

Botanique

CHEZ LE MÊME ÉDITEUR

Du même auteur :

LES CHAMPIGNONS. Mycologie fondamentale et appliquée, par Ph. BOUCHET,
J.-L. GUIGNARD, Y.-F. POUCHUS, J. VILLARD. *Collection Abrégés de Pharmacie*,
2005, 192 pages.

Dans la même collection :

INITIATION À LA CONNAISSANCE DU MÉDICAMENT, par J.-M. AIACHE, S. AIACHE,
R. RENOUX, 1995, 2^e édition, 312 pages, 164 figures.

PHARMACIE GALÉNIQUE, par A. LE HIR, Préface de M.M. JANOT. 1997, 7^e édition
révisée et augmentée, 400 pages, 152 figures, 26 tableaux.

PHARMACOLOGIE, par Y. COHEN, C. JACQUOT. 2001, 5^e édition, 522 pages.

ABRÉGES

Botanique

Systematique moléculaire

F. DUPONT

Professeur à l'université de Lille 2
Faculté des sciences pharmaceutiques
et biologiques

J.-L. GUIGNARD

Professeur à l'université de Paris-Sud
Doyen honoraire de la faculté des sciences
pharmaceutiques et biologiques

Préface du professeur J.-M. PELT

14^e édition révisée



**ELSEVIER
MASSON**



Ce logo a pour objet d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, tout particulièrement dans le domaine universitaire, le développement massif du « photocopillage ». Cette pratique qui s'est généralisée, notamment dans les établissements d'enseignement, provoque une baisse brutale des achats de livres, au point que la possibilité même pour les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée.

Nous rappelons donc que la reproduction et la vente sans autorisation, ainsi que le recel, sont passibles de poursuites. Les demandes d'autorisation de photocopier doivent être adressées à l'éditeur ou au Centre français d'exploitation du droit de copie : 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris. Tél. : 01 44 07 47 70.

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.

Toute reproduction ou représentation intégrale ou partielle par quelque procédé que ce soit des pages publiées dans le présent ouvrage, faite sans l'autorisation de l'éditeur est illicite et constitue une contrefaçon. Seules sont autorisées, d'une part, les reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective, et d'autre part, les courtes citations justifiées par le caractère scientifique ou d'information de l'œuvre dans laquelle elles sont incorporées (art. L. 122-4, L. 122-5 et L. 335-2 du Code de la propriété intellectuelle).

© 1972, 2001, 2004, 2007, Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

ISBN : 978-2-294-04792-3

ELSEVIER MASSON S.A.S. - 62, rue Camille-Desmoulins, 92442 Issy-les-Moulineaux Cedex

Présentation de la collection
des
ABRÉGÉS DE PHARMACIE

L'étudiant en pharmacie, comme l'étudiant en médecine ou l'étudiant vétérinaire, aborde, lors de ses études, une vaste gamme de programmes allant de la physique corpusculaire et des mathématiques à la biologie moléculaire. Il doit pouvoir comprendre les concepts émis, les suivre dans leur évolution, les assimiler.

En effet, spécialiste du médicament, le pharmacien participe à la création des principes actifs, à leur mise en forme galénique, à leur étude pharmacologique et clinique, à leur production industrielle, à leur dispensation au public. À ce titre il doit pouvoir communiquer avec le médecin, le chimiste, le biologiste, l'ingénieur entre autres.

Les abrégés s'adressent aux étudiants des six années d'études qui conduisent au diplôme d'État de docteur en pharmacie. Ils intègrent les nouvelles directives, adaptent leurs thèmes aux nouveaux programmes ou innovent afin d'apporter leur contribution au renouveau scientifique. Concis, maniabiles, économiques ils retiennent l'essentiel de la pensée magistrale, et bénéficient de l'expérience didactique de leurs auteurs qui sont des enseignants réputés.

Ces auteurs ont fait l'effort de condenser en peu de pages leurs cours : n'en gardant que l'essentiel, ils ont distingué le fondamental de l'accessoire, écarté l'éphémère et favorisé le durable.

Année après année la collection couvre progressivement l'ensemble des enseignements de pharmacie. Nombreux sont les abrégés qui ont été réédités, preuve de leur succès. Conçus pour une durée de service aux mains des étudiants, les abrégés sont mis à jour au fur et à mesure des besoins dictés par le progrès scientifique, l'évolution de la profession pharmaceutique, l'adoption de nouvelles méthodes pédagogiques.

Ouvrages du premier ou du deuxième cycle des études pharmaceutiques, ils peuvent aussi rendre service aux étudiants plus spécialisés dans un domaine déterminé des sciences, jeter des ponts entre les disciplines, combler des lacunes et apporter aux étudiants des DEUG, des DEUST, des licences, des masters de chimie et de biologie appliquées une source féconde d'enseignements, plus particulièrement pour ceux qui souhaitent faire carrière dans les industries des biotechnologies, du génie biologique, de l'agro-alimentaire.

VI *Présentation de la collection*

Ces abrégés préparent aux enseignements de 3^e cycle ouverts à toutes ces disciplines.

La collection des Abrégés de Pharmacie est l'héritière de la collection de Précis de Pharmacie que dirigeait notre Maître, le professeur Maurice-Marie JANOT et, à trente ans de distance, elle perpétue une tradition de rigueur scientifique et d'ouverture pédagogique. Elle conserve un dynamisme qui la fait entrer dans le troisième millénaire.

Yves COHEN

Doyen honoraire de la faculté de pharmacie
université de Paris-Sud (Paris XI)

| PRÉFACE

Confrontée aux récents progrès de la physiologie, de la biochimie et de l'écologie végétale, la botanique traditionnelle pourrait apparaître comme une science purement historique. De fait, la description des plantes, de leur forme, de leurs organes et de leurs fonctions fut la première étape de la prospection du règne végétal.

Dans les sociétés traditionnelles déjà, à l'aube de l'histoire humaine, un savoir empirique s'élabore : l'homme, pressé par la nécessité de se nourrir, de se vêtir et de se soigner, attribue aux simples des signes et des vertus. Ainsi apparaît très tôt cette tendance propre à l'esprit humain d'identifier les êtres qui l'entourent et d'assigner à chaque plante, à chaque animal, sa place dans la nature.

À partir du XVIII^e siècle, avec Linné, fondateur de la nomenclature binomiale, ce savoir devient scientifique : la description des espèces et leur classement en unités taxinomiques de plus en plus vastes est une première tentative pour mettre de l'ordre dans l'infinie diversité des formes et des structures qu'apparemment la nature s'acharne à créer dans le désordre. Un désordre qui en réalité n'en est pas un et que l'on comprend mieux, quand, au XIX^e siècle, apparaît la notion d'évolution, et plus particulièrement de phylogénèse : on découvre alors que les espèces et les groupes auxquels elles appartiennent, vivants ou fossiles, découlent les uns des autres par cet immense mouvement de dérive et de perpétuel dépassement qui travaille la matière vivante et la conduit, d'inventions en inventions, vers des innovations toujours plus audacieuses et une complexité toujours plus grande. Après avoir été répertoriées par Linné dans un catalogue, voici donc les plantes situées par Lamarck et Darwin dans l'histoire.

Mais il fallait encore les inscrire dans la géographie, c'est-à-dire dans l'espace. Telle est la mission que s'assigne l'écologie végétale, étroitement liée d'ailleurs à la phylogénèse puisque l'évolution biologique diversifie ses courants et ses rameaux en fonction de la structure du globe, de la répartition de ses mers et de ses continents, de ses plaines et de ses montagnes, de ses climats et de ses sols.

Ainsi, la botanique systématique, qui fut d'abord un répertoire commode pour identifier et situer les espèces, a-t-elle peu à peu intégré les grands concepts qui dominent les sciences contemporaines, où chaque phénomène ne s'interprète que situé dans un espace-temps déterminé. Elle débouche de plain-pied sur la biologie végétale, la biogéographie et l'écologie, dont elle constitue la base indispensable.

Comment pourrait-on analyser la structure d'une formation végétale ou les caractéristiques d'une végétation sans la parfaite connaissance des espèces qui les constituent. La botanique systématique reste donc la pierre angulaire, le code de référence fondamental, « le tronc commun », véritable passage obligé pour aborder les divers domaines de la biologie végétale. Elle est aussi une

VIII Préface

science difficile empruntant, par ce mouvement de rétroaction si caractéristique des sciences modernes, de nombreuses données aux disciplines citées, dont toutes concourent à mieux situer les espèces et les familles dans le grand arbre généalogique du règne végétal. Car les caractères pris en considération pour situer une espèce ou une famille ne sont pas seulement morphologiques, mais aussi biochimiques, sérologiques, embryologiques, écologiques, etc.

