrôlée par des tailles généralement automnales, est de 2 à 3 mètres. Les pousses du sommet, ou celles dégagées latéralement du taillis, sont, pour la plupart, des tiges fasciées en éventail, voisinant avec des bouquets de tiges normales.

## LA POUSSE FEUILLEE A LA FIN DE L'HIVER

1 — La tige normale — (Mars 1971) (fig. 1, pl. I).

La tige normale, figurée en 1, a plusieurs années. La pousse de 1970, délimitée par les flèches, porte à sa base des cicatrices d'*écailles* (*cec*) et conserve, dans sa partie supérieure, des *feuilles* que l'on peut considérer comme persistantes (*fp*). Certaines, pour la commodité de l'étude, ont été sectionnées à leur base (*bf*). *Écailles* et *feuilles* sont disposées selon le type opposé décussé. Elles possèdent semblablement une nervure médiane et peuvent toutes deux axiller un *bourgeon* (*b*), ce qui leur confère un caractère foliaire. Leur différence est essentiellement morphologique: l'*écaille*, de petite taille, arrondie en cornet, est caduque. Son insertion, étroite, marque sur la tige une cicatrice brunâtre. La *feuille*, à limbe et pétiole, a une insertion plus épaisse et plus large.

La tige se termine par un *bourgeon* (*bt*) qui montre extérieurement 8 paires d'*écailles* (*ec*). La dissection de ce *bourgeon* met en évidence, à l'intérieur de la zone des *écailles*, très tassées les unes sur les autres, de très jeunes *feuilles* encadrant un *point végétatif* dont les *bourrelets* de deux *ébauches* foliaires opposées montrent qu'il n'est pas tout à fait inactif.

Un second type de *bourgeon* considéré également comme *normal* s'observe au sommet des *tiges verticillées par 3* (CODACCIONI 1954).

Dans ce cas-là, les 3 écailles ou feuilles d'un verticille, insérées dans le même plan horizontal, alternent avec celles du verticille précédent, comme dans la disposition opposée décussée. Cette dernière disposition phyllotaxique, par analogie, peut être qualifiée de disposition *verticillée par 2*.

## 2 — La tige fasciée — (Mars 1971) (phot. 1, pl. III; fig. 3, pl. I).

La figure 3, pl. I représente la face d'une tige fasciée dégagée de ses feuilles (insertions visibles: *bfp*). Cette pousse de l'année 1970 est une tige en éventail dont la partie inférieure ne porte que des cicatrices d'écailles (*cec*), cependant que, dans la partie supérieure, s'insèrent de nombreuses feuilles persistantes (*fp*), non enlevées sur l'autre face. On constate que, de la même manière que la tige normale, cette tige fasciée a édifié, durant l'année 1970, d'abord des écailles, puis des feuilles.

Les feuilles supérieures de cette tige fasciée, insérées approximativement en une ligne horizontale (flèche) forment deux franges parallèles entre lesquelles apparaît un *sommet en forme de crête* (*cs*). Ce sommet montre extérieurement un ensemble considérable d'écailles tassées en bourrelets. 428 écailles ont été dénombrées pour le sommet représenté sur la figure 3. L'enlèvement de ces écailles a fait apparaître des jeunes feuilles entourant *16 points végétatifs*, plus ou moins normaux.

Le sommet d'une autre tige fasciée est représenté fig. 4 pl. I, vu de dessus. Les feuilles persistantes (*fp*) sont naturellement écartées de chaque côté. Elles bordent un *bourrelet sommital* presque rectiligne (*cs*), formé, lui aussi, d'une multitude d'écailles (*ec*) très tassées. Cependant, à droite, dans l'axe de la crête, des écailles, groupées en une sorte de gros bourgeon (*B*), forment un ensemble dégagé du reste du sommet.

