Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 27 (1972)

Heft: 2

Artikel: L'appareil floral des Sarcolaenacées et la notion d'angiocarpie

Autor: Koechlin, Jean

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-880287

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 14.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Candollea 27/2: 171-179. 1972.

L'appareil floral des Sarcolaenacées et la notion d'angiocarpie

JEAN KOECHLIN

RÉSUMÉ

La famille des Sarcolaenacées est caractérisée par une tendance très nette à l'angiocarpie. Dans cette famille, l'auteur étudie la structure des inflorescences, des pédoncules floraux, et des involucres, dont il met en évidence les différentes formes de vascularisation. De plus, il montre que l'involucre des Sarcolaenacées possède une structure d'origine foliaire.

SUMMARY

The Sarcolaenaceae are characterised by an obvious tendency to angiocarpy. The author studies, within this family, the structure of the inflorescences, the floral peduncles, and of the involucres. He demonstrates the different types of vascularisation of these structure. Moreover he is able to show that the involucre in the Sarcolaenaceae is of foliar origin.

ZUSAMMENFASSUNG

In der Familie der Sarcolaenaceae wurde eine deutliche Tendenz zur Bedecktsamigkeit festgestellt. Der Autor untersuchte die Infloreszenzen, die Blütenstiele und die Involukren. Bei letzteren stellte er verschiedene Typen von Gefässbündelsystemen fest. Darüber hinaus weisst er die Blattnatur des Involukrums bei den Sarcolaenaceae nach.

La notion d'angiocarpie

Au cours de l'évolution qui a conduit progressivement à la fleur des végétaux supérieurs, on a pu voir se différencier successivement autour des organes fertiles femelles un certain nombre de dispositifs de protection. Chez les Thallophytes en premier lieu, les sporocystes et les gamétocystes, plus ou moins profondément différenciés, sont constitués par une simple cellule à l'intérieur de

laquelle le noyau s'est divisé pour donner naissance aux éléments reproducteurs: la protection de ces organes est assurée uniquement par la paroi de cette cellule. Chez les Archégoniates, par contre, sporanges et gamétanges ont une structure plus complexe: la cellule mère des spores ou des gamètes est protégée par une enveloppe formée d'une couche de cellules plus ou moins nombreuses. Le gamétophyte vit d'abord indépendamment du sporophyte, puis il en devient parasite: en ce qui concerne les organes femelles, le gamétophyte, de plus en plus réduit, endosperme ou sac embryonnaire, se développera à l'intérieur même du macrosporange.

Avec l'apparition de l'ovule, ce macrosporange (nucelle) va se trouver enfermé à l'intérieur d'une ou plusieurs enveloppes tégumentaires. Finalement, la paroi du carpelle vient former un organe de protection supplémentaire autour des éléments reproducteurs femelles. Téguments, et surtout parois carpellaires, jouent également un rôle important dans la dissémination des diaspores.

Ces dispositifs successifs de protection sont réalisés par le moyen de pièces d'origine foliaire: les téguments de l'ovule sont en fait des macrosporophylles et les carpelles des feuilles fertiles résultent de la transformation d'axes ovulifères tels que l'on peut en observer par exemple chez les Conifères.

L'angiospermie qui caractérise les végétaux actuels les plus évolués à donc été précédée, chez les Préphanérogames et les Gymnospermes, par un stade préliminaire qui est l'angiosporangie. Ces diverses structures n'ont pas été réalisées d'emblée et il est possible d'observer dans la nature actuelle, ou chez des végétaux fossiles, des dispositifs qui représentent autant de stades préliminaires: tentatives d'ovulation par exemple chez des Lycopodinées fossiles *(Lepidocarpon)* ou actuelles *(Selaginella)*, ou dans le sporocarpe des *Marsilea;* apparition chez les Préphanérogames de feuilles carpellaires, mais encore ouvertes, chez les *Cycas* par exemple...

Inversement, des souvenirs de la gymnospermie persistent, ou apparaissent à nouveau, chez certaines Angiospermes actuelles: chez les *Gymnorinorea* (Violacées) par exemple, ou chez les *Triphiophyllum* et les *Habropetalum* (Dioncophyllacées), l'ovaire s'ouvre après la fécondation et les graines mûrissent à l'air, à l'extérieur du fruit; chez les Myricacées, l'ovaire n'est pas entièrement refermé au moment de la fécondation.