L'ouvrage de Jean-Louis Guignard et Frédéric Dupont présente sous un volume réduit et de manière concise les grandes unités naturelles. En évitant de s'encombrer de détails inutiles qui trop souvent découragent le profane, les auteurs font preuve de dons pédagogiques particulièrement brillants. Ils vont droit à l'essentiel, mais savent enrichir sa matière d'un fait saillant ou d'une note personnelle qui allègent le texte et captent l'attention du lecteur.

Le dernier chapitre est constitué par des notions d'écologie végétale, domaine immense présenté ici avec beaucoup de simplicité et de clarté, au moment où les sciences de l'environnement tendent à occuper une place toujours plus grande dans tous les domaines du savoir.

La dernière édition de cet ouvrage tient compte des apports récents de la biologie moléculaire à l'étude de l'évolution et, notamment, de l'analyse cladistique des séquences d'ADN nucléaire, chloroplastique ou ribosomiale.

La présentation des grands groupes végétaux suit la nouvelle classification des plantes à fleurs proposée par les botanistes de l'*Angiosperm Phylogeny Group* (APG).

Cet abrégé de botanique, qui est en réalité un précis, — et ce mot est à prendre dans son vrai sens — constitue une excellente base de départ pour découvrir l'exubérance et la richesse du monde végétal, dont nous mesurons chaque jour davantage combien nous sommes proches et solidaires.

Jean-Marie PELT
Professeur émérite de biologie végétale
à l'université de Metz
Président de l'institut européen d'écologie

| AVANT-PROPOS

Le présent abrégé est conçu comme une introduction à la pharmacognosie, finalité de l'enseignement des plantes en Pharmacie.

Seules, ont été ainsi étudiées les familles principales du règne végétal. Ce choix est suffisant pour tisser une trame permettant de connaître les lignes directrices de la classification et de saisir les grands traits de l'évolution chez les végétaux. La classification des plantes étant ainsi « balisée », il est facile d'« accrocher » les familles plus secondaires ou tropicales comportant des drogues intéressantes pour le pharmacien.

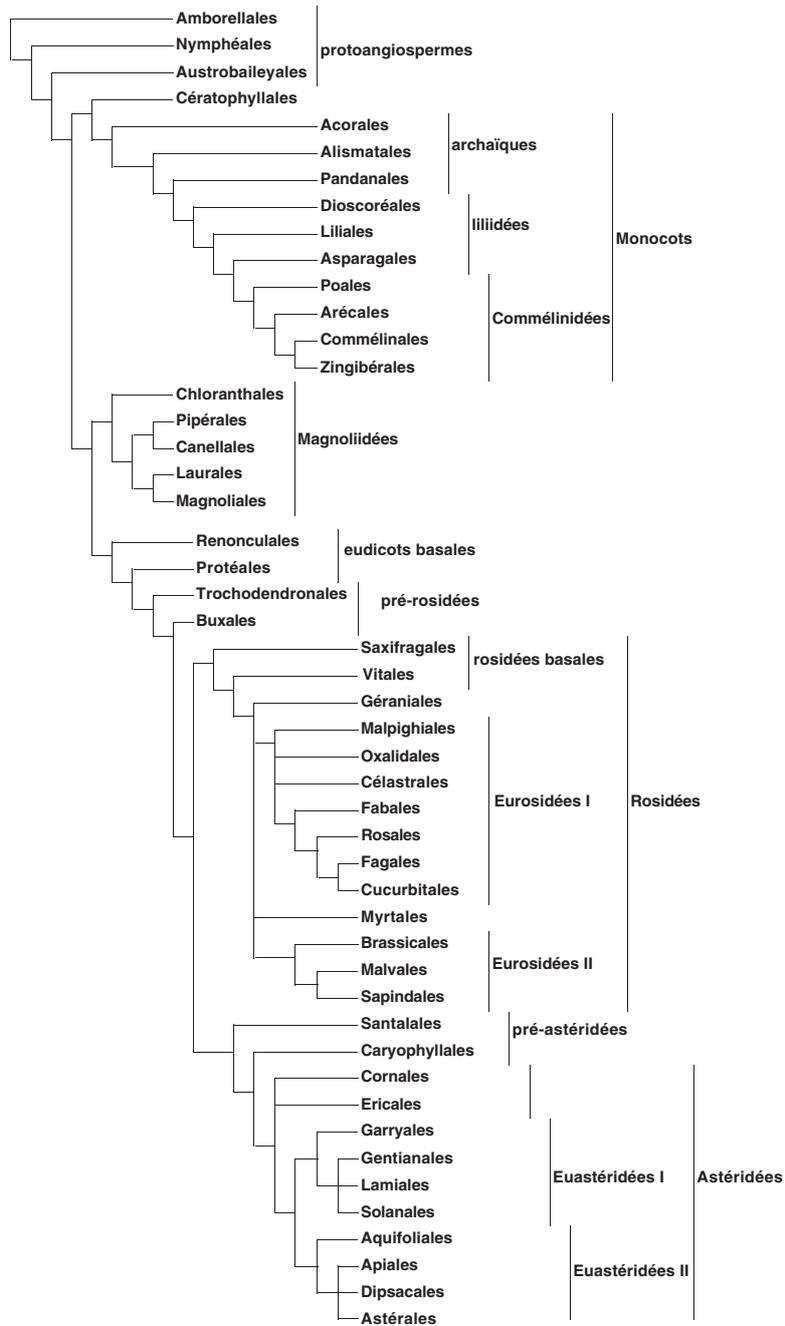
Cet abrégé a été réalisé dans un esprit de simplicité et nous avons, sauf exception, éliminé les caractères non directement observables comme les données anatomiques, la nature des ovules, leur position, la structure des graines albuminées ou non... Cela ne va pas sans un certain arbitraire et, sans doute, quelques-uns trouveront que notre sélection n'est pas toujours homogène.

Simple ne veut cependant pas dire sommaire et, ici et là, nous avons traité certaines questions, plus à fond qu'il n'est fait habituellement. Un souci constant a été de mettre en évidence les grandes lignes de l'évolution tant au niveau des grands groupes qu'à celui des familles. C'est ainsi que les divers embranchements sont étudiés en commençant par les plus primitifs et que les grandes conquêtes du monde végétal : l'habitat terrestre, l'archégone, l'embryon, les vaisseaux, l'ovule, l'ovaire, la graine, la fleur sont étudiés successivement et à l'occasion de chacun des groupes qui les innovent. Au niveau des familles, nous avons également essayé de bien montrer les lignes évolutives les plus marquantes : acquisition de la pentamérie chez les Polygonacées, acquisition de sépales chez les Renonculacées, notion du pseudocycle chez les Euphorbiacées, de sur-évolution... Ce même principe nous a conduit à limiter au maximum les généralités, chaque notion étant introduite et définie au moment de son utilisation : la polystémone avec l'androcée des Renonculacées, la méristémone avec celui des Papavéracées, l'ombelle avec les Apiacées...

L'illustration, en partie originale, est composée surtout de schémas et de quelques ports permettant de visualiser les différents groupes étudiés ; elle a été limitée au maximum. Il est évident qu'elle devra être complétée, lors des herborisations, par l'étude de types pris sur le vif et, en enseignement dirigé, par des dissections et démonstrations diverses. Nous espérons qu'ainsi conçu, cet abrégé rendra service aux étudiants en Pharmacie et à tous ceux qui désirent s'initier en quelque 280 pages à la classification des végétaux.

Cladogramme des Angiospermes (APG II, modifié)

Principaux ordres d'Angiospermes, d'après l'APGII, modifié



GÉNÉRALITÉS SUR L'ORGANISATION DES VÉGÉTAUX

Le premier caractère des végétaux est leur faculté de synthèse. Alors que, pour se nourrir, les animaux doivent manger d'autres animaux ou des végétaux, les plantes utilisent directement les sels minéraux du sol et le carbone de l'air.

Ce sont des *autotrophes* (du grec *autos*, de soi-même et *trophê*, nourriture) capables, en particulier, de fabriquer des glucides grâce à l'énergie solaire.