*Ainsi, chez le Fusain, la morphologie générale du sommet de la tige fasciée, se caractérise, à la fin de la période hivernale, par une crête en bourrelet, constituée extérieurement par un grand nombre d'écailles, et délimitée par deux rangées de feuilles persistantes.*

Les exemples, figurés en 3 et 4, représentent une pousse annuelle, prolongement de l'axe initial. Mais, généralement, au sommet de la tige initiale fasciée, se développent plusieurs pousses. La figure 5 représente un rameau de 1969 (flèche) dont 4 tiges ont, en 1970, continué la croissance (*t1*, *t2*, *t3*, *t4*). L'une d'elles est normale (*t1*), deux sont légèrement fasciées (*t2* et *t3*). La quatrième, *t4*, est très anormale.

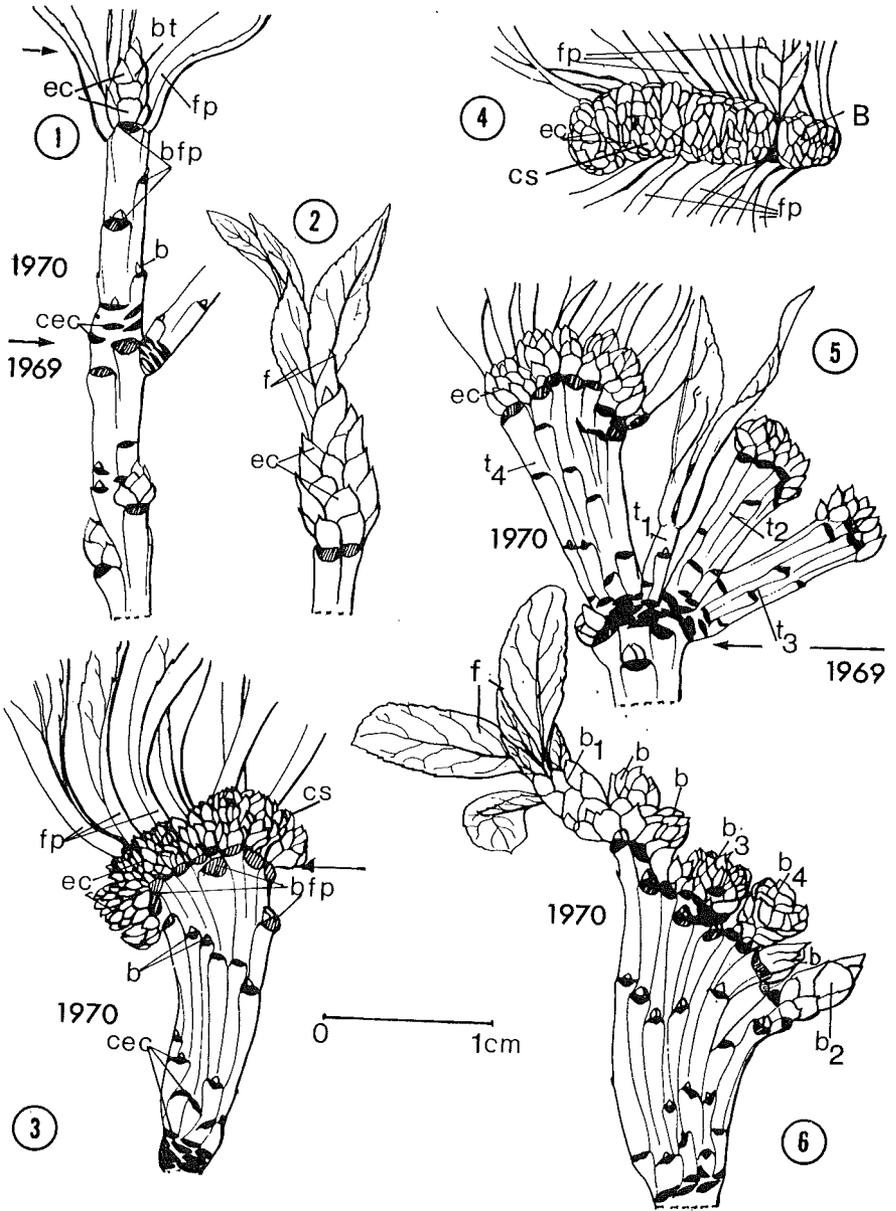


PLANCHE I

*Evonymus japonicus* Thunb. var. *microphylla* Jeager

Mais tous les sommets des tiges fasciées présentent la configuration typique de deux collerettes de feuilles parallèles, bordant une crête terminale cachée par des écailles.

