

PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE. — *Étude anatomique de l'épiderme de la feuille d'Hevea brasiliensis* Künth. (Müll.-Arg.). Note de Christine Sanier et Jean d'Auzac, présentée par Roger Buvat.

L'épiderme inférieur des feuilles d'*Hevea*, présente, avant même la complète maturité des feuilles, une architecture rugueuse très tourmentée lui conférant un aspect fortement réticulé. La majorité des stomates se trouve profondément encryptée dans ce réticulum épidermique alors qu'au contraire un nombre plus limité de structures de type stomatique, situées sur les nervures, sont nettement extériorisées. L'épiderme supérieur, dépourvu de stomates, présente au stade jeune une architecture très fine lui conférant un aspect strié évoluant au stade adulte pour former un réseau vermiculé finement enchevêtré.

PLANT PHYSIOLOGY. — Anatomical study of *Hevea brasiliensis* leaf epidermis.

The lower epidermis of leaves from *Hevea*, already before complete maturity, presents a rough architecture and a very rugged structure which confers it a strongly reticulated aspect. Most of the stomata found in the lower epidermis are deeply seated in that reticulate structure while other stomata-like structures, less in number, and situated on the veins are completely exposed. The upper epidermis, devoid of stomata, presents at early stages a very fine architecture conferring it a striated aspect, the whole developing into a finely entangled vermicular network at the adult age.

Chez les ligneux à feuilles caduques, les feuilles jeunes sont très généralement plus sensibles aux attaques fongiques que les feuilles âgées. C'est notamment le cas pour l'*Hevea* en ce qui concerne un champignon pathogène, le *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) qui provoque des dégâts notables dans les conditions éco-climatiques de certaines plantations du Cameroun.

L'objet de cette étude est de connaître l'ontogenèse du développement foliaire de l'*Hevea* au plan épidermique, afin, par la suite, de tenter de relier l'évolution anatomique à la sensibilité aux champignons pathogènes et de rechercher d'éventuelles liaisons entre les aspects anatomiques et la sensibilité clonale reconnue par ailleurs, au moins pour le *C. gloeosporioides* (Y. Senechal et A. Beltoise, communication privée).

Diverses techniques ont été utilisées pour mettre en évidence l'épiderme inférieur et ses stomates :

- la première consiste à réaliser des coupes à main levée de lambeaux d'épiderme, les plus fines possible, avec coloration ou non au Lugol et montage dans l'eau entre lame et lamelle;

- la seconde fait intervenir une solution de KOH à 3 % dans l'eau bouillante, dans laquelle on plonge des fragments de feuille. Après quelques minutes les échantillons sont rincés plusieurs fois à l'eau du robinet et l'on peut alors facilement, sur les feuilles âgées, détacher l'épiderme supérieur ou inférieur que l'on observe comme précédemment.

Ces techniques ont permis d'observer des coupes longitudinales paradermales en microscopie photonique. Enfin, pour confirmer les premières observations, de petits fragments de feuilles ont été fixés au F.A.A. puis déshydratés à l'alcool par bains successifs, traités ensuite par la méthode du point critique et métallisés à l'or-palladium avant d'être observés grâce à un microscope électronique à balayage « JEOL JSM 35 ».

Le matériel végétal provient d'une serre tropicalisée de l'I.R.C.A.-C.I.R.A.D. à Montpellier. Bien que des différences de densité stomatique aient été signalées [2], une étude superficielle des feuilles adultes de quelques clones disponibles sur place n'a pas révélé, en toute première approximation, de différence clonale qualitative évidente, ce qui a conduit à utiliser dans ce travail essentiellement le clone GT1.

Les feuilles dites « âgées » ont été prélevées au stade D [5] (feuille verte, port érigé) longueur supérieure à 10 cm, les « jeunes » feuilles aux stades B₂ (petites feuilles rouges pendantes) et C (feuilles vert clair pendantes) de longueur inférieure à 5 cm.

EXPLICATIONS DES PLANCHES I ET II

Abréviation sur les figures : st, cellule stomatique; ce, cellule épidermique; cc, crête cuticulaire; cs, cellule subsidiaire; cg, cellule de garde; c, cuticule; os, ostiole; sn, « stomate de nervure »; pl, plis.

Explanation of Figures: st, stomatal cell; ce, epidermal cell; cc, cuticular crest; cs, subsidiary cell; cg, guard cell; c, cuticle; os, stomatal pore; sn, "vein stomata"; pl, fold.

Fig. 1 à 2. — Coupes longitudinales paradermales obtenues après trempage dans KOH de l'épiderme supérieur d'une feuille jeune (1) ou âgée (2) (G × 470). Absence de stomates.

Figs. 1 to 2. — *Paradermal longitudinal sections obtained by KOH treatment of upper epidermis from young (1) or aged leaf (2) (M × 470). Lack of stomata.*

Fig. 3 à 4. — Coupe longitudinale paradermale à main levée d'épidermes inférieurs de feuilles âgées. Mise au point sur les crêtes cuticulaires (3) ou sur les stomates (4) (G × 520).

Figs. 3 to 4. — *Handing-cut paradermal longitudinal sections of lower epidermis from aged leaves focused on cuticular crests (3) or on stomata (4) (M × 520).*

Fig. 5 à 6. — Coupe longitudinale paradermale obtenue après trempage dans KOH de l'épiderme inférieur d'une feuille âgée. Mise au point sur les crêtes cuticulaires (5) ou sur les stomates (6) (G × 330).