Les végétaux sont ainsi le *support* de toute vie animale; sans les plantes, les animaux ne pourraient vivre puisqu'ils sont incapables de fabriquer tout ou partie de leurs constituants.

Cette faculté de synthèse se traduit, au niveau cellulaire, par la présence d'éléments particuliers appelés *plastides* et dont est toujours dépourvue la cellule animale.

Quant à la captation de l'énergie solaire (photosynthèse), celle-ci est rendue possible par la présence de *pigments assimilateurs*, dont les *chlorophylles*.

La *couleur verte* des plantes leur est due.

Un autre trait fondamental des végétaux – sans doute lié à leur étonnante faculté de synthèse des sucres – est la présence autour de chaque cellule d'une *paroi rigide* de nature glucidique.

Si l'on rencontre encore chez les algues des polymères du mannose et du xylose, chez les autres végétaux, c'est la *cellulose* qui est le constituant majeur de la paroi.

Cette enveloppe rigide de cellulose empêche la cellule végétale de se déformer et de se mouvoir : il en résulte *l'immobilité* et la *fixation au sol* de la plupart des plantes¹.

La plante devient prisonnière de son milieu, de son habitat ce qui oblige son organisme à une plus grande souplesse, à une grande facilité d'adaptation, puisqu'elle ne peut – par exemple – fuir, en se déplaçant, des conditions défavorables.

De même, il n'existe pas de cellule végétale mobile analogue aux lymphocytes des vertébrés et, lors de la formation de l'embryon, on n'observe aucun des déplacements ou mouvements cellulaires caractéristiques de l'embryogenèse animale.

1. Chez les algues, les Mousses et les Fougères, les cellules sexuelles capables de se déplacer dans l'eau grâce à des flagelles sont dépourvues de parois.

2 Généralités sur l'organisation des végétaux

Les végétaux sont des organismes peu différenciés...

On distinguera des racines, organes cylindriques servant à la fixation, des tiges, également cylindriques, qui portent des feuilles ou lames aplaties, des fleurs, comme on distingue des pattes, un corps, une tête... mais *aucun appareil* nerveux, respiratoire, circulatoire ne peut être valablement décrit.

Tout au plus chez les espèces les plus évoluées distinguera-t-on un appareil conducteur de sève, des organes de réserve...

Cette *faible différenciation* pourrait être considérée comme une infériorité manifeste du règne végétal comparé aux animaux. Ce n'est qu'une vue relative, car cette faible différenciation a pour conséquence d'assurer, d'une part une grande plasticité de la plante à son environnement et d'autre part, une grande facilité de régénération.

La *plasticité* des végétaux est due au fait que l'individu se réalise par une construction continue d'éléments nouveaux dont les types sont limités (racines, tiges, feuilles, fleurs), dont les structures sont voisines et dont la forme et le rôle sont sans cesse accommodés aux conditions extérieures (notamment par l'intermédiaire des tropismes).

La *facilité de régénération* se traduit par le fait qu'un fragment de tige, voire de feuille ou de racine dans certains cas, est capable de redonner un nouvel individu. Aussi la *multiplication végétative* (accidentelle, ou assurée par des dispositifs spéciaux) est *particulièrement répandue chez les végétaux* alors que chez les animaux, pour peu que l'on remonte dans l'échelle de la classification, elle est exceptionnelle. De façon plus précise, les recherches sur les cultures de cellules isolées ont montré la *totipotence* de la cellule végétale qui, dans certaines conditions, est capable de régénérer une plante entière.

Cette totipotence cellulaire s'accompagne d'une possibilité de multiplication indéfinie. C'est le cas des cellules des méristèmes, zones qui assurent la croissance des plantes. Contrairement aux animaux qui cessent de croître une fois adultes et qui ont une durée de vie limitée (vraisemblablement programmée dans leur génome), les végétaux ont une *croissance indéfinie* : ce ne sont que les circonstances extérieures (par exemple l'ouragan qui abat un arbre, le gel ou l'épuisement consécutif à la fructification pour une herbacée, une monocarpique) qui peuvent mettre fin à leur existence.

Cette totipotence cellulaire explique également qu'il n'y ait pas de séparation des cellules sexuelles à la différence des animaux où l'on distingue un *soma* et un *germen*.

Immobilité, faible différenciation, importance de la multiplication végétative, croissance indéfinie sont encore une série de critères importants.

On pourrait en distinguer d'autres, mais notre monde végétal est maintenant suffisamment défini et caractérisé pour que nous nous occupions de lui avec efficacité.

Le travail qui désormais nous attend va être de préciser les ressemblances et les différences entre les végétaux, en un mot de les *classer*.

SYSTÉMATIQUE DES PLANTES SUPÉRIEURES CLASSIFICATIONS DÉFINITION DE L'ESPÈCE

LES GRANDS GROUPES VÉGÉTAUX

Dans la division du vivant en deux règnes – Animaux et Végétaux – Bactéries et Champignons faisaient traditionnellement partie des végétaux. En se fondant sur les séquences de l'ARN ribosomique, on distingue aujourd'hui *six grands ensembles* : **Archées**, **Eubactéries**, **Protistes**, **Champignons** (incluant les Lichens), **Animaux et végétaux**.

Les deux premiers possèdent une cellule *procaryote* réduite à une paroi externe, une membrane plasmique et un ADN circulaire inclus dans un cytoplasme. Les quatre ensembles suivants ont une cellule *eucaryote* pourvue d'une membrane plasmique protégée ou non par une paroi externe, d'un cytoplasme comportant un noyau, un cytosquelette, un système endomembranaire, éventuellement des flagelles locomoteurs et dotée, par *endosymbiose*, d'organites intracellulaires.

L'incorporation de protéobactéries α (eubactéries pourpres) par endosymbiose est à l'origine des *mitochondries*, organites présents chez l'ensemble des eucaryotes (exception faite d'une perte secondaire).

L'incorporation, toujours par endosymbiose, de cyanobactéries (eubactéries photosynthétiques) est à l'origine des chloroplastes de la Lignée verte. Cette lignée comprend les **Algues rouges** (ou Rhodobiontes, ex. le Carragaheen) chez lesquelles la couleur verte de la chlorophylle est masquée par la phycoérythrine, pigment accessoire rouge et les **Chlorobiontes**, caractérisées, en plus de la chlorophylle a, par de la chlorophylle b (une forme oxydée) fonctionnant comme pigment accessoire. Les Chlorobiontes comprennent les **algues vertes** (ou chlorophytes, ex. l'Ulve¹) et les *Végétaux terrestres* (ou **Embryophytes**, ex. la Fougère, le Sapin, la Tulipe).

Une nouvelle endosymbiose (appelée endosymbiose secondaire), par ingestion d'un eucaryote unicellulaire issu des Algues rouges par une autre cellule eucaryote, conduit à la *Lignée brune* des *Ochrophytes* lesquelles doivent leur couleur à la fucoxanthine, pigment accessoire brun : ex. le Fucus, une algue brune, les Diatomées... Certaines des Ochrophytes ont perdu secondairement

1. L'Ulve (*Ulva lactuca*), témoigne, par sa surabondance sur les côtes bretonnes (marées vertes) d'une pollution azotée du littoral.

4 Systématique des plantes supérieures. Classifications. Définition de l'espèce

leurs pigments photosynthétiques et se comportent comme des « champignons » (ex. le Mildiou de la vigne). De même l'endosymbiose secondaire d'un eucaryote unicellulaire issu des algues vertes par une autre cellule eucaryote conduit aux *Euglénobiontes* (ex. l'Euglène) qui, elles aussi, peuvent perdre secondairement leur chlorophylle (ex. le *Plasmodium* du paludisme).

En fin de compte, la notion de végétal correspond à des Eucaryotes, qui, à un moment ou à un autre de leur évolution, ont intégré, directement ou indirectement, des procaryotes photosynthétiques, même s'ils ont perdu secondairement leurs chloroplastes, comme chez les Oomycètes ou les Angiospermes parasites (Cuscutes, Orobanches).

Les Champignons (ou Eumycètes, ex. le Bolet, la Levure de bière), que l'on pensait autrefois cousins d'Algues rouges ayant perdu leur chlorophylle, sont un groupe frère des Choanoflagellés et des Éponges, donc plus proche des Animaux que des Végétaux. Quant aux Lichens, ils résultent de la symbiose d'une Cyanobactérie ou d'une algue verte unicellulaire et d'un champignon.