## LE DEPART DE L'ACTIVITE VEGETATIVE ANNUELLE

### 1 — La tige normale — (Fin Avril 1971).

Les écailles du bourgeon s'écartent (*ec*, fig. 2, pl. I) et s'étagent nettement les unes au-dessus des autres, cependant qu'au sommet du bourgeon étiré, les feuilles (*f*) apparaissent. Le *bourgeon*, par une élongation rapide, se transforme en *tige feuillée*.

### 2 — La tige fasciée — (Fin Avril 1971).

a — La figure 6, pl. I représente le sommet d'une tige fasciée récoltée le 23 Avril 1971. La crête, dégagée de ses feuilles persistantes,

←

#### LEGENDES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES:

*b, bl, b2; . . .* : bourgeons; *bfp*: base de feuille persistante; *bt*: bourgeon terminal; *cec*: cicatrice d'écaille; *cs*: crête sommitale; *ec*: écaille; *f*: feuille; *fp*: feuille persistante; *t, t1, t2, . . .* : tiges. Pour la commodité de l'étude, feuilles persistantes et parfois écailles ont été enlevées. Leur insertion est alors représentée, celle des écailles en noir, celle des feuilles par des rayures.

FIGURE 1 Mars 1971 — Une *tige normale* de plusieurs années, composée d'une superposition de rameaux annuels issus du bourgeon terminal. La pousse d'une année porte des cicatrices d'écailles (*cec*) et de feuilles persistantes (*bfp, fp*). Elle se termine par un bourgeon (*bt*) protégé par des écailles (*ec*).

FIGURE 2 Fin Avril 1971 — Le bourgeon terminal de la *tige normale* s'épanouit et s'allonge en tige feuillée.

FIGURE 3 Mars 1971 — A la fin de la période hivernale, *tige fasciée* en éventail, terminée par un bourrelet d'écailles (*cs*).

FIGURE 4 Mars 1971 — Le sommet d'une *tige fasciée*, vu de dessus, montrant, entre deux rangées de feuilles persistantes (*fp*) un bourrelet sommital (*cs*) protégé par des écailles (*ec*).

FIGURE 5 Mars 1971 — Un *rameau fascié* de 1969 s'est développé, en 1970, en 4 tiges plus ou moins normales.

FIGURE 6 23 Avril 1971 — Premiers symptômes du *départ de croissance de la tige fasciée*. Sept bourgeons (*b, bl, . . .*), bien individualisés, sont séparés les uns des autres. Le bourgeon *bl* est déjà épanoui en tige feuillée.

Explications dans le texte.