Figs. 5 to 6. — *Paradermal longitudinal section of lower epidermis obtained by KOH treatment, focused on cuticular crests (5) or on stomata (6) (M × 330).*

Fig. 7. — Vue d'ensemble de l'épiderme inférieur d'une jeune feuille en fin de stade B₂. On distingue un « stomate de nervure » non encrypté (G × 300).

Fig. 7. — *General view of lower epidermis of a young leaf at the end of B₂ state. An exposed "vein stomata" can be seen (M × 300).*

Fig. 8. — Vue générale d'un épiderme supérieur de feuille âgée de PB 235 (G × 300).

Fig. 8. — *General view of an upper epidermis of aged leaf from PB 235 (M × 300).*

Fig. 9 à 10. — Cuticule réticulée et stomates encryptés sur une jeune feuille verte au stade C (9) et au stade D (10) (G × 600).

Figs. 9 to 10. — *Reticulated cuticle and deeply seated stomata on a young green leaf at C state (9) and D state (10) (M × 600).*

Fig. 11, 12 à 13. — Vue d'ensemble de jeunes feuilles à différents stades de croissance en microscopie à balayage. Début de stade B₂ (11); on ne distingue pas les cellules épidermiques des cellules stomatiques, à l'exception d'un « stomate de nervure ». Stade B₂ (12): les crêtes cuticulaires ne sont pas encore visibles. Fin de stade B₂ (13): formation des crêtes cuticulaires (G × 400).

Figs. 11, 12 to 13. — *General view of young leaves at different states of growth (scanning electron micograph) beginning of B₂ state (11): epidermal and stomatal cells are undistinguishable. B₂ state (12): cuticular crests are not visible. End of B₂ state (13): formation of cuticular crests (M × 400).*

Fig. 14 à 15. — Détail de stomates encryptés sur une jeune feuille au stade B (14) (les cellules subsidiaires sont recouvertes de cuticules réticulées) (G × 3 000) et sur feuille âgée (15) (G × 3 000).

Figs. 14 to 15. — *Detail of deeply seated stomata on a young leaf at B state (14) (subsidiary cells are covered with reticulated cuticle) (M × 3,670) and on aged leaves (15) (M × 3,000).*

Fig. 16. — Détail d'un stomate caché sous les crêtes formées par la cuticule d'une feuille âgée (G × 2 000).

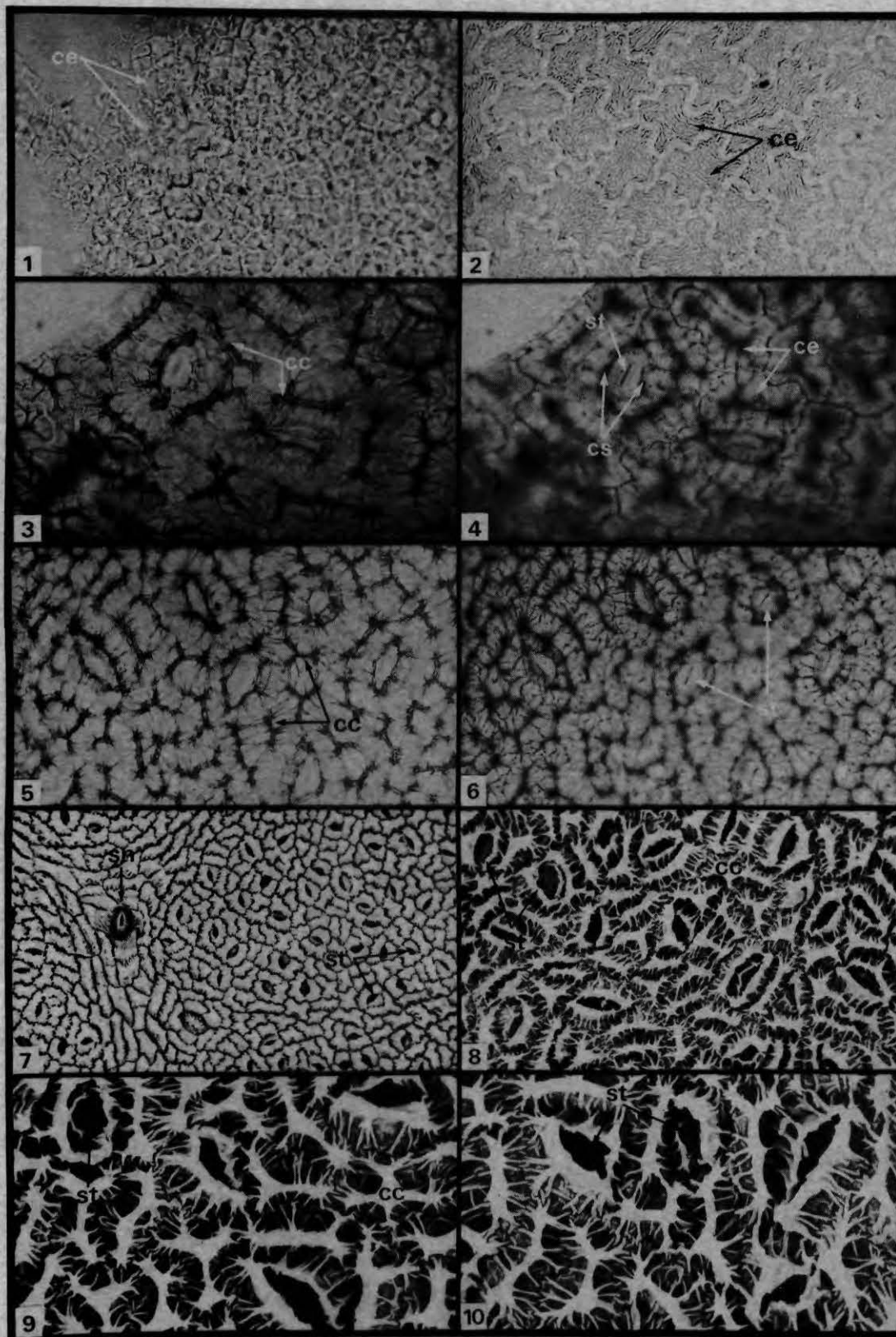
Fig. 16. — *Detail of a stomate hidden under the crests produced by the cuticle of an aged leaf (M × 2,000).*