EMBRANCHEMENT, CLASSE, ORDRE, FAMILLE, GENRE, ESPÈCE

Les grands groupes que nous venons de distinguer (fig. 1) correspondent à des lignées évolutives différentes. Certains sont monophylétiques (du grec. *phylon*, race, tribu) : chacun d'eux est un **clade**¹ (du grec *klados*, rameau), constitué par *l'ancêtre commun et ses descendants*. Par exemple, le clade des Chlorobiontes comprend *toutes* les plantes terrestres, ainsi que *toutes* les algues vertes et *leur ancêtre commun*. Cet ancêtre n'est pas connu, mais on sait, par l'étude des séquences des gènes plastidiaux et celle des gènes nucléaires, qu'il avait des chloroplastes à grana et à chlorophylles a et b.

La figure 1 nous montre également que certaines entités, qui nous paraissent familières, comme les algues, ne correspondent pas à une lignée monophylétique puisqu'elles n'ont pas d'ancêtre commun direct, mais *plusieurs ancêtres*, l'un pour les algues vertes et rouges, l'autre pour les Algues brunes : les algues sont dites *polyphylétiques*. Les algues vertes, prises isolément, ne peuvent pas, non plus, être qualifiées de *monophylétiques*, car elles ne comprennent qu'*une partie* de leurs descendants, alors qu'elles ont aussi donné naissance aux plantes terrestres : les algues vertes sont dites *paraphylétiques*.

Quoi qu'il en soit, la notion d'algues correspond à un *degré général d'organisation* – ou *grade* – des plantes vivant *de nos jours* en milieu aquatique ; il en sera de même pour les bryophytes, les ptéridophytes, les protoangiospermes, plantes terrestres caractéristiques chacune d'un niveau d'évolution. Nous les

1. Dans cet ouvrage, les noms des clades commenceront toujours par une majuscule (genres, familles, ordres, unités supérieures), les ensembles poly- ou paraphylétiques par une minuscule ; ex. : algues vertes, Algues rouges.

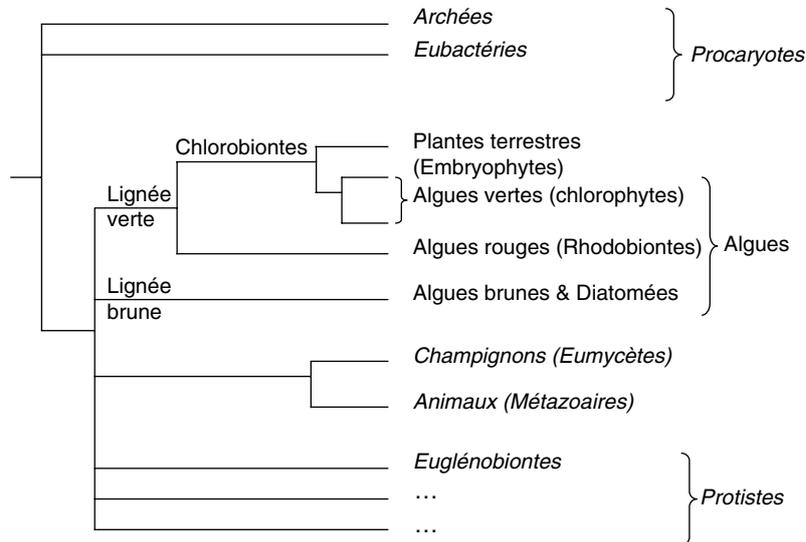


Fig. 1. Place des végétaux dans le vivant.

examinerons dans des chapitres particuliers. Étudier chaque clade isolément, au nom de la monophylie, reviendrait à morceler inutilement le vivant.

Concrètement, on tente de classer le vivant en *catégories hiérarchisées* (des boîtes de rangement). L'usage est de nommer Embranchement (ou Phylum) les grandes divisions. À leur tour, les embranchements se subdivisent en classes, ordres et familles, éventuellement en sous-embranchements, sous-classes... Les diverses unités de la classification sont encore appelées taxons, ce qui a l'avantage de ne pas préciser le niveau hiérarchique du groupe que l'on considère : en effet un embranchement pour les uns n'est qu'un sous-embranchement pour les autres ; une sous-famille, qu'une famille ou *vice versa*.

Par exemple l'embranchement des Angiospermes se scinde en protoangiospermes, Magnoliidées, Monocots et Eudicots ; la classe des Eudicots comprend environ 35 ordres qui, à leur tour, réunissent plusieurs familles.

Afin de savoir, à chaque fois, à quel niveau de subdivision l'on se trouve, des désinences particulières ont été fixées : ainsi les ordres se terminent en *ales*, les familles en *acées* (*aceae* en latin) :

Ex. : l'ordre des Rosales, la famille des Rosacées (*Rosaceae*).

Finalement, les familles contiennent un nombre plus ou moins élevé d'*espèces* groupées elles-mêmes en *genres*.

On ne définit pas, généralement, de groupement plus restreint que l'espèce. L'espèce, même si parfois on la subdivise en sous-espèces, variétés, est l'unité de base du naturaliste.

NOMENCLATURE BINÔMIALE

Chaque espèce, depuis Linné¹, est désignée par deux mots latins; c'est ce que l'on appelle la *nomenclature binomiale*. Le premier est le nom de genre, le second le nom d'espèce.

Ex. : *Rosa canina* et *Rosa arvensis* sont deux espèces distinctes que l'on confond vulgairement sous le nom d'Églantier et qui appartiennent au genre *Rosa*.

De plus, pour être complet, le nom d'espèce est suivi par le nom, symboliquement abrégé (par ex. : L., pour Linné), du premier botaniste qui l'a décrite.

NOTION D'ESPÈCE

Critère de ressemblance

La notion d'espèce est d'abord intuitive et ne semble pas poser de problème. Nul ne penserait appeler un Prunier, un Pêcher et inversement : le Prunier, le Pêcher sont *deux espèces différentes*.

Cependant, si l'on regarde plus attentivement, on s'aperçoit que jamais un individu n'est exactement semblable à un autre; jamais un Prunier n'est rigoureusement identique à un autre Prunier, *mais les différences qui les séparent sont, en vérité, très faibles, secondaires, alors que celles qui séparent un Prunier d'un Pêcher, sont importantes, évidentes*.

En fait, on considérera l'espèce comme une collection d'individus entre lesquels *les différences sont faibles*, alors qu'entre deux espèces, les différences sont plus ou moins profondes.

C'est ce qu'on appelle le *critère de ressemblance* : « *l'espèce est la collection des individus nés les uns des autres, ou issus de parents communs et de tous ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux* » (Cuvier).

Le verbe *ressembler* doit être pris au sens large : les caractères biochimiques, physiologiques, cytologiques, sexuels, chromosomiques entreront en considération. L'identité de ces caractères sera suffisante pour se traduire en particulier par une fécondité indéfinie des individus issus les uns des autres.

C'est ce qu'on appelle le *critère d'interfécondité* souvent énoncé comme un second critère de l'espèce, mais qui n'est, en réalité, qu'une conséquence du critère de similitude.

Au regard de la biologie moléculaire, l'espèce se définit comme l'ensemble des individus susceptibles *d'échanger de l'information génétique*.

Il n'en reste pas moins que, pratiquement, *l'espèce est définie par des caractères morphologiques, qui sont seuls évidents et faciles à observer*. Comment,

1. Linné établit la nomenclature binomiale d'abord pour les végétaux, puis l'étendit aux animaux.

en effet, savoir quand on récolte deux plantes, si celles-ci sont issues l'une de l'autre ou de parents communs? Comment prouver qu'elles sont indéfiniment fécondes entre elles? Comment connaître rapidement leurs structures biochimiques? Il s'ensuit que la *notion concrète d'espèce*, basée essentiellement sur les caractères morphologiques visibles, est *empirique*.

Variabilité de l'espèce, notion d'évolution

Bien plus, l'espèce n'est pas suffisamment fixe pour se prêter à une définition rigoureuse. *L'espèce varie*; c'est presque un de ses caractères essentiels. L'espèce est en perpétuel devenir : Gaudry, paléontologiste français, la définit comme « *l'ensemble des individus qui ne sont pas encore assez différenciés pour cesser d'avoir des descendants communs* ».