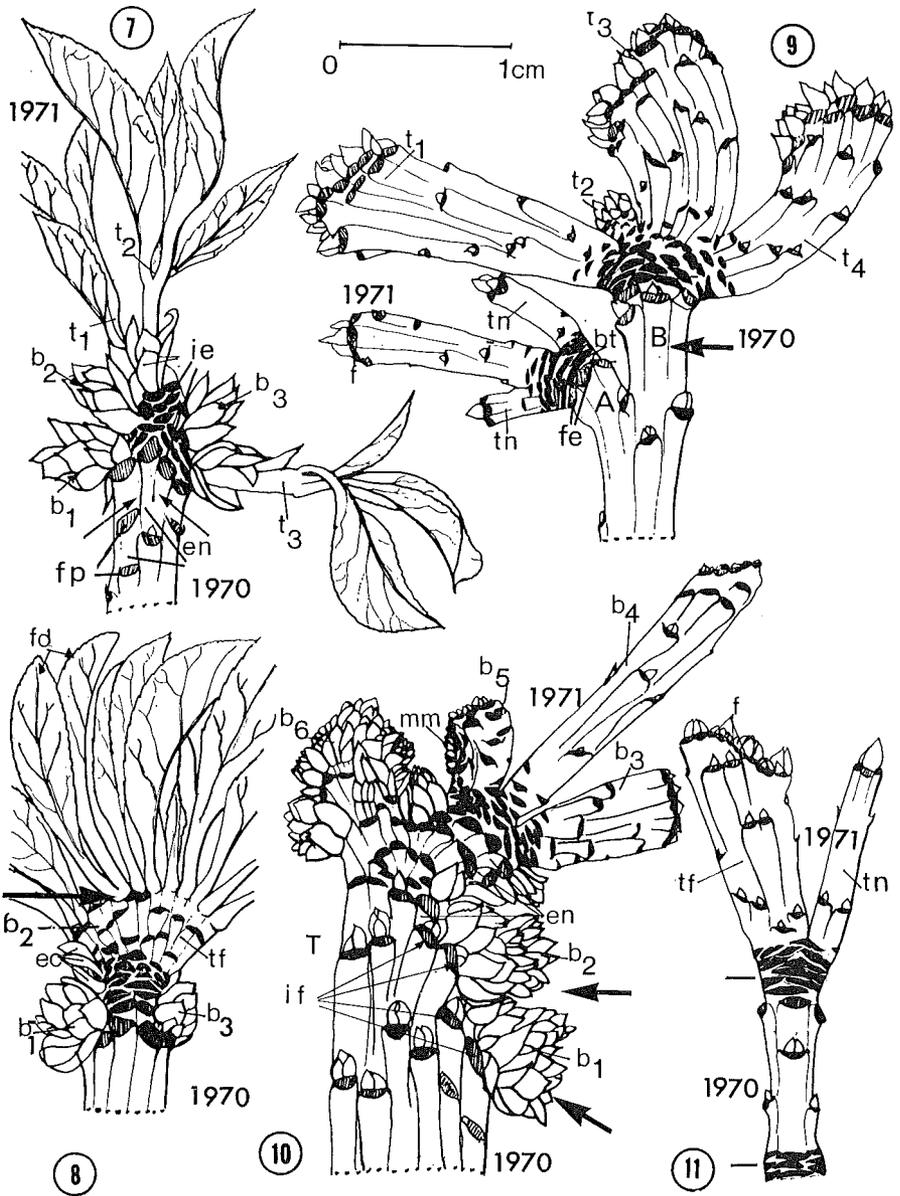


PLANCHE II

*Evonymus japonicus* Thunb. var. *microphylla* Jeager

a perdu l'aspect d'un bourrelet plus ou moins uniforme: sept bourgeons y sont nettement individualisés. Aux extrémités de la crête se sont dégagés deux bourgeons, *b1* et *b2*. Le développement du bourgeon *b1* a déjà commencé puisque 6 feuilles (*f*) marquent, comme pour le cas normal, l'élongation d'une jeune tige. Le bourgeon *b2*, entouré d'écailles, garde encore sa physionomie hivernale. Les autres bourgeons du sommet de la crête sont bien séparés les uns des autres. Certains (*b3* et *b4*) paraissent *anormaux*. En effet, très volumineux, ils diffèrent des bourgeons normaux par leur étirement suivant la ligne sommitale de la tige fasciée initiale. Leur dissection fait apparaître un nombre anormalement élevé de formations foliaires, insérées sans règle commune avec la normale.

Ainsi, *les premières manifestations du départ de la croissance de la tige fasciée sont, apparemment, une individualisation de bourgeons alignés côte à côte le long de la crête sommitale. Ces bourgeons sont plus ou moins normaux.*

L'ensemble de ces bourgeons peut constituer une ligne presque horizontale (phot. 2 et 3, pl. III), parfois légèrement godronnée, ou bien former une sorte d'arceau dépassant sur les bords latéraux de la

←

#### LEGENDES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES:

*b, b1, b2, ...*: bourgeons; *bt*: bourgeon terminal; *ec*: écaille; *en*: entre-noeud; *f, fe*: feuille; *fp*: feuille persistante; *if*: insertion foliaire; *mm*: méristème marginal; *t, t1, t2, ...*: tiges; *tf*: tige fasciée; *tn*: tige normale.