Fig. 17. — Détail d'un « stomate de nervure » sur feuille âgée. Les crêtes cuticulaires sont repoussées autour de l'ostiole (G × 3 000).

Fig. 17. — *Detail of a "vein stomata" on an old leaf. The cuticular crests are pushed back around of the stomatal pore (M × 3,000).*

Fig. 18, 19 à 20. — Vue d'ensemble de l'épiderme supérieur de jeunes feuilles. Début de stade B₂ (18): les contours des cellules épidermiques sont à peine visibles (G × 400). Stade B₂ (19): les contours des cellules épidermiques sont visibles, leur surface est plissée (G × 660). Stade C ou D (20): les plis de la cuticule sont très enchevêtrés (G × 660).

Figs. 18, 19 to 20. — *General view of the upper epidermis of young leaves. Beginning of B₂ state (18): the contours of epidermal cells are scarcely visible (M × 400). B₂ state (19): the contours of epidermal cells are visible, their surface is folded (M × 660). C or D state (20): the folds of the cuticle are very entangled (M × 660).*





L'épiderme des feuilles d'*Hevea brasiliensis* a fait l'objet d'un nombre limité d'études anatomiques ([1] à [4]) utilisant la seule microscopie photonique. Les premières observations de Rao [1] qui avaient mis en évidence une cuticule de type réticulée à la surface de l'épiderme inférieur de la feuille, le seul à posséder des stomates, ont été confirmées ici (fig. 1, 2, 3, 4).

L'examen au microscope optique d'épidermes inférieurs a permis de mettre en évidence que cette cuticule réticulée, très marquée à la surface des feuilles adultes, indécélables chez les jeunes feuilles, se présente sous forme de crêtes plus ou moins ramifiées (fig. 3, 5). Chaque crête semble surmonter une cellule épidermique et être orientée parallèlement à la plus grande longueur de cette cellule. Si l'on fait varier la mise au point du microscope et lorsque l'on pénètre les couches cellulaires, les crêtes disparaissent et les cellules épidermiques aux contours sinueux et réfringents sont nettement visibles, ainsi que les stomates situés dans le même plan (fig. 4, 6). Ces derniers sont bordés par deux cellules subsidiaires et sont donc de type paracytique ([1], [6]). L'examen des échantillons en microscopie électronique à balayage confirme l'existence de différences au niveau de la cuticule entre feuilles jeunes et feuilles âgées (fig. 7, 8). Le relief des images montre bien en effet les crêtes de cuticule, qui protègent les stomates de feuille âgée en les encryptant (fig. 9, 10). Au stade B2 jeune (fig. 11) les cellules épidermiques et stomatiques sont indiscernables; elles le deviennent partiellement par la suite, stade B2 âgé (fig. 12) et parfaitement en fin de stade B2 (fig. 13).

Sur une feuille un peu moins jeune, fin stade B2, mais encore anthocyanique, on aperçoit toujours le contour des cellules épidermiques, mais déjà la cuticule commence à être réticulée (fig. 7, 13). Les stomates sont bien visibles à ce stade (fig. 14).

Au stade C, une jeune feuille verte (fig. 9) présente la même cuticule qu'une feuille âgée (fig. 10). Il est à noter que des structures comparables à des stomates et situées sur les nervures, d'apparition plus précoce, ne sont pas du tout protégées par des crêtes épidermiques. Au stade B2 jeune (fig. 11) les cellules épidermiques qui entourent ces stomates semblent repoussées; les deux cellules subsidiaires sont indiscernables (fig. 7). Les « stomates de nervure » se retrouvent également sur feuilles âgées avec des crêtes cuticulaires dégageant le stomate au lieu de l'encrypter (fig. 17). En première approximation elles représenteraient moins de 3 % de l'ensemble des stomates. Aux stades C ou D, bien que les stomates soient très encryptés et donc abrités sous les crêtes cuticulaires (fig. 16), on peut parfois apercevoir les pores des stomates dans la lumière des cavités (fig. 15). Il est alors possible de distinguer un rebord en saillie sur le stomate, formant un premier rempart protecteur et enfin un deuxième rempart constitué par la cuticule des cellules de garde (fig. 15, 16).