En effet, on ne doit pas considérer, comme le firent les premiers naturalistes, que les espèces avaient été créées une fois pour toutes à l'origine des temps et s'étaient transmises jusqu'à nous sans changement mais, au contraire, qu'*elles sont apparues peu à peu au cours des âges*, les espèces les plus primitives précédant les espèces plus perfectionnées. C'est la *notion d'évolution*.

D'abord âprement combattue, la théorie de l'évolution des êtres vivants ne fait plus de doute maintenant : les découvertes paléontologiques, comme les travaux d'anatomie comparée en ont apporté les preuves définitives. Le seul point encore largement débattu à l'heure actuelle concerne le *mécanisme* de cette évolution, sujet qu'il ne convient pas d'aborder ici.

Précisons seulement que dès qu'une « barrière » empêche l'interfécondité des individus d'une même espèce (par exemple, un isolement géographique, un isolement saisonnier, une polyploïdisation des garnitures chromosomiques...), il se crée, plus ou moins rapidement, des variétés, ou des sous-espèces, ou des espèces nouvelles; c'est la *spéciation*.

L'espèce est ainsi en perpétuel mouvement et, si une espèce nous paraît stable, c'est que sa vitesse d'évolution est infiniment lente par rapport à la durée de nos observations.

En conclusion, la notion d'espèce n'est pas un concept statique mais un *concept dynamique* dont la science est à l'heure actuelle incapable de connaître tous les paramètres. Pour cela, il faudrait pouvoir retracer l'arbre généalogique de l'espèce, autrement dit, son *phylum*.

Pour la première fois, en 1965, des caractères moléculaires ont été utilisés pour retracer la phylogénie. Le critère de ressemblance porte alors sur les *séquences d'acides aminés* de protéines exerçant les mêmes fonctions : la comparaison des séquences homologues donne une idée de la *divergence* entre espèces. On peut ainsi tracer des arbres dichotomiques où la longueur des branches est proportionnelle au nombre des dissimilitudes entre deux espèces.

Cela suppose que les modifications moléculaires (remplacement d'un nucléotide par un autre au niveau de l'ADN, lequel code pour les protéines) se font à la même vitesse pour toutes les espèces (notion d'« horloge moléculaire »). En fait, certaines espèces évoluent plus vite que d'autres et il convient, pour avoir des données exploitables, d'en étudier un grand nombre. De plus, tout change-

ment se traduisant par l'apparition d'une protéine aberrante a peu de chance de se maintenir : la *pression de sélection* conduit à garder les séquences performantes.

Dans les années quatre-vingt, les techniques automatiques de séquençage, tant pour les aminoacides que pour les acides nucléiques (utilisation de l'ARN ribosomique 18S, du gène chloroplastique *rbcL* du par exemple) ont permis le développement de la *phylogénie moléculaire*. Cette dernière ne constitue toutefois qu'un nouvel outil qui doit être confronté aux données provenant de l'étude des fossiles, de l'anatomie comparée, de la biochimie...

CLASSIFICATIONS ARTIFICIELLES, NATURELLES ET PHYLOGÉNÉTIQUES

Le naturaliste, faute de pouvoir retracer l'histoire de chaque espèce prise individuellement, va cependant essayer de traduire cette notion d'évolution dans des *classifications dites phylogénétiques*.

Les anciennes, conçues selon l'idée de fixisme, étaient des *classifications artificielles*, fondées sur des caractères faciles à observer mais arbitraires, tel le nombre des étamines (Linné), ou dites *naturelles* (B. de Jussieu) et réunissant dans des groupes communs les végétaux qui présentent entre eux un nombre plus ou moins élevé de ressemblances profondes.

Les classifications que l'on établit maintenant tentent de *rétablir l'enchaînement des groupes*, des plus primitifs aux plus évolués.

Par exemple, on dira que les Gymnospermes, à ovules nus, sont plus primitives que les Angiospermes à ovules enclos, mais cela ne veut pas dire que les Angiospermes dérivent directement des Gymnospermes, mais bien d'ancêtres communs aujourd'hui disparus et dont, dans certains cas, l'étude des fossiles nous donne une idée.

La cladistique est une méthode de classification basée sur l'analyse des caractères primitifs et évolués visant à traduire les relations phylogénétiques. Le **clade** est une lignée évolutive (voir plus haut). Un **cladogramme** (fig. 1) correspond à plusieurs clades successivement emboîtés. Les bifurcations (ou nœuds) correspondent à l'acquisition d'un nouveau caractère (par exemple l'apparition de chlorophylle b, pour les Chlorobiontes). Ces bifurcations doivent être les moins nombreuses possibles (principe de **parcimonie**) de façon à rechercher le cladogramme le plus simple donnant de l'évolution l'idée la plus efficace. Lorsqu'un nœud possède plus de deux branches-filles, la multifurcation signifie que les parentés phylogénétiques précises ne sont pas résolues. La présentation dans un cladogramme des relations entre taxons sous forme dichotomique ne signifie pas que l'évolution fonctionne toujours par dichotomie. En fait la dichotomie est la seule approche possible pour comparer (et notamment quantifier) les relations de parentés. Ainsi, le cladogramme ne correspond-il pas toujours à une filiation généalogique; il implique simplement que les groupes qui se trouvent sur des branches voisines ont un ancêtre commun.

Malgré l'emploi de l'informatique (utilisation d'algorithmes) pour réaliser les cladogrammes les plus ramassés (analyse de parcimonie), les réversions (*cf.* légende de la fig. 9. p. 24) ou les convergences évolutives ne sont pas toujours évidentes à interpréter. Le cladogramme n'étant que l'expression d'une hypothèse de parenté, peut toujours être remis en cause par une nouvelle interprétation, l'adjonction d'un fossile...

TAXON DES EMBRYOPHYTES OU PLANTES TERRESTRES

Les Embryophytes sont des Plantes terrestres.

L'habitat terrestre se traduit au niveau de l'appareil végétatif par des *rameaux dressés* (*cormus* en grec, d'où le nom de Cormophytes donné également aux Plantes terrestres), par l'apparition de nouvelles molécules protectrices, *cutines*, *sporopollénines*, *anthocyanes*; au niveau de l'appareil reproducteur et du cycle de développement, par des organes nouveaux, *anthéridie*, *archégone*, *embryon*.

Axes aériens dressés

Les plantes aquatiques peuvent se contenter de structures foliacées, filamenteuses, cordiformes ou *thalles*, flottant au sein de l'eau (et qui en son absence, s'appliqueraient sur le fond). Faute de pression d'Archimède l'habitat terrestre se traduit par des structures rigides, souvent ramifiées et feuillées¹, favorisant la captation de la lumière et les échanges gazeux. Cette tendance apparaît chez les bryophytes où, à côté de formes rampantes du type thalle, se rencontrent des formes dressées ayant l'aspect d'une petite plante avec « tiges » et « feuilles ».

De véritables *tiges*, de véritables feuilles et des racines n'apparaîtront cependant que chez les Trachéophytes avec l'acquisition d'un *appareil vasculaire* assurant la circulation des liquides entre le sommet de la plante et sa base, fixée dans le sol par les racines : chez les plantes aquatiques primitives, baignant dans l'eau, un tel appareil conducteur n'était pas nécessaire quelle que soit l'importance acquise par la plante.

Cutines, sporopollénines, anthocyanes

Les épidermes, pour éviter une rapide dessiccation, se recouvrent d'une cuticule, couche vernissée hydrophobe riche en **cutines** (cf. *Abrégé de Biochimie végétale*², p. 109). De même, le cytoplasme particulièrement fragile des méiospores mâles est protégé par de nouvelles molécules très résistantes imprégnant la paroi, les **sporopollénines** (*idem*, p. 112). De plus, les épidermes, pour éviter l'action nocive des rayons ultraviolets synthétisent des molécules-écran, les **anthocyanes** (*idem*, p. 173).

1. Les feuilles d'un hêtre de 25 m de haut, si elles étaient soudées en une seule lame, formeraient une « voile » d'environ 1 200 m²!

2. *Biochimie végétale*, J.-L. Guignard, Dunod, 2000.

Anthéridies, archégonies

Les gamètes et les méiospores, au lieu d'être formés dans des cellules, directement au contact de l'eau (gamétocystes et sporocystes des algues), le sont désormais dans des organes formés d'une *enveloppe de cellules protectrices*. Ces structures sont appelées **gamétanges** et **sporanges**. Par exemple, dans un gamétange, la cellule à l'origine des gamètes donne d'abord naissance à un certain nombre de cellules d'enveloppe lesquelles protègent les gamètes du milieu extérieur, puis la ou les cellules-mères centrales engendrent les gamètes proprement dits (fig. 2). La différenciation des sporanges, producteurs des méiospores se fait selon des modalités voisines.