FIGURE 7 28 Avril 1971 — Le sommet d'une tige anormale de 1970 (élongation des entre-noeuds, *en*, plus importante dans la partie médiane) donne naissance à 6 bourgeons (*b, ...*). Trois se sont développés en tiges normales (*t1, ...*).

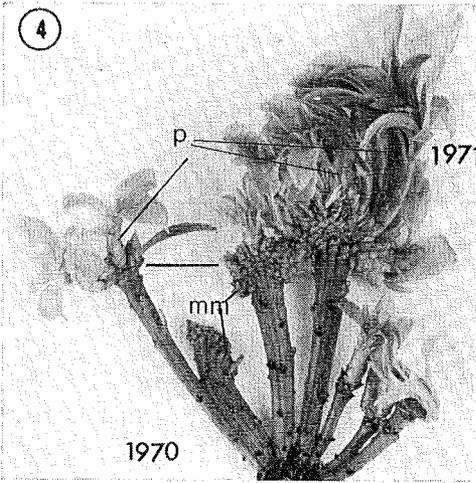
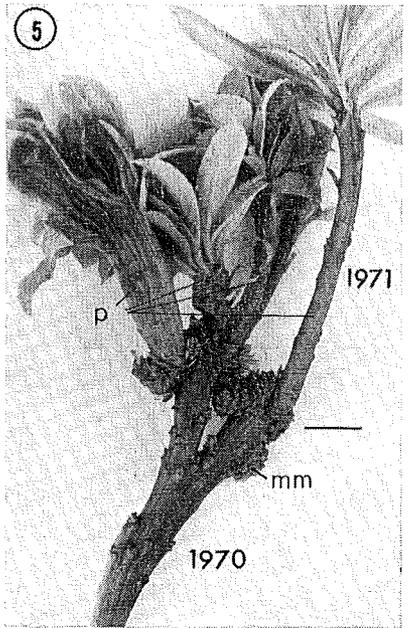
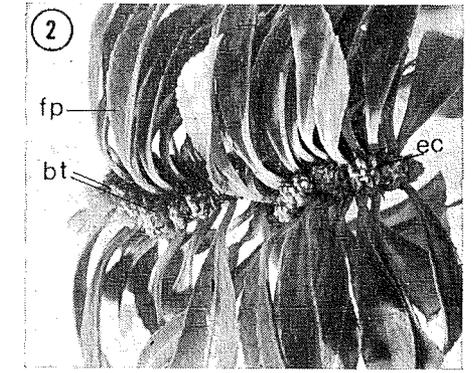
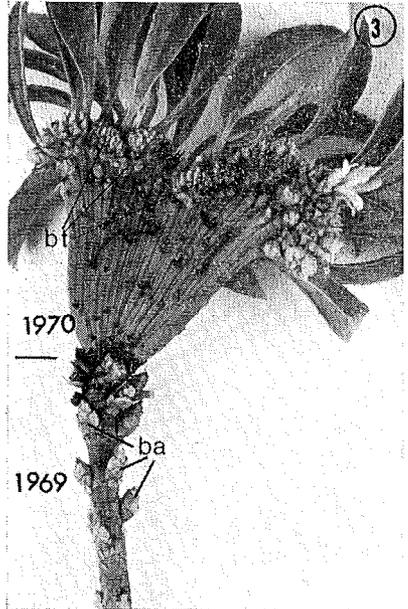
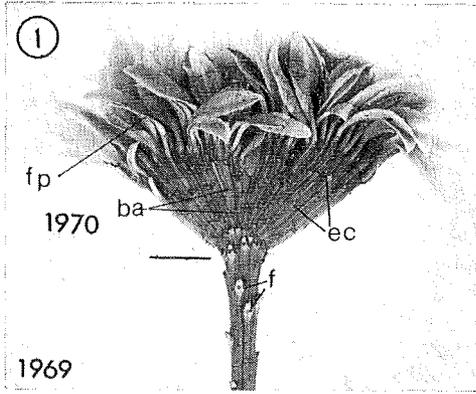
FIGURE 8 2 mai 1971 — Tige anormale à trois bourgeons terminaux. Le point végétatif du bourgeon central (*b2*) édifie une *tige fasciée en éventail* (*tf*) dont le développement est déjà bien avancé. On note la présence d'une *feuille double* (*fd*) dans la ligne des feuilles sommitales.