Une rapide étude en microscopie à balayage a également été effectuée sur l'épiderme supérieur des feuilles d'*Hevea*. Celle-ci révèle la présence d'une cuticule plissée dont on a pu suivre l'évolution. Sur une très jeune feuille, début stade B₂ (fig. 18) on distingue à peine le contour des cellules épidermiques et un très léger plissement à leur surface. Au stade B₂ (fig. 19) les contours sont nettement visibles, les cellules sont bombées; de nombreux plis ornent leur surface. Ces derniers semblent plus ou moins orientés dans le même sens et parallèles pour une même cellule. Chez la feuille adulte (fig. 20) on arrive encore à suivre les contours des cellules épidermiques mais le plissement de la cuticule à leur surface, est beaucoup plus désordonné. Les plis semblent enchevêtrés. Des coupes transversales (figures non présentées) montrent que l'épaisseur de la cuticule sur l'épiderme inférieur varie approximativement du simple au double de la feuille jeune à

celle âgée (de 5 à 10 μm), par suite de la formation des crêtes étudiées précédemment. Sur l'épiderme supérieur, on ne remarque pas de variation sensible de l'épaisseur de la cuticule; les modifications suivant la maturation de la feuille semblent réduites à une exacerbation du plissement de la cuticule au niveau de la surface et non pas de l'épaisseur (de 2 à 3 μm aussi bien pour une feuille jeune que pour une feuille âgée). Enfin, l'observation du bord d'une feuille, montre pour l'épiderme inférieur des crêtes cuticulaires assez hautes, peu serrées les unes contre les autres; au contraire la cuticule de l'épiderme supérieur est formée par un réseau de plis, dense et compact mais peu épais.

CONCLUSION. — Cette étude préliminaire confirme que l'épiderme inférieur de la feuille d'*Hevea brasiliensis* est le seul à posséder des stomates. Au stade adulte cet épiderme possède un système de crêtes épaisses, réticulées pouvant constituer un obstacle mécanique important à la pénétration des champignons pathogènes. Ce système est inexistant au stade juvénile et ne devient très marqué qu'au stade C. L'encryptage profond des stomates, présents sur la seule face inférieure de la feuille, pourrait constituer éventuellement un obstacle à la pénétration des pathogènes. Toutefois, l'existence de « stomates de nervures » dont l'accès est beaucoup plus aisé, pourrait être par contre une voie d'accès préférentielle.

La cuticule de l'épiderme supérieur présente au stade jeune un aspect fortement strié laissant clairement séparées les cellules épidermiques. Au stade adulte elle apparaît sous forme d'un réseau vermiculé finement enchevêtré ne permettant plus de discerner le contour des cellules épidermiques.

Il paraît important maintenant de rechercher si les différences de sensibilité clonale au *C. Gloeosporioides* peuvent être reliées à des différences de structure anatomique. Dans le cas contraire, des facteurs chimiques clonaux tels des variations dans la teneur en composés phénoliques des feuilles par exemple, pourraient être prises en compte.

Reçue le 5 mai 1986, acceptée après révision le 16 juin 1986.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] A. N. RAO, *Nature (Lond.)*, 197, 1963, p. 1125-1126.
- [2] Y. D. A. SENANAYAKE *Rubb. Res. Inst. Ceylon Quart. J.*, 45, 1969, p. 22-31.
- [3] J. B. GOMEZ et S. B. HAMZAH, *J. Rubb. Res. Inst. Malaysia*, 28, 1980, p. 157-172.
- [4] S. T. BARIGAH, *Diplôme d'Études approfondies d'Écologie Tropicale*, Université d'Abidjan, 1984.
- [5] F. HALLE et R. MARTIN, *Adansonia*, ser. 2, 8, 1968, p. 475-503.
- [6] K. ESAU, *Plant Anatomy*, Second Edition, Wiley and Sons, 1965, p. 166-167.

Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
Laboratoire de Physiologie végétale appliquée, place Eugène-Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE. — Étude anatomique de l'épiderme de la feuille d'*Hevea brasiliensis* Künth. (Müll.-Arg.). Note de Christine Sanier et Jean d'Auzac, présentée par Roger Buvat.

L'épiderme inférieur des feuilles d'*Hevea*, présente, avant même la complète maturité des feuilles, une architecture rugueuse très tourmentée lui conférant un aspect fortement réticulé. La majorité des stomates se trouve profondément encryptée dans ce réticulum épidermique alors qu'au contraire un nombre plus limité de structures de type stomatique, situées sur les nervures, sont nettement extériorisées. L'épiderme supérieur, dépourvu de stomates, présente au stade jeune une architecture très fine lui conférant un aspect strié évoluant au stade adulte pour former un réseau vermiculé finement enchevêtré.

PLANT PHYSIOLOGY. — Anatomical study of *Hevea brasiliensis* leaf epidermis.

The lower epidermis of leaves from *Hevea*, already before complete maturity, presents a rough architecture and a very rugged structure which confers it a strongly reticulated aspect. Most of the stomata found in the lower epidermis are deeply seated in that reticulate structure while other stomata-like structures, less in number, and situated on the veins are completely exposed. The upper epidermis, devoid of stomata, presents at early stages a very fine architecture conferring it a striated aspect, the whole developing into a finely entangled vermicular network at the adult age.

Chez les ligneux à feuilles caduques, les feuilles jeunes sont très généralement plus sensibles aux attaques fongiques que les feuilles âgées. C'est notamment le cas pour l'*Hevea* en ce qui concerne un champignon pathogène, le *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) qui provoque des dégâts notables dans les conditions éco-climatiques de certaines plantations du Cameroun.