Certaines observations tendraient à montrer que l'évolution qui se traduit par la formation, autour de l'organe femelle, d'enveloppes successives d'origine foliaire pourrait se poursuivre: elle se manifesterait actuellement par une tendance à l'enveloppement du fruit cette fois-ci, ce qui conduirait à des structures que l'on pourrait qualifier d'angiocarpiques. Ce terme "angiocarpiques" avait été appliqué par de Mirbel (1815) aux végétaux dont les fruits restent enveloppés dans le périanthe plus ou moins accrescent, comme c'est le cas par exemple chez certaines Nyctaginacées, ou dans le genre *Lophira.* Cette tendance à l'angiocarpie se manifeste dans de nombreuses familles et divers organes peuvent concourir à la formation de cette enveloppe supplémentaire. Sans vouloir en donner un inventaire exhaustif, nous citerons simplement quelques exemples: calicule des Malvacées, formé par les stipules des sépales; calicule des Rubiacées, formé cette fois par les stipules persistantes des feuilles supérieures; cupule des *Corylus,* constituée par les préfeuilles, utricule des *Carex,* formé par la préfeuille; cupule des Fagacées *(Quercus, Castanea, Fagus)* de nature caulinaire, etc... Mais c'est sans doute dans la famille des Sarcolaenacées que cette tendance à l'angiocarpie se

manifeste de la façon la plus remarquable, ainsi qu'il ressort de l'étude de l'appareil floral de ces plantes.

L'appareil floral des Sarcolaenacées

La famille endémique malgache des Sarcolaenacées[1] est caractérisée essentiellement par la présence constante, à la base des fleurs, d'une enveloppe supplémentaire plus ou moins développée, à l'extérieur du périanthe. Cet organe apparaît au sommet du pédoncule floral: il est "tantôt en forme de coupe épaisse et plus ou moins profonde (de développement très précoce), d'autres fois la dilatation du sommet du pédoncule est extrêmement réduite au moment de la floraison et se limite à une simple collerette (plus ou moins continue ou divisée en quelques lobes) susceptible, dans la majorité des cas, de se développer considérablement au moment de la maturité des fruits" (Capuron 1970).

Cavaco (1952a) désigne cet organe du nom de "réceptacle". Il serait pour lui de nature axile, constitué par l'extrémité du pédoncule floral, et il le compare au réceptacle des *Ficus,* des *Dorstenia,* des *Helianthus* et des *Tambourissa* (Monimiacées). Notons que ces divers exemples ne sont pas strictement de même valeur: si, chez les Moracées et les Composées, le réceptacle est constitué par la contraction des axes d'une inflorescence, il n'en est plus de même chez les *Tambourissa* chez qui il s'agit d'un véritable réceptacle floral.

Comme Capuron (1970), nous avons utilisé de préférence le terme d'involucre afin d'éviter toute confusion possible avec une dépendance de la fleur elle-même. L'involucre peut contenir une ou deux fleurs. Dans ce dernier cas, le pédoncule commun est plus ou moins aplati et les faisceaux vasculaires des deux fleurs se séparent l'un de l'autre vers son sommet (Cavaco 1952a).

Dans le genre *Xyloolaena,* l'involucre est en forme de coupe dont les bords sont munis d'appendices poilus. Il continue à s'accroître pendant la floraison puis après la fécondation: dans le fruit, il a une forme elliptique, de 4 x 3 cm environ, avec des parois fibreuses de 5 mm d'épaisseur. Le genre compte trois espèces; chez deux d'entre elles, les involucres sont uniflores (fig. 1a); chez la troisième *(X. perrieri),* ils sont souvent biflores.