FIGURE 9 4 Mai 1971 — Accentuation de la fasciation. Le rameau anormal de 1970 s'est développé en 7 tiges dont 5 fasciées et 2, à ce stade, normales.

FIGURE 10 4 Mai 1971 — Sommet de *tige fasciée* dont une partie garde un aspect hivernal en bourgeons. Trois tiges anormales viennent de naître. La crête sommitale se recourbe et descend sur le bord latéral de la tige (flèches). Exemple typique de *méristème marginal*.

FIGURE 11 7 Mai 1971 — Apparition au sommet d'une *tige normale* de deux tiges, l'une *fasciée*, l'autre normale (comparer avec la tige présentée sur la photographie 3, pl. III).

Explications dans le texte.



P L A N C H E III

*Evonymus japonicus* Thunb. var. *microphylla* Jeager

tige. La figure 7, pl. II présente un tel sommet où 6 bourgeons viennent de se développer (fin Avril 1971). Trois bourgeons sont au repos (*b1*, *b2* et *b3*), tandis que les autres ont déjà donné naissance à des tiges normales à feuilles opposées (*t1*, *t2*, et *t3*); mais *t3* fait avec l'axe de la tige de 1970 un angle d'environ 90°. Les bases des feuilles persistantes (*fp*) et les insertions visibles de quelques écailles (*ie*) montrent leur orientation convergente vers le milieu de cette face de la tige (flèches). Il semble qu'il y ait eu, dans ce cas, une anomalie dans la croissance en hauteur de la tige, avec élongation plus importante des entre-nœuds de la région médiane de la tige (*en*).

Il faut remarquer que le *départ de croissance* n'est pas uniforme pour toutes les tiges et qu'il *n'affecte pas simultanément tous les bourgeons présents au sommet de la fasciation*. Ce fait met en évidence la

←

LEGENDES COMMUNES A TOUTES LES PHOTOGRAPHIES:

*ba*: bourgeon axillaire; *bt*: bourgeons terminaux composant le sommet de la tige fasciée; *ec*: écaille; *fp*: feuille persistante; *mm*: méristème marginal; *p*: pousse du printemps 1971.

PHOTOGRAPHIE 1 (x 0,8) — Mars 1971.

Une tige fasciée en éventail typique portant, à sa base, des écailles (*ec*). Son sommet est caché par une frange de feuilles persistantes (*fp*). Feuilles et écailles axillent des bourgeons (*ba*).

PHOTOGRAPHIES 2 ET 3 (x 1,2) — Fin Avril 1971.

Une tige fasciée en début de croissance, vue de dessus et de face. Le sommet, entre deux rangées de feuilles persistantes (*fp*) est une crête où s'alignent des bourgeons (*bt*). Remarque (flèche) un bourgeon venant de s'épanouir et dont les feuilles sont dégagées. En outre, la tige de 1969 est normale, à feuilles opposées. Leur position est soulignée par leurs bourgeons axillaires (*ba*) très développés.

PHOTOGRAPHIE 4 (x 0,8) — 2 Mai 1971.

Un sommet de tige développé en plusieurs rameaux plus ou moins anormaux. La reprise de croissance est déjà commencée. De nombreuses pousses feuillées (*p*) sortent des bourgeons. Certains bourgeons ne sont pas éclos. On remarque, de plus, des méristèmes marginaux (*mm*).

PHOTOGRAPHIE 5 (x 0,8) — 7 Mai 1971.