L'objet de cette étude est de connaître l'ontogenèse du développement foliaire de l'*Hevea* au plan épidermique, afin, par la suite, de tenter de relier l'évolution anatomique à la sensibilité aux champignons pathogènes et de rechercher d'éventuelles liaisons entre les aspects anatomiques et la sensibilité clonale reconnue par ailleurs, au moins pour le *C. gloeosporioides* (Y. Senechal et A. Beltoise, communication privée).

Diverses techniques ont été utilisées pour mettre en évidence l'épiderme inférieur et ses stomates :

- la première consiste à réaliser des coupes à main levée de lambeaux d'épiderme, les plus fines possible, avec coloration ou non au Lugol et montage dans l'eau entre lame et lamelle;

- la seconde fait intervenir une solution de KOH à 3% dans l'eau bouillante, dans laquelle on plonge des fragments de feuille. Après quelques minutes les échantillons sont rincés plusieurs fois à l'eau du robinet et l'on peut alors facilement, sur les feuilles âgées, détacher l'épiderme supérieur ou inférieur que l'on observe comme précédemment.

Ces techniques ont permis d'observer des coupes longitudinales paradermales en microscopie photonique. Enfin, pour confirmer les premières observations, de petits fragments de feuilles ont été fixés au F.A.A. puis déshydratés à l'alcool par bains successifs, traités ensuite par la méthode du point critique et métallisés à l'or-palladium avant d'être observés grâce à un microscope électronique à balayage « JEOL JSM 35 ».

Le matériel végétal provient d'une serre tropicalisée de l'I.R.C.A.-C.I.R.A.D. à Montpellier. Bien que des différences de densité stomatique aient été signalées [2], une étude superficielle des feuilles adultes de quelques clones disponibles sur place n'a pas révélé, en toute première approximation, de différence clonale qualitative évidente, ce qui a conduit à utiliser dans ce travail essentiellement le clone GT1.

Les feuilles dites « âgées » ont été prélevées au stade D [5] (feuille verte, port érigé) longueur supérieure à 10 cm, les « jeunes » feuilles aux stades B₂ (petites feuilles rouges pendantes) et C (feuilles vert clair pendantes) de longueur inférieure à 5 cm.

EXPLICATIONS DES PLANCHES I ET II

Abréviation sur les figures : st, cellule stomatique; ce, cellule épidermique; cc, crête cuticulaire; cs, cellule subsidiaire; cg, cellule de garde; c, cuticule; os, ostiole; sn, « stomate de nervure »; pl, plis.

Explanation of Figures: st, stomatal cell; ce, epidermal cell; cc, cuticular crest; cs, subsidiary cell; cg, guard cell; c, cuticle; os, stomatal pore; sn, "vein stomata"; pl, fold.

Fig. 1 à 2. — Coupes longitudinales paradermales obtenues après trempage dans KOH de l'épiderme supérieur d'une feuille jeune (1) ou âgée (2) (G × 470). Absence de stomates.

Figs. 1 to 2. — Paradermal longitudinal sections obtained by KOH treatment of upper epidermis from young (1) or aged leaf (2) (M × 470). Lack of stomata.

Fig. 3 à 4. — Coupe longitudinale paradermale à main levée d'épidermes inférieurs de feuilles âgées. Mise au point sur les crêtes cuticulaires (3) ou sur les stomates (4) (G × 520).

Figs. 3 to 4. — Handing-cut paradermal longitudinal sections of lower epidermis from aged leaves focused on cuticular crests (3) or on stomata (4) (M × 520).

Fig. 5 à 6. — Coupe longitudinale paradermale obtenue après trempage dans KOH de l'épiderme inférieur d'une feuille âgée. Mise au point sur les crêtes cuticulaires (5) ou sur les stomates (6) (G × 330).

Figs. 5 to 6. — Paradermal longitudinal section of lower epidermis obtained by KOH treatment, focused on cuticular crests (5) or on stomata (6) (M × 330).

Fig. 7. — Vue d'ensemble de l'épiderme inférieur d'une jeune feuille en fin de stade B₂. On distingue un « stomate de nervure » non encrypté (G × 300).

Fig. 7. — General view of lower epidermis of a young leaf at the end of B₂ state. An exposed "vein stomata" can be seen (M × 300).

Fig. 8. — Vue générale d'un épiderme supérieur de feuille âgée de PB 235 (G × 300).

Fig. 8. — General view of an upper epidermis of aged leaf from PB 235 (M × 300).

Fig. 9 à 10. — Cuticule réticulée et stomates encryptés sur une jeune feuille verte au stade C (9) et au stade D (10) (G × 600).

Figs. 9 to 10. — Reticulated cuticle and deeply seated stomata on a young green leaf at C state (9) and D state (10) (M × 600).

Fig. 11, 12 à 13. — Vue d'ensemble de jeunes feuilles à différents stades de croissance en microscopie à balayage. Début de stade B₂ (11); on ne distingue pas les cellules épidermiques des cellules stomatiques, à l'exception d'un « stomate de nervure ». Stade B₂ (12) : les crêtes cuticulaires ne sont pas encore visibles. Fin de stade B₂ (13) : formation des crêtes cuticulaires (G × 400).

Figs. 11, 12 to 13. — General view of young leaves at different states of growth (scanning electron micrograph) beginning of B₂ state (11): epidermal and stomatal cells are undistinguishable. B₂ state (12): cuticular crests are not visible. End of B₂ state (13): formation of cuticular crests (M × 400).

Fig. 14 à 15. — Détail de stomates encryptés sur une jeune feuille au stade B (14) (les cellules subsidiaires sont recouvertes de cuticules réticulées) (G × 3 000) et sur feuille âgée (15) (G × 3 000).