L'involucre des *Sarcolaena* est toujours uniflore. Comme dans le genre précédent, il forme une coupe à parois épaisses dont le bord est muni d'appendices poilus, et dans laquelle se trouve inclus le bouton floral. La corolle s'épanouira à l'extérieur. Après fécondation, l'involucre se développe, devient charnu, et il enferme complètement le fruit (fig. 1b, 1c). Dans le genre *Leptolaena* (s.l., inclus les genres *Xerochlamys* et *Mediusella*), l'involucre forme encore une coupe, plus ou moins épaisse et ligneuse, et qui entourera partiellement le fruit à maturité. L'ouverture de l'involucre est bordée de dents, plus ou moins nombreuses. Chez les *Schizolaena,* l'involucre est toujours biflore (sauf peut-être chez *S. exinvolucrata*). Lors de la floraison, il est très réduit et prend la forme d'une petite collerette diversement lobée. Dans le fruit, l'involucre reste ouvert, mais il se développe considérablement pour former un organe relativement mince, plus ou

[1] Nommée Chlaenacées antérieurement à la mise au point de Capuron (1970).

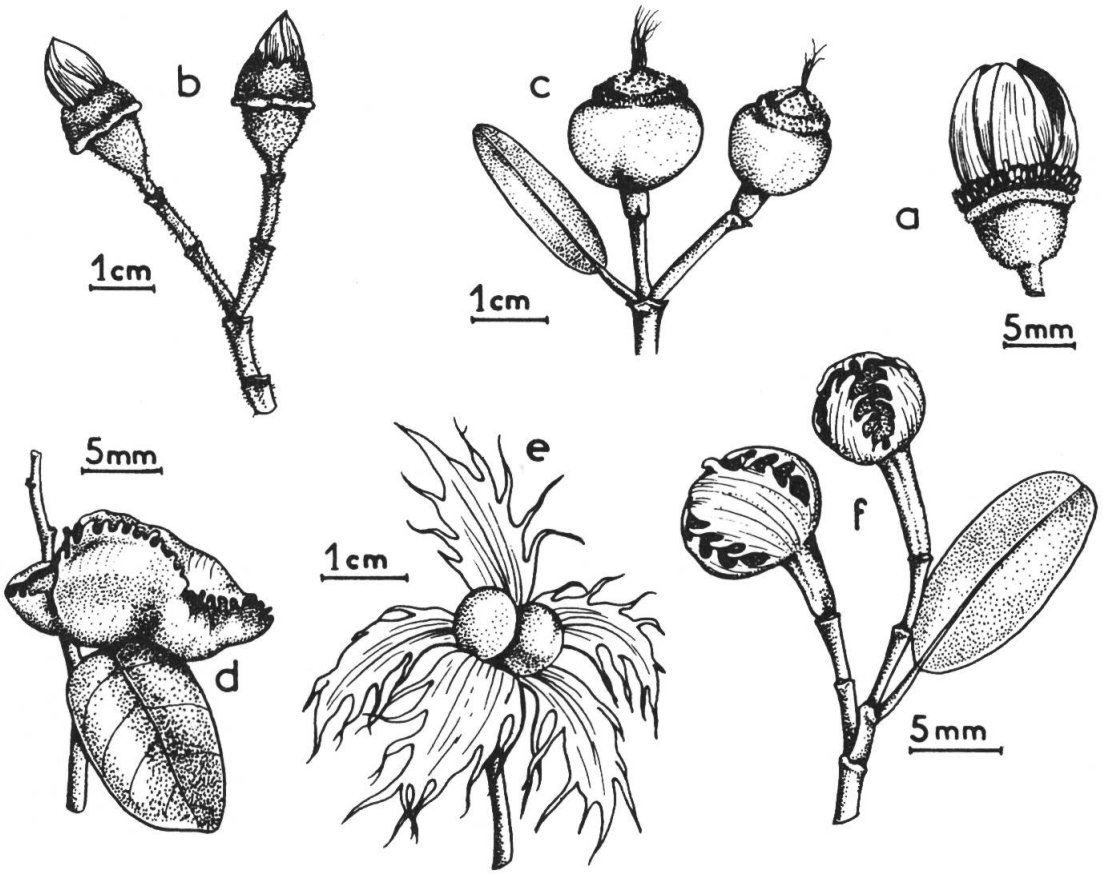

Fig. 1. – Différentes formes d'involucres chez les Sarcolaenacées: **a**, *Xyloolaena richardii:* bouton floral; **b**, *Sarcolaena multiflora:* bouton floral; **c**, fruit; **d**, **e**, **f**, *Schizolaena* spp.: différentes formes d'involucres.