Au sommet des tiges de 1970 sont apparues des tiges de 1971 (*p*) dont les feuilles ont déjà des dimensions adultes. Les écailles sont déjà tombées. Cependant des bourgeons terminaux de la crête fasciée ne se sont pas développés (*bt*). Il y a tout lieu de penser qu'ils resteront à ce stade de repos. Des méristèmes marginaux, non développés, (*mm*) sont aussi visibles.

Explications dans le texte.

parfaite *individualisation* de ces bourgeons (phot. 4 et 5, pl. III). La figure 8, pl. II, montre une tige, prélevée le 2 Mai 1971, tige à trois bourgeons terminaux, *b1*, *b2* et *b3*. Le développement du bourgeon central donne une jeune tige fasciée en éventail (*tf*). On remarque qu'à la base le nombre des écailles est anormalement élevé; certaines (*ec*), non enlevées, sont visibles sur le côté gauche. Après la construction d'un axe peu important (0,6 cm de hauteur, 0,9 cm de plus grande largeur), une frange d'une trentaine de feuilles a été édifiée par la zone méristématique apicale. Il faut noter, accentuant l'anomalie, la présence d'une *feuille double* (*fd*) dont la base (flèche), aux dimensions doubles de la normale, est bifurquée en deux pétioles menant à des limbes respectivement normaux, mais orientés dans deux plans faisant entre eux un angle de 90°.

b — La figure 9, pl. II, représente un rameau récolté le 4 Mai 1971 et dont les feuilles et écailles ont été retirées. L'étage inférieur, tige de l'année 1970, se termine par deux sommets *A* et *B*. Le sommet *A*, en fin de croissance, porte 6 feuilles insérées sensiblement au même niveau horizontal (*fe*). Au niveau supérieur de cette couronne de feuilles, la pousse qui se développe, ce printemps 1971, (*bt*), montre, dès la zone des écailles, le départ de 3 tiges dont deux portent des points végétatifs normaux (*tn*). La tige qui occupe le milieu est légèrement aplatie. Cinq feuilles (*f*), insérées au même niveau horizontal, encadrent son sommet anormal.

La tige *B* a évolué en 4 tiges, *t1*, *t2*, *t3*, *t4*, toutes anormales. La tige *t2* marque un retard de développement.

Cet exemple, *tige fasciée donnant naissance à de nombreuses tiges fasciées ou normales*, est assez fréquemment rencontré.

c — Une autre forme de reprise de croissance de la tige fasciée, comparable en partie à l'exemple figuré en 7, pl. II, est figurée en 10, pl. II. La crête méristématique terminale est recourbée sur les bords de la tige et réalise des formations latérales très importantes (flèches). Les entre-noeuds (*en*) sont, pour la face visible, ou très longs ou très courts, et, de ce fait, non alignés. Les insertions des feuilles (*if*) ne sont pas non plus horizontales, mais comme étirées dans la nouvelle orientation presque verticale de la bordure.

Il était intéressant de suivre le départ de croissance de ces "*méristèmes marginaux*". La figure 10 permet de constater que, tout comme les *méristèmes* franchement *sommitaux*, ces méristèmes marginaux peuvent évoluer en *bourgeons indépendants*: — les bourgeons *b1* et

*b2* qui, ce 4 Mai 1971, n'ont pas encore subi d'élongation apparente, — les bourgeons *b3*, *b4* et *b5*, développés en tiges fasciées. Il faut remarquer que *b5* offre la formation précoce d'un nouveau méristème marginal (*mm*).