Figs. 14 to 15. — Detail of deeply seated stomata on a young leaf at B state (14) (subsidiary cells are covered with reticulated cuticle) (M × 3,670) and on aged leaves (15) (M × 3,000).

Fig. 16. — Détail d'un stomate caché sous les crêtes formées par la cuticule d'une feuille âgée (G × 2 000).

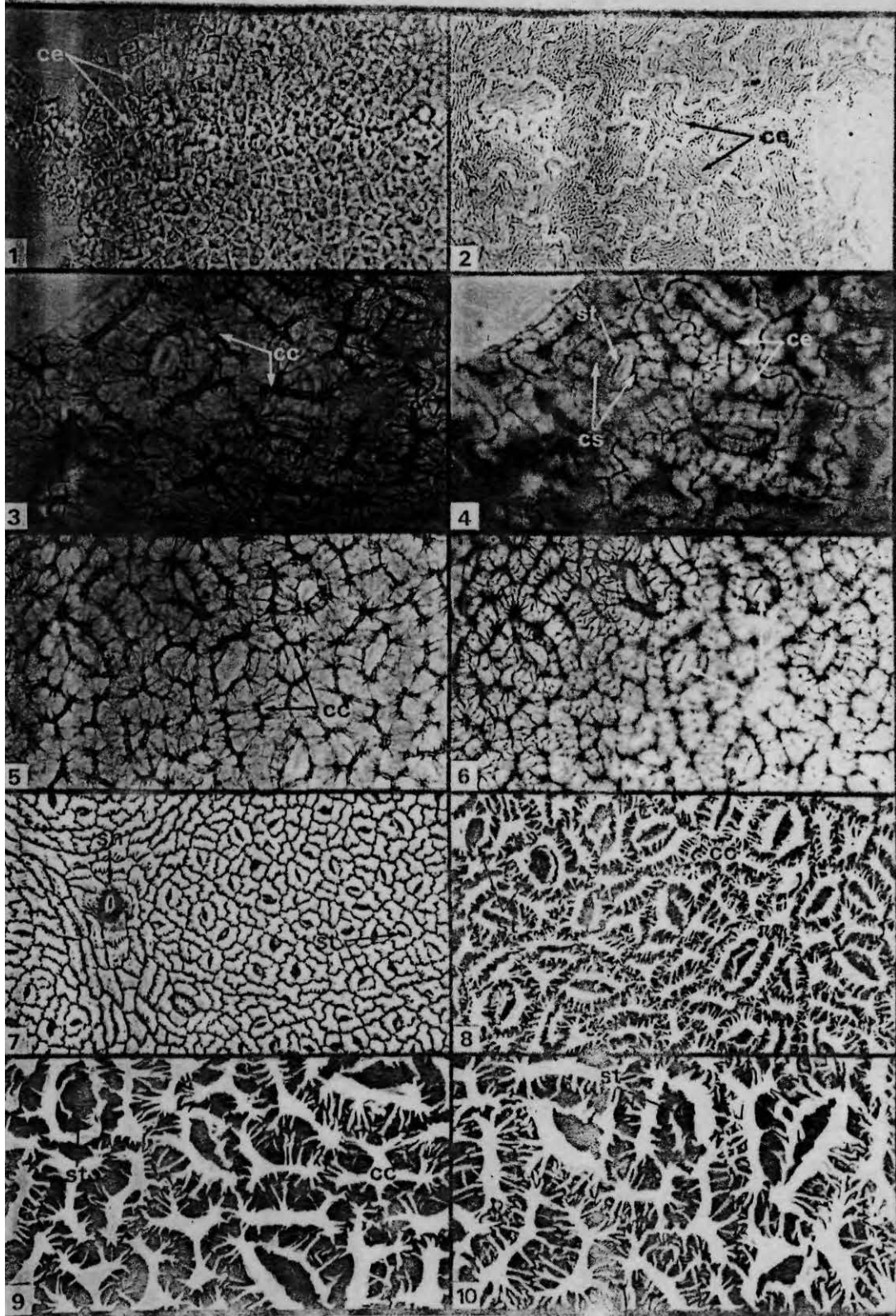
Fig. 16. — Detail of a stomate hidden under the crests produced by the cuticle of an aged leaf (M × 2,000).