moins visqueux, profondément lacinié ou divisé en deux ou cinq lobes (fig. 1d, 1e, 1f). L'involucre des *Rhodolaena* est également biflore, et très réduit au moment de la floraison. Chez les espèces dont le fruit est connu, l'involucre s'accroît très tardivement; il devient charnu et profondément découpé en trois ou quatre lobes. Dans le genre monospécifique *Pentachlaena,* l'involucre, biflore, est formé d'une couronne de cinq petites pièces qui s'accroissent un peu après la floraison. Chez les *Eremolaena,* l'involucre se développe fortement lors de la fructification et il devient charnu. Au moment de la floraison il est réduit à une petite collerette, trilobée chez le *E. rotundifolia* (involucres uniflores) et à cinq lobes chez le *E. humblotiana* (involucres biflores). Dans le genre *Perrierodendron* enfin, l'involucre, uniflore, forme une petite cupule qui s'accroît un peu dans le fruit.

Cet involucre représente donc pour la famille un élément très constant, quoique variable, et très caractéristique, mais il reste à déterminer quelle est exactement sa nature. Chercher à comprendre la signification de l'involucre d'après la position phylogénétique des Sarcolaenacées paraît aléatoire: aucune parenté nette ne peut être mise en évidence. Des affinités avec des ordres divers ont été envisa-