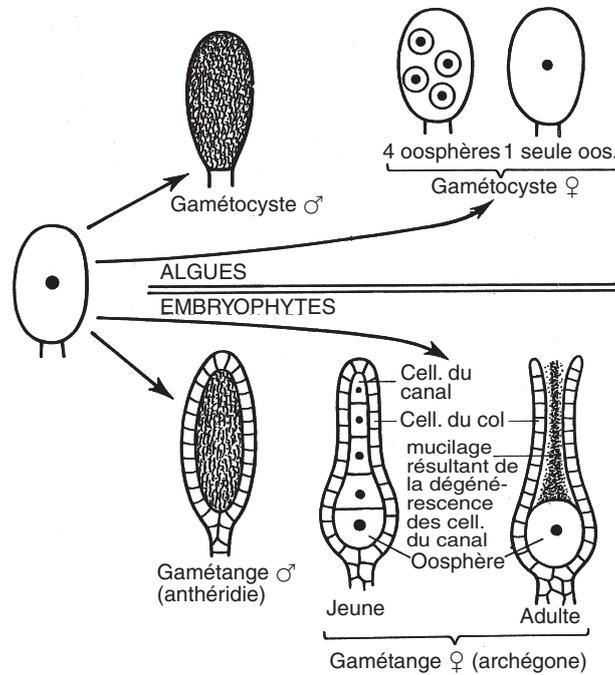


Fig. 2. Formation comparée des gamétocystes et des gamétanges.

Le gamétange mâle est appelé **anthéridie** : le gamétange femelle **archégone**, d'où le nom de Plantes à archégonies également donné aux Embryophytes.

Embryon, cycle de développement

Chez les Embryophytes, le zygote à $2n$ chromosomes, au lieu de donner immédiatement naissance à quatre méiospores chacune à l'origine d'une nouvelle plante haploïde à n chromosomes, comme chez de nombreuses

12 Taxon des embryophytes

algues vertes, ne le fait qu'après un certain temps : *la méiose est retardée*. Ce retard permet au zygote de *se développer en un ensemble tissulaire diploïde à 2n chromosomes* ou **embryon** (du grec *embruon*, fœtus) d'où le nom du taxon.

Au cours de l'évolution des Embryophytes, ce retard va devenir de plus en plus grand. L'*alternance* d'une génération diploïde, appelée *sporophyte* (laquelle débute par la formation de l'embryon et se termine par la production des méiospores) et d'une génération haploïde appelée *gamétophyte* (laquelle assure la formation des gamètes) devient une caractéristique fondamentale du *cycle de développement des végétaux terrestres* (voir Cycles fig. 5, fig. 12, fig. 14, fig. 26, fig. 31 et pages 18, 19, 30, 46, 54 et 76)

De plus, le jeune embryon se développe en *parasite* sur le gamétophyte. C'est là une nouvelle conséquence de l'habitat terrestre : un milieu aquatique pouvait permettre le développement autonome d'une jeune structure, pas le milieu terrestre beaucoup plus hostile (dessiccation, rayonnement ultra-violet...).

Caractères hérités

Les Embryophytes sont issues d'algues vertes présentant un cycle à dominance haploïde : leur ancêtre commun est proche des Charophytes, algues en forme de prêle de 20 cm à 1 m et des Coléochétophytes, algues ressemblant à de petits coussins ronds de quelques millimètres de diamètre. Les Embryophytes ont hérité des algues vertes l'*oogamie* (le gamète femelle ou *oosphère*, devenu immobile et porté par la plante, est fécondé par des anthérozoïdes, petits, nombreux et flagellés); au point vue biochimique, la synthèse de la cellulose grâce à un *complexe en rosette* (cf. *Biochimie végétale*, p. 94) et celle de dérivés phénoliques (*idem*, p. 103); au point vue cellulaire, les *peroxysomes*, organites qui métabolisent l'acide glyoxylique et améliorent l'efficacité de la photosynthèse (*idem*, p. 48), l'absence de *centriole* et la *disparition* de la membrane nucléaire lors de la mitose, la séparation des cellules-filles à la télophase grâce à un *phragmoplaste*. Les Embryophytes partagent avec les Charophytes l'acquisition de *plasmodesmes* assurant des communications intercellulaires, la croissance en longueur des axes végétatifs par une *cellule apicale* et avec les Coléochétophytes l'apparition de *tissus parenchymateux* facilitant la formation d'organes.

Classification

Les Embryophytes rassemblent les Plantes terrestres ou Plantes à archégones (fig. 3).

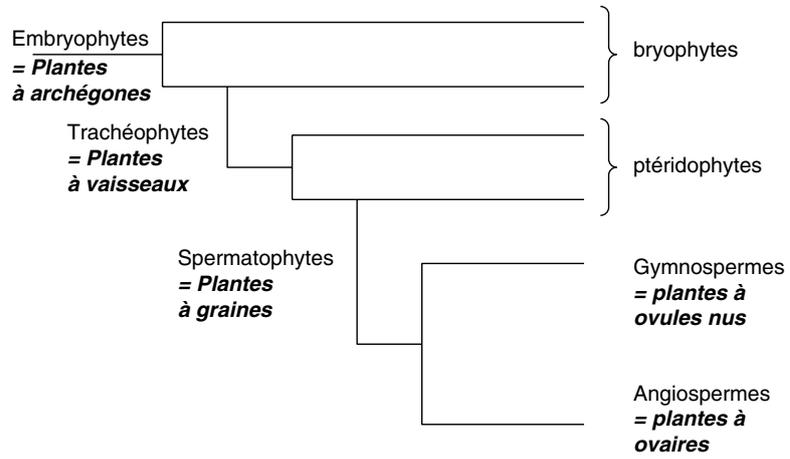


Fig. 3. Schéma de la classification des Embryophytes. Les bryophytes et les ptéridophytes sont paraphylétiques; les Gymnospermes et les Angiospermes sont monophylétiques.

EMBRANCHEMENT DES BRYOPHYTES = MOUSSES ET ALLIÉES

CARACTÈRES GÉNÉRAUX

L'*embranchement* des bryophytes (du grec *bruon*, mousse et *phuton*, plante) comprend :

- d'une part, les *Mousses* (fig. 5) *Polytrics* et *Sphaignes*;
- d'autre part, les *Hépatiques* (fig. 7) et les *Anthocérotes*.

Les premières ressemblent à de toutes petites plantes feuillées; chez les secondes, on rencontre des lames foliacées plus ou moins complexes qui rappellent le thalle des algues.

On connaît environ 25 000 *espèces* de bryophytes.

Ce sont de *petites plantes* de stations humides et marécageuses; elles abondent surtout dans les zones boréales et alpines et occupent souvent des emplacements que les autres plantes, plus exigeantes ne sauraient coloniser : elles constituent ainsi une part importante de la florule des rochers et des troncs d'arbres.

Les *Sphaignes* sont l'élément dominant des *tourbières acides*, sortes de marécages typiques des régions tempérées froides.

Les *Mousses* forment, dans les sous-bois frais, au voisinage des cours d'eau et des fontaines, d'abondants « tapis ». Parmi elles, on peut citer la *Funaire hygrométrique* (fig. 4 et 5), qui tire son nom de la sensibilité de l'appareil reproducteur aux variations du degré hygrométrique.

En définitive, l'aspect des bryophytes est varié mais, quelles que soient leurs formes, toutes naissent, croissent et se reproduisent suivant le même processus. Autrement dit, tout ce groupe de plantes est essentiellement caractérisé par son *cycle de développement*.

CYCLE DE DÉVELOPPEMENT

Description

Une spore à n chromosomes, petite masse sphérique et unicellulaire, émet un *protonéma* (de *protos*, premier et *nema*, fil) chlorophyllien, filamenteux ou lamellaire (fig. 5) dont la structure rappelle une algue verte.

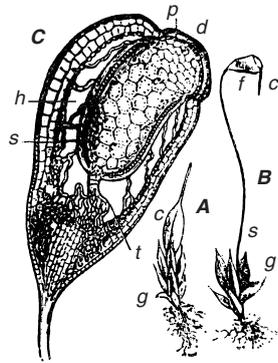


Fig. 4. *Funaria hygrometrica*.