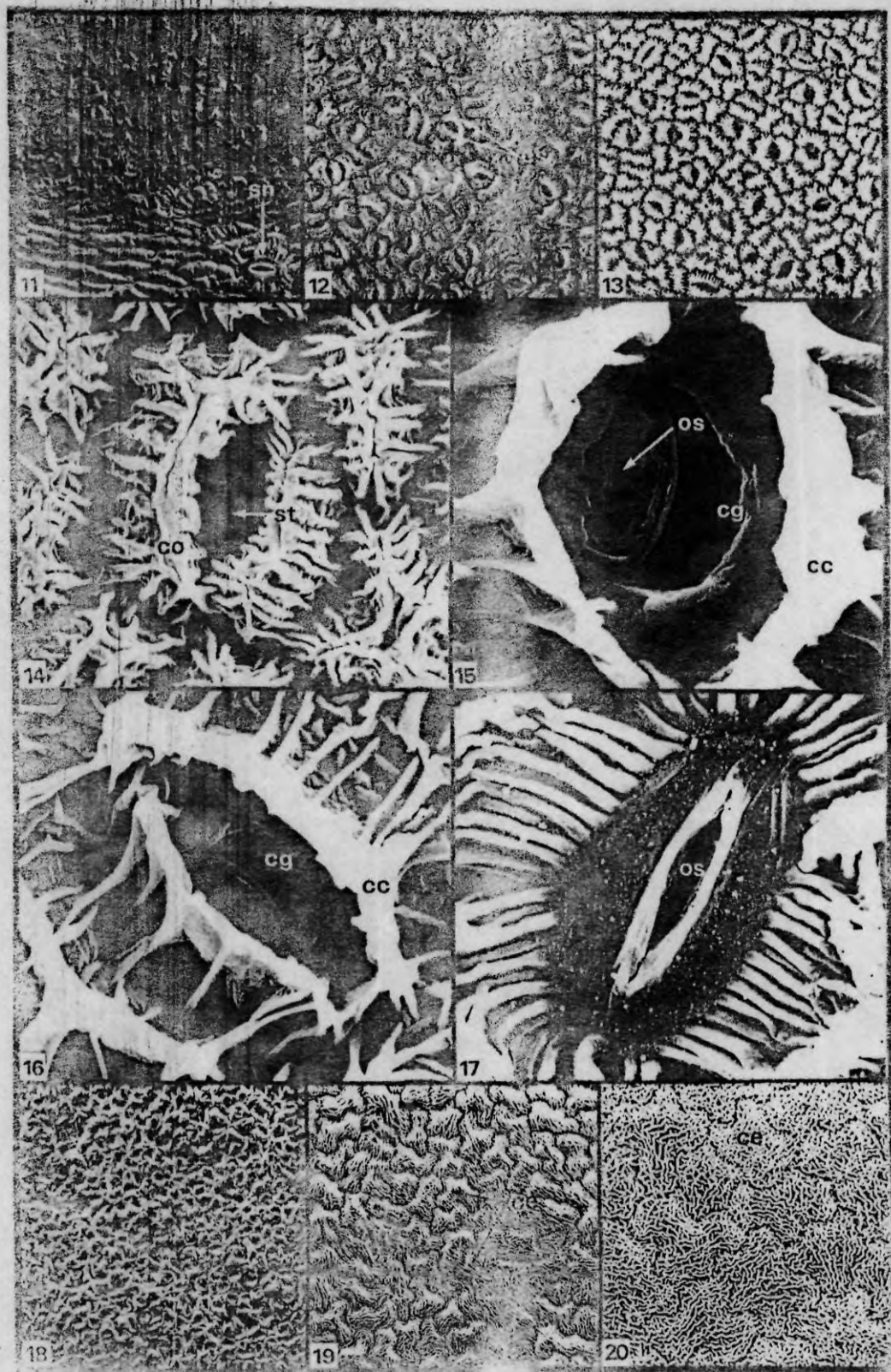
Fig. 17. — Détail d'un « stomate de nervure » sur feuille âgée. Les crêtes cuticulaires sont repoussées autour de l'ostiole (G × 3 000).

Fig. 17. — Detail of a "vein stomata" on an old leaf. The cuticular crests are pushed back around of the stomatal pore (M × 3,000).

Fig. 18, 19 à 20. — Vue d'ensemble de l'épiderme supérieur de jeunes feuilles. Début de stade B₂ (18) : les contours des cellules épidermiques sont à peine visibles (G × 400). Stade B₂ (19) : les contours des cellules épidermiques sont visibles, leur surface est plissée (G × 660). Stade C ou D (20) : les plis de la cuticule sont très enchevêtrés (G × 660).

Figs. 18, 19 to 20. — General view of the upper epidermis of young leaves. Beginning of B₂ state (18): the contours of epidermal cells are scarcely visible (M × 400). B₂ state (19): the contours of epidermal cells are visible, their surface is folded (M × 660). C or D state (20): the folds of the cuticle are very entangled (M × 660).





L'épiderme des feuilles d'*Hevea brasiliensis* a fait l'objet d'un nombre limité d'études anatomiques ([1] à [4]) utilisant la seule microscopie photonique. Les premières observations de Rao [1] qui avaient mis en évidence une cuticule de type réticulée à la surface de l'épiderme inférieur de la feuille, le seul à posséder des stomates, ont été confirmées ici (fig. 1, 2, 3, 4).

L'examen au microscope optique d'épidermes inférieurs a permis de mettre en évidence que cette cuticule réticulée, très marquée à la surface des feuilles adultes, indécélables chez les jeunes feuilles, se présente sous forme de crêtes plus ou moins ramifiées (fig. 3, 5). Chaque crête semble surmonter une cellule épidermique et être orientée parallèlement à la plus grande longueur de cette cellule. Si l'on fait varier la mise au point du microscope et lorsque l'on pénètre les couches cellulaires, les crêtes disparaissent et les cellules épidermiques aux contours sinueux et réfringents sont nettement visibles, ainsi que les stomates situés dans le même plan (fig. 4, 6). Ces derniers sont bordés par deux cellules subsidiaires et sont donc de type paracytique ([1], [6]). L'examen des échantillons en microscopie électronique à balayage confirme l'existence de différences au niveau de la cuticule entre feuilles jeunes et feuilles âgées (fig. 7, 8). Le relief des images montre bien en effet les crêtes de cuticule, qui protègent les stomates de feuille âgée en les encryptant (fig. 9, 10). Au stade B2 jeune (fig. 11) les cellules épidermiques et stomatiques sont indiscernables; elles le deviennent partiellement par la suite, stade B2 âgé (fig. 12) et parfaitement en fin de stade B2 (fig. 13).