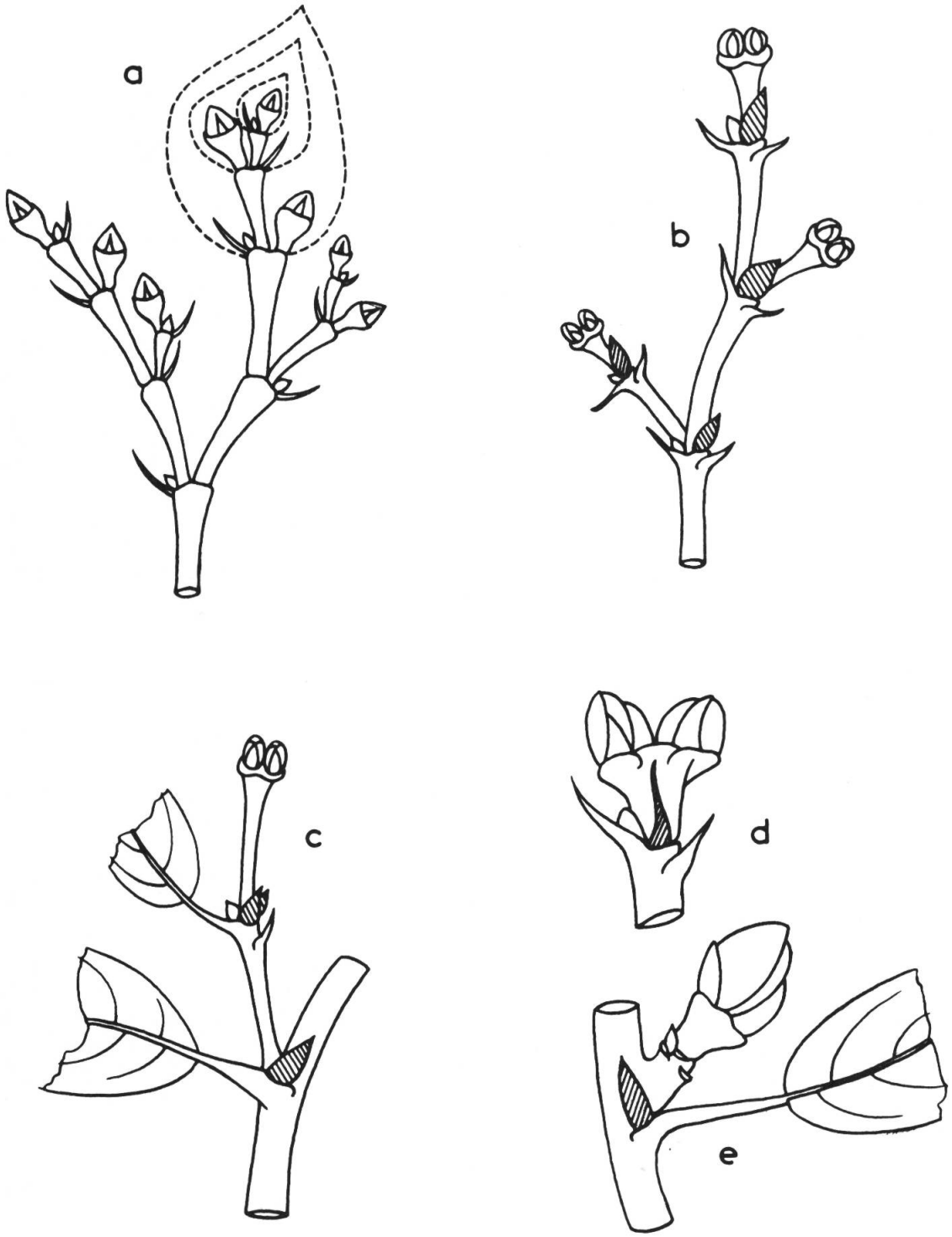

Fig. 2. – Structures schématiques d'inflorescences: a, *Sarcolaena* (en tireté, le calyptre, formé par les stipules des bractées; celles-ci ont été figurées, bien que caduques en même temps que les stipules); b, *Schizolaena;* c, *Rhodolaena;* d, *Pentachlaena;* e, *Perrierodendron* (dans les figures b, c, d et e, les stipules sont hachurées).

gées (Malvales, Théales, Guttiférales, Thérébinthales, Pariétales...). Certains caractères des Sarcolaenacées se retrouvent dans ces ordres; "mais nulle part elles ne s'insèrent commodément et font figure d'exception. N'est-il pas permis de penser que les Sarcolaenacées constituent à elles seules un très ancien phylum qui dérive d'un ancêtre commun aux ordres que nous avons envisagés?" (Capuron 1970). L'ancienneté du peuplement botanique de Madagascar et de son isolement rendent cette hypothèse plausible. Pour tenter d'élucider la nature exacte de l'involucre, nous avons donc pratiqué des séries de coupes dans les pédoncules floraux, afin de suivre la course des faisceaux vasculaires. Mais nous voudrions rappeler et préciser au préalable quelques points de la structure des inflorescences des Sarcolaenacées. Ces inflorescences sont le plus souvent terminales, à l'extrémité des axes principaux ou secondaires, et leur schéma, dans l'ensemble, est celui d'une grappe plus ou moins complexe de cymes unipares. Ainsi que l'a fort bien montré Capuron, les stipules des bractées peuvent jouer dans ces inflorescences un rôle important et forment dans certains genres une sorte de "calyptre" pouvant, dans les stades jeunes, enfermer complètement les extrémités des inflorescences.

Cette disposition est particulièrement nette dans les trois genres *Xyloolaena, Sarcolaena* et *Leptolaena* (s.l.) qui ne sont séparés, de ce point de vue, que par des différences portant sur la soudure plus ou moins complète des stipules entre elles et sur l'importance relative des bractées par rapport à ces stipules. L'élément fondamental de l'inflorescence, dans ces genres, est une petite cyme unipare hélicoïde dont la croissance est vite limitée par l'arrêt du développement du dernier bourgeon axillaire (fig. 2a). Dans les genres *Schizolaena* et *Rhodolaena* les inflorescences sont également fondamentalement des cymes unipares, mais, sauf chez quelques espèces de *Schizolaena,* les bractées et leurs stipules ne forment pas de calyptres fermés. Capuron signale que, dans le genre *Schizolaena,* "au niveau des articulations de l'inflorescence il y a trois ou plus souvent quatre bractées (de nouvelles observations seront nécessaires pour élucider la nature de ces bractées)."

D'après ce que nous avons pu voir, trois de ces pièces sont formées par une feuille et ses deux stipules. La quatrième, située un peu plus bas (quelquefois juste en-dessous, quelquefois nettement séparée) et à l'opposé de la feuille citée ci-dessus, a également la valeur d'une feuille, de forme semblable aux trois pièces situées plus haut, mais dépourvue de stipules et dont l'aisselle est vide. Les axes de l'inflorescence seraient ainsi formés d'une succession d'entre-nœuds longs et courts (fig. 2b). Cette interprétation est confirmée par l'étude anatomique du système vasculaire: des coupes sériées permettent de voir le départ successif, depuis le cylindre central, des branches vasculaires destinées à l'alimentation de ces feuilles.