En A, jeune sporogone dont on ne remarque que la coiffe c, au sommet d'une tige feuillée g; en B, sporogone développé; on distingue la soie s, la capsule f et le résidu de la coiffe c: en C, coupe longitudinale de la capsule; t, tissu stérile de la base; s, assise des cellules-mères de spores; h; lacune aérifère; c; columelle; d, opercule; p, péristome.

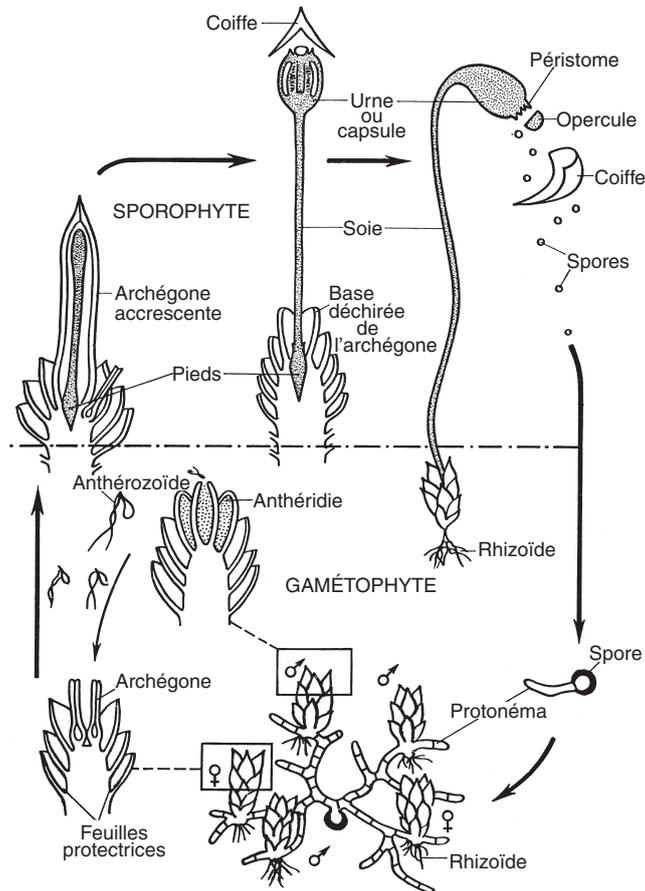


Fig. 5. Cycle de développement de la *Funaria hygrometrica*.

Sur ce protonéma naissent des *bourgeons*¹ qui forment soit des tiges feuillées (*Mousses, Sphaignes*), soit une lame ou thalle (*Hépatiques*), puis le protonéma, organe transitoire, disparaît².

Quand la tige feuillée (ou le thalle) a pris un développement suffisant, il apparaît, généralement protégés par quelques replis ou feuilles, des *organes mâles* ou *anthéridies* et des *organes femelles* ou *archégonés* (dans les espèces monoïques, les mêmes pieds portent des organes mâles et femelles; dans les espèces dioïques, ce sont des pieds différents).

Les anthéridies, sphériques ou allongées, contiennent les *anthérozoïdes*³, gamètes mâles toujours biciliés.

Les archégonés, en forme de bouteille à long col allongé, contiennent le gamète femelle ou *oosphère*.

Les anthérozoïdes mûrs, libérés de l'anthéridie par gélification et rupture de la paroi, sont entraînés par les gouttes d'eau dans lesquelles ils se déplacent : à ce moment, l'organe femelle est ouvert au sommet et les cellules placées dans l'axe du col sont résorbées, laissant un canal, rempli de matière mucilagineuse, riche en glucose, laquelle attire par chimiotactisme les anthérozoïdes, leur permettant d'arriver jusqu'à l'oosphère.

Les noyaux mâle et femelle, à n chromosomes, fusionnent en donnant un œuf ou *zygote* à $2n$ chromosomes, lequel se divise aussitôt et se transforme en un jeune *sporogone*, tandis que la partie ventrue de l'archégone, continuant sa croissance, constitue une enveloppe qui le protège.

Le *sporogone* (fig. 6) se compose :

– d'un *piéd*, organe qui lui permet de rester fixé sur la plante feuillée ou le thalle;

– d'un *pédicelle* ou *soie*, plus ou moins allongé, qui porte à son extrémité un sporange ou capsule⁴ s'ouvrant soit par un couvercle ou *opercule*, soit par des valves, libérant ainsi les *spores*. Ces spores se forment après une réduction dite chromatique (R. C.) qui réduit le nombre des chromosomes de $2n$ à n :



Les spores sont également appelées *tétraspores* ou méiospores (du grec *meiô*, diminuer) en raison de leur mode de formation; elles sont entourées d'une

1. Ce fait explique que de nombreuses bryophytes, notamment les Mousses, se développent en touffes, le même protonéma donnant naissance à plusieurs tiges feuillées.

2. Le protonéma est rudimentaire ou même absent chez les Hépatiques.

3. Les Anglo-saxons privilégient le terme de *spermatozoïde* comme pour les animaux.

4. L'organisation de la capsule des Mousses (fig. 4) est plus complexe. Notamment l'opercule en tombant démasque un orifice circulaire bordé d'une ou deux couronnes d'appendices, le *péristome*; par temps humide les dents du péristome se rabattent et obturent la capsule : par temps sec, elles se retournent vers l'extérieur et permettent la dispersion des spores.

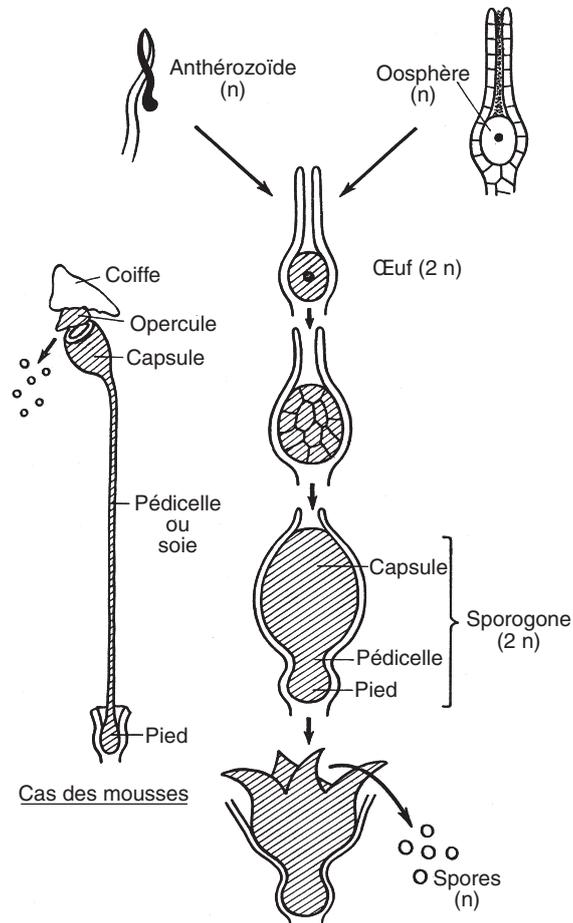


Fig. 6. Formation du sporogone. Les parties correspondant au sporophyte sont hachurées.

enveloppe commune de callose¹ correspondant à la paroi de la cellule mère. L'individualisation de chacune des spores, laquelle précède leur dispersion, est assurée par une glucanase, enzyme hydrolysante.

1. Chez quelques bryophytes on trouve à la place de la callose (substance amorphe proche de la cellulose; cf. *Biochimie végétale*, p. 95) des polysides acides jouant le même rôle, mais très vite la callose s'imposera comme filtre isolant les tétraspores de l'influence du sporophyte. À l'inverse, les tétraspores communiquent entre elles par des plasmodesmes, ce qui assure le synchronisme de leur développement.

Chaque spore possède une paroi double :

- une à l'extérieur, l'*exine* épaisse, cutinisée à sporopollénine;
- à l'intérieur, l'*intine* mince et cellulosique.