Sur une feuille un peu moins jeune, fin stade B2, mais encore anthocyanique, on aperçoit toujours le contour des cellules épidermiques, mais déjà la cuticule commence à être réticulée (fig. 7, 13). Les stomates sont bien visibles à ce stade (fig. 14).

Au stade C, une jeune feuille verte (fig. 9) présente la même cuticule qu'une feuille âgée (fig. 10). Il est à noter que des structures comparables à des stomates et situées sur les nervures, d'apparition plus précoce, ne sont pas du tout protégées par des crêtes épidermiques. Au stade B2 jeune (fig. 11) les cellules épidermiques qui entourent ces stomates semblent repoussées; les deux cellules subsidiaires sont indiscernables (fig. 7). Les « stomates de nervure » se retrouvent également sur feuilles âgées avec des crêtes cuticulaires dégageant le stomate au lieu de l'encrypter (fig. 17). En première approximation elles représenteraient moins de 3% de l'ensemble des stomates. Aux stades C ou D, bien que les stomates soient très encryptés et donc abrités sous les crêtes cuticulaires (fig. 16), on peut parfois apercevoir les pores des stomates dans la lumière des cavités (fig. 15). Il est alors possible de distinguer un rebord en saillie sur le stomate, formant un premier rempart protecteur et enfin un deuxième rempart constitué par la cuticule des cellules de garde (fig. 15, 16).

Une rapide étude en microscopie à balayage a également été effectuée sur l'épiderme supérieur des feuilles d'*Hevea*. Celle-ci révèle la présence d'une cuticule plissée dont on a pu suivre l'évolution. Sur une très jeune feuille, début stade B₂ (fig. 18) on distingue à peine le contour des cellules épidermiques et un très léger plissement à leur surface. Au stade B₂ (fig. 19) les contours sont nettement visibles, les cellules sont bombées; de nombreux plis ornent leur surface. Ces derniers semblent plus ou moins orientés dans le même sens et parallèles pour une même cellule. Chez la feuille adulte (fig. 20) on arrive encore à suivre les contours des cellules épidermiques mais le plissement de la cuticule à leur surface, est beaucoup plus désordonné. Les plis semblent enchevêtrés. Des coupes transversales (figures non présentées) montrent que l'épaisseur de la cuticule sur l'épiderme inférieur varie approximativement du simple au double de la feuille jeune à

celle âgée (de 5 à 10 μm), par suite de la formation des crêtes étudiées précédemment. Sur l'épiderme supérieur, on ne remarque pas de variation sensible de l'épaisseur de la cuticule; les modifications suivant la maturation de la feuille semblent réduites à une exacerbation du plissement de la cuticule au niveau de la surface et non pas de l'épaisseur (de 2 à 3 μm aussi bien pour une feuille jeune que pour une feuille âgée). Enfin, l'observation du bord d'une feuille, montre pour l'épiderme inférieur des crêtes cuticulaires assez hautes, peu serrées les unes contre les autres; au contraire la cuticule de l'épiderme supérieur est formée par un réseau de plis, dense et compact mais peu épais.

CONCLUSION. — Cette étude préliminaire confirme que l'épiderme inférieur de la feuille d'*Hevea brasiliensis* est le seul à posséder des stomates. Au stade adulte cet épiderme possède un système de crêtes épaisses, réticulées pouvant constituer un obstacle mécanique important à la pénétration des champignons pathogènes. Ce système est inexistant au stade juvénile et ne devient très marqué qu'au stade C. L'encryptage profond des stomates, présents sur la seule face inférieure de la feuille, pourrait constituer éventuellement un obstacle à la pénétration des pathogènes. Toutefois, l'existence de « stomates de nervures » dont l'accès est beaucoup plus aisé, pourrait être par contre une voie d'accès préférentielle.

La cuticule de l'épiderme supérieur présente au stade jeune un aspect fortement strié laissant clairement séparées les cellules épidermiques. Au stade adulte elle apparaît sous forme d'un réseau vermiculé finement enchevêtré ne permettant plus de discerner le contour des cellules épidermiques.

Il paraît important maintenant de rechercher si les différences de sensibilité clonale au *C. Gloeosporioides* peuvent être reliées à des différences de structure anatomique. Dans le cas contraire, des facteurs chimiques clonaux tels des variations dans la teneur en composés phénoliques des feuilles par exemple, pourraient être prises en compte.

Reçue le 5 mai 1986, acceptée après révision le 16 juin 1986.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] A. N. RAO, *Nature (Lond.)*, 197, 1963, p. 1125-1126.
- [2] Y. D. A. SENANAYAKE *Rubb. Res. Inst. Ceylon Quart. J.*, 45, 1969, p. 22-31.
- [3] J. B. GOMEZ et S. B. HAMZAH, *J. Rubb. Res. Inst. Malaysia*, 28, 1980, p. 157-172.
- [4] S. T. BARIGAH, *Diplôme d'Études approfondies d'Écologie Tropicale*, Université d'Abidjan, 1984.
- [5] F. HALLE et R. MARTIN, *Adansonia*, ser. 2, 8, 1968, p. 475-503.
- [6] K. ESAU, *Plant Anatomy*, Second Edition, Wiley and Sons, 1965, p. 166-167.

Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
Laboratoire de Physiologie végétale appliquée, place Eugène-Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.