Bien que ce ne soit pas évident à la première observation, la structure des inflorescences des *Rhodolaena* est tout à fait semblable (fig. 2c). Dans ce genre en effet, les pédoncules floraux apparaissent solitaires à l'extrémité de courts rameaux axillaires; il s'agit en fait d'une cyme unipare rudimentaire à un seul pédoncule floral. Les rameaux axillaires fertiles portent le plus souvent deux feuilles, la première, après un entre-nœud long, est réduite généralement à une simple écaille (rarement, elle atteint une taille plus ou moins normale, et est accompagnée alors d'une paire de petites stipules et d'un bourgeon axillaire); la deuxième, après un entre-nœud très court, est souvent bien développée, et

elle est toujours accompagnée de stipules et d'un bourgeon qui n'évolue pas, du moins l'année de la floraison. La même structure se retrouve encore dans le genre *Pentachlaena* (fig. 2d): les pédoncules floraux sont portés à l'extrémité de courts rameaux axillaires à deux feuilles, le dernier entre-nœud étant très court, et portant une feuille et des stipules réduites de forme aciculaire. Le pédoncule floral est terminal et le bourgeon axillaire ne se développe pas. A l'extrémité du premier entre-nœud on peut trouver, soit la même disposition (feuille, stipules et bourgeons), soit seulement une feuille extrêmement réduite. Dans le genre *Eremolaena,* les inflorescences sont en grappes, portées à l'extrémité, le plus souvent, de rameaux axillaires. Les ultimes ramifications de ces grappes sont encore des rameaux courts, à deux entre-nœuds, terminés chacun par un seul pédoncule, uniflore ou biflore selon les espèces.

L'examen de coupes sériées pratiquées dans le pédoncule floral et dans la base des involucres nous a permis de constater que la vascularisation de l'involucre est assurée par un nombre variable de troncs vasculaires qui se détachent les uns après les autres du cylindre central. Ce système vasculaire est totalement indépendant et parfaitement distinct de celui des pièces florales. Il se confirme donc que l'involucre n'appartient pas à la fleur mais représente bien une dépendance du pédoncule. Les éléments vasculaires destinés à l'irrigation de l'involucre ont une structure foliaire, à symétrie bilatérale, avec le liber en position abaxiale. L'interruption du cylindre ligneux au niveau ou s'insèrent ces faisceaux foliaires est unilacunaire: un seul tronc vasculaire se détache à chaque fois, ouvrant dans le cylindre central une brèche provisoire. Plus ou moins vite, ces rameaux