Les photographies 4 et 5, pl. III, représentent des méristèmes marginaux (*mm*) n'ayant pas subi de départ de croissance.

d — Les nombreuses tiges anormales étudiées montrent qu'une tige déjà fasciée peut poursuivre sa croissance en bourgeons et tiges plus ou moins fasciées et, par conséquent, assurer la continuation et l'extension de l'anomalie. D'autres cas, cependant, montrent l'apparition d'un bourgeon anormal au sommet d'une tige toujours normale jusque là. Un tel exemple est figuré en 11, pl. II. C'est le sommet d'une tige restée normale pendant plusieurs années. Ce printemps 1971 (7 Mai) son sommet, bourgeon anormal, se développe en deux tiges, l'une à verticilles de 3 feuilles (*tn*), type stable considéré comme normal, l'autre fasciée (*tf*), de 1 cm de hauteur, possédant déjà à son sommet, après une dizaine de jours de développement, plus d'une vingtaine de feuilles (*f*).

De tels cas sont assez fréquents, mais moins nombreux que ceux précédemment décrits (conférer phot. 3, pl. III, où une tige normale de type 2, dont les bourgeons axillaires sont très développés, a donné, l'année suivante, une tige fasciée en éventail).

## DISCUSSION

Malgré les diverses modalités que prend le départ de croissance annuelle des tiges anormales d'*Evonymus japonicus* Thunb. var. *microphylla* Jaeger, on constate que la reprise de végétation suit les règles de la normale. En effet, chez la plante normale, le *bourgeon apical végétatif* peut, après chaque période de repos hivernal, rester indéfiniment fonctionnel. Le sommet de la tige fasciée de Fusain, *crête végétative*, constituée d'un ensemble de bourgeons feuillus plus ou moins anormaux (cf. fig. 3), mais tous issus de l'axe principal, permet aussi le développement continu de la tige. L'ensemble des tiges anormales qui peuvent être issues chaque année des crêtes fasciées, bien que présentant des orientations diverses, n'en continuent pas moins l'axe principal et assurent ainsi une *croissance monopodiale*.

Mais la fasciation peut se compliquer par la présence de *méristèmes marginaux*. Ces derniers semblent résulter du dérèglement de la crois-

sance des segments foliaires de la tige fasciée. Cependant il ne paraît pas impossible que certains de ces méristèmes correspondent à des *bourgeons axillaires* des feuilles les plus proches du bord de la tige.

L'étude morphologique présente, faite à un moment précis de la vie de la plante, au début de sa croissance annuelle, montre, en outre, la *non-uniformité du sommet de la tige fasciée*. En effet, la crête terminale de la tige fasciée est organisée en plusieurs bourgeons alignés les uns à côté des autres. De plus, on remarque que ces bourgeons ont pour qualité essentielle une *indépendance fonctionnelle* lors de leur transformation en tiges feuillées normales ou fasciées.

Ce comportement est à rapprocher de celui observé chez une autre fasciation végétative, celle du *Stapelia variegata* L. (JÓNSSON, 1969, 1970). Chez cette espèce, après un repos lié généralement à une période de sécheresse, des *points végétatifs* s'individualisent au sommet de la lame fasciée et créent également des tiges normales ou anormales.

La différence réside dans le fait que chaque tige fasciée de *Fusain* est issue d'un *bourgeon*, c'est-à-dire d'un point végétatif ayant déjà fonctionné, et dont la mise en place, plus lointaine, date de l'année de croissance précédente.

Cette étude montre aussi que le départ de croissance des nouvelles tiges fasciées de *l'Evonymus japonicus* n'est qu'une élongation des entrenœuds des tiges embryonnaires contenues dans le bourgeon d'hiver. Les modalités d'*édification d'une pousse fasciée* doivent, par conséquent, être recherchées lors de la *création des écailles et des feuilles par les points végétatifs des bourgeons dont l'ensemble constitue le sommet en crête de la tige fasciée initiale*.

#### REFERENCES

- CODACCIONI, M., 1954. *Rev. Gen. Bot.* **61**, 750–786.  
JÓNSSON, G., 1969. *Rev. Gen. Bot.* **76**, 37–74.  
JÓNSSON, G., 1970. *Act. Nat. Isl.* **II**, **9**, 1–15.  
PLANTEFOL, L., 1961. *Act. Soc. Helv. Sc. Nat.* **141**, 59–74.  
WHITE, O. E., 1948. *Bot. Review* **14**, 319–358.

Received Nov. 1971.