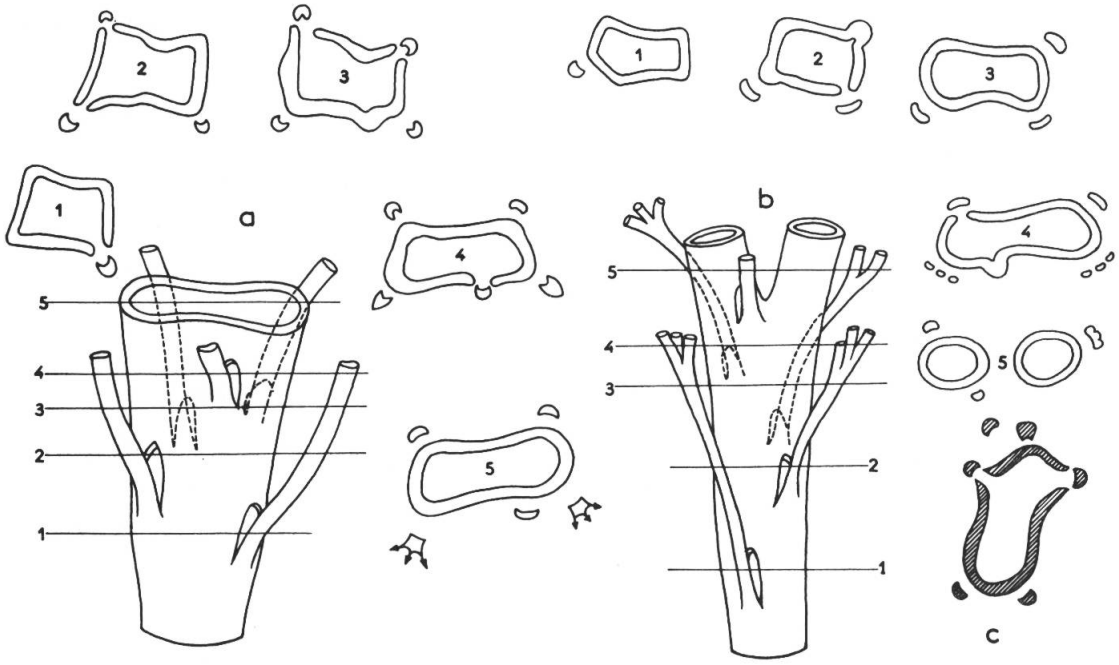

Fig. 3. – Schéma de l'appareil vasculaire dans les pédoncules floraux: **a,** *Schizolaena laurina;* **b,** *Rhodolaena* cf. *bakeriana.* 1, 2, 3, 4, 5: coupes aux différents niveaux indiqués sur les figures. **c,** *Rhodolaena* sp., système vasculaire du pédoncule floral, avec six ramifications, coupe schématique.

vasculaires se divisent pour aller irriguer les parties périphériques de l'involucre. Par contre, l'insertion des bractées des inflorescences est de type trilacunaire. Toutefois, dans le cas des bractées rudimentaires dont nous avons montré la présence, notamment dans les genres *Schizolaena* et *Rhodolaena,* la trace pétiolaire est simple avec une seule interruption du cylindre central.

Dans les genres et les espèces chez lesquels un seul pédoncule est commun à deux fleurs, la vascularisation de l'involucre est assurée par cinq faisceaux qui se détachent les uns après les autres du cylindre central. C'est le cas pour les genres *Schizolaena, Rhodolaena, Pentachlaena* et pour *Eremolaena humblotiana* (fig. 3a, 3b). Cependant, dans le genre *Rhodolaena,* il apparaît parfois un sixième rameau vasculaire qui se détache du cylindre central à un niveau situé entre les coupes 3 et 4 de la figure 3b (fig. 3c). Par contre, lorsque le pédoncule est uniflore (genres *Leptolaena* et *Perrierodendron,* et chez *Eremolaena rotundifolia*), trois faisceaux seulement participent à la vascularisation de l'involucre (fig. 4a, 4b). Toutefois, dans le genre *Sarcolaena,* bien que les pédoncules soient uniflores, on n'en observe pas moins la présence de cinq faisceaux foliaires, comme dans le cas des formes à pédoncules biflores (fig. 4c). Dans le genre *Xylooleana* enfin (très proche du genre *Sarcolaena,* par la forme de l'involucre en particulier), le matériel dont nous disposions, peu abondant et en mauvais état, ne nous a pas permis une étude précise de la vascularisation de l'involucre. Il nous a semblé malgré tout, pouvoir mettre en évidence la présence de quatre rameaux vasculaires; trois d'entre eux, les plus importants, sont disposés comme dans les genres à pédoncule uniflore. Le quatrième, plus réduit, paraît, selon les échantillons, se détacher du cylindre central soit en premier, soit en dernier.

Il apparaît donc que l'involucre des Sarcolaenacées possède une structure d'origine foliaire. Ces feuilles se détachent d'un sytème d'axes portant à leur extré-

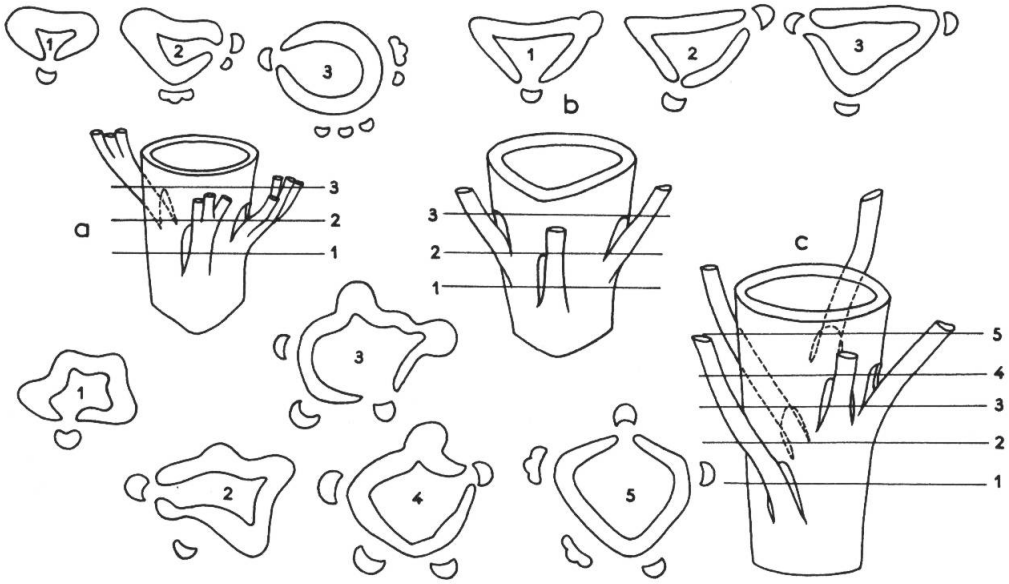

Fig. 4. – Schéma de l'appareil vasculaire dans les pédoncules floraux: a, *Leptolaena bojeriana;* b, *Eremolaena rotundifolia;* c, *Sarcolaena multiflora.* 1, 2, 3, 4, 5: coupes aux différents niveaux indiqués sur les figures.

mité une ou deux fleurs: ces axes sont simples dans le cas des espèces à involucre uniflore; ils sont bifurqués dans le cas des espèces à involucre biflore. L'état de contraction de ces structures en rend l'interprétation précise difficile. On peut penser toutefois que les fleurs appartiennent encore à des petites cymes dont certaines parties ne sont pas développées et que l'involucre est formé par des préfeuilles de ces inflorescences. Les pédoncules biflores pourraient ainsi représenter des cymes bipares dont la fleur centrale aurait disparu, ainsi qu'une préfeuille. Cette préfeuille serait encore présente parfois chez les *Rhodolaena* sous la forme d'un sixième tronc vasculaire et sa position permet de penser qu'il pourrait s'agir de la préfeuille β (fig. 3c). Les autres pièces représentent la préfeuille α et les préfeuilles α' et β' des deux fleurs. Les genres *Sarcolaena* et *Xyloolaena* représentent un stade intermédiaire de réduction: la cyme est réduite à une seule fleur, mais certaines des pièces qui étaient présentes dans le cas précédent persistent encore. Chez les autres genres et espèces à pédoncule uniflore enfin, les deux préfeuilles α' et β' qui accompagnaient la deuxième fleur disparaissent à leur tour.

Il ne s'agit là évidemment que d'une hypothèse, d'autres interprétations seraient sans doute possibles.

Conclusion

Chez toutes les espèces de Sarcolaenacées les fleurs sont entourées par cet involucre, particulier à la famille, et dont le développement est très variable, et plus ou moins précoce.

Comme les téguments de l'ovule, et comme le carpelle, l'involucre des Sarcolaenacées est d'origine foliaire. Avec les variations qu'il présente, dans son importance, dans le degré d'enveloppement du fruit, dans sa carnosité, ne peut-on penser qu'il y a là un ensemble de tentatives vers la création d'une nouvelle structure florale qui prendrait logiquement la suite de celles qui ont été élaborées précédemment?

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Capuron, R. (1970) Observations sur les Sarcolaenacées. *Adansonia* 10: 247-266.

Cavaco, A. (1952a) Recherches sur les Chlaenacées, famille endémique de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar,* Sér. B, *Biol. Vég.* 4: 59-92.

– (1952b) *Chlénacées.* In H. Humbert: *Flore de Madagascar et des Comores.* Paris.

Mirbel, Ch. F. de. (1815) *Eléments de Physiologie végétale et de Botanique.* Paris.

Adresse de l'auteur: Faculté des sciences, Tananarive.