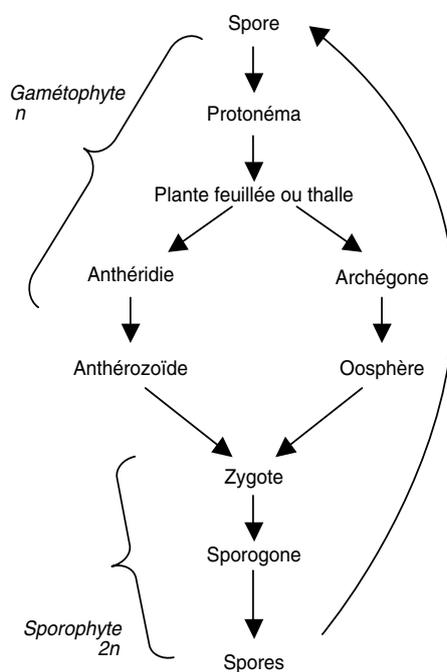
Tombées sur le sol, les spores germent si les conditions leur sont favorables (chaleur, humidité...):

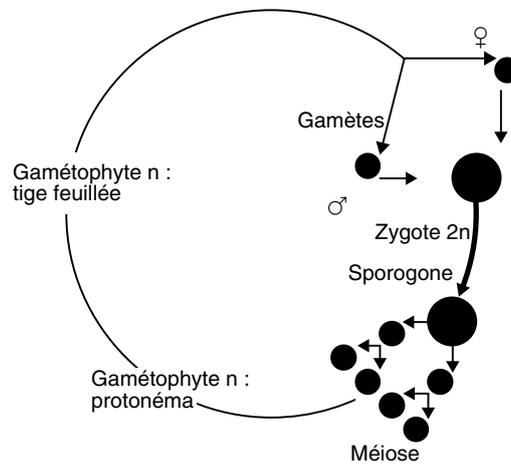
- l'exine éclate;
- l'intine s'allonge, fait hernie hors de l'exine;
- le noyau de la spore se divise, donnant bientôt naissance à un nouveau protonéma.

La séparation des sexes peut se faire dès la formation des spores, les uns donnant naissance à des individus adultes porteurs d'organes mâles, les autres à des adultes porteurs d'organes femelles. Le plus souvent elle se fait sur le protonéma dont certains bourgeons se différencient en individus mâles et d'autres en individus femelles. Enfin, elle peut n'avoir lieu qu'au stade de la plante adulte sur laquelle se différencient à la fois des anthéridies et des archégones.

Chez les *Mousses* (fig. 6 à gauche) proprement dites, le sporogone s'allonge très fortement : l'enveloppe formée par l'archégone – bien qu'accroissante – se rompt et sa partie supérieure entraînée forme une *coiffe* sur le sommet du sporange, appelé communément *urne* ou *capsule*.

On résumera ainsi les différents stades du cycle reproducteur des bryophytes :





Caractères généraux du cycle de développement

Trois points sont à souligner :

1. La fécondation est aquatique – Le déplacement des anthérozoïdes ciliés jusqu'à l'oosphère nécessite la présence d'eau, ce qui lie les bryophytes aux lieux *humides*.

Ainsi, les bryophytes qui ont été au cours de l'évolution les premières plantes vraiment terrestres, gardent encore, dans leur *cycle reproductif*, la trace de leur origine marine.

Il est d'ailleurs à remarquer qu'au cours de l'évolution, les innovations portent d'abord sur l'appareil végétatif (passage ici, du thalle à un axe dressé) tandis qu'une grande fixité s'observe au niveau de l'appareil reproducteur (maintien des anthérozoïdes ciliés) comme si la nature craignait de modifier trop rapidement les mécanismes de la reproduction, fonction essentielle de la survie du groupe.

2. La phase diploïde (sporophyte) est très courte, réduite au sporogone (fig. 6); de plus, elle reste en relation physiologique étroite avec le gamétophyte sur lequel elle se développe.

3. Le gamétophyte est représenté par des organes végétatifs peu différenciés.

Les organes végétatifs sont à n chromosomes, ce qui limite leur importance : en effet, les structures vivantes à n chromosomes sont généralement *de petite taille et peu différenciées*.

Les bryophytes n'échappent pas à cette règle : ce sont des plantes de quelques centimètres¹, en général peu différenciées et dépourvues de racines, la fixation au sol étant assurée par de fins filaments, les *rhizoïdes*.

1. Quelques espèces géantes, sous les tropiques, dépassent toutefois 1 m. de longueur.

Chez les **Mousses** proprement dites (15 200 espèces) et les **Sphaignes** (150 espèces) la plante prend l'aspect d'une tige feuillée. *C'est une apparence*, tige et feuilles ne sont pas comparables à celles des autres végétaux terrestres.

La « tige » est un *simple cordon* revêtu d'un épiderme faiblement cutinisé. Des cellules allongées, les *hydroïdes* spécialisées dans le transport de l'eau et les *leptoïdes* dans celui des molécules issues de la photosynthèse, apparaissent seulement chez certaines Mousses tropicales et les Sphaignes.

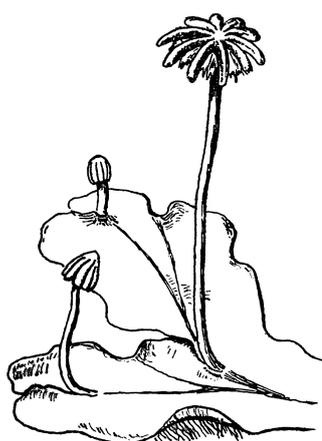
Les « feuilles » sont de *simples émergences* de la tige constituées d'une seule assise de cellules chlorophylliennes, excepté dans la région médiane où deux ou trois épaisseurs de cellules simulent une nervure. « Tige » et « feuille » sont dépourvues de stomates. Des anthocyanes assurent une protection contre les U.V., mais leur variété structurale est encore faible.

Petite taille et faible différenciation sont liées. Chez ces plantes où il n'y a ni racines permettant d'aller chercher en profondeur l'eau et les sels minéraux, ni stomates assurant par transpiration un mouvement des liquides, seule la capillarité intervient. Cette dernière ne peut avoir lieu que sur quelques centimètres et en présence d'un film liquide baignant au moins les parties inférieures de la plante. Les Mousses seront ainsi de petite taille et localisées aux lieux humides et cela d'autant plus que leur reproduction par anthérozoïdes ciliés dépend de l'eau.

En revanche, le sporogone (fig. 4 et 6), organe à 2n chromosomes, présente un épiderme muni de stomates et, au niveau de la soie, une ébauche de tissu conducteur.

Les **Hépatiques** (9 600 espèces) ont, pour deux tiers d'entre elles, un aspect feuillé, comme les mousses; les autres se limitent à une *lame foliacée* ou thalle qui présente souvent des lobes comme un foie, d'où leur nom (fig. 7 du *Marchantia*). Il n'y a pas de stomates, ni sur le sporogone, ni sur le thalle, bien que des pores permettent les échanges gazeux chez plusieurs espèces. Un marqueur chimique, l'acide lunatique, caractérise le groupe.

Fig. 7. Fragment d'un « thalle » femelle de *Marchantia* portant trois « chapeaux », dont l'un est à maturité et les autres incomplètement développés (les « chapeaux » des pieds mâles ont une forme légèrement différente, plus simple). Les sporophytes, encore plus réduits que chez les mousses se cachent sous les « baleines du parapluie ». Chez les Hépatiques, les spores sont entremêlées de filaments stériles ou *élatères* (du grec, *elatér* : qui disperse) : ce sont des cellules mortes pourvues d'épaississements en spirale et capables de brusques mouvements de détente qui assurent la dissémination des spores.



Les **Anthocérotes**, petit groupe d'une centaine d'espèces longtemps rattaché aux Hépatiques, possèdent des stomates aussi bien sur le gamétophyte que sur le sporophyte; l'archégone, très protégé, est inclus dans les tissus du gamétophyte; le sporophyte est capable d'une certaine croissance en hauteur grâce à un méristème basal. Comme les algues et à la différence des Mousses et Hépatiques, ils ne synthétisent pas d'anthocyanes.

Écologie et importance des bryophytes

L'importance écologique des bryophytes a longtemps été sous-estimée. Présentes aussi bien dans les régions arctiques que dans les forêts tempérées et tropicales (riches en espèces épiphytes), elles y *stockent l'eau* par capillarité; en montagne elles interviennent dans la fonte des neiges.

Certaines bryophytes colonisent des lieux particulièrement arides, comme les toits, des pentes montagneuses... Cette apparente contradiction s'explique une particularité remarquable, la *reviviscence*, c'est-à-dire de pouvoir se déshydrater et s'hydrater de façon réversible. Cette particularité se rencontre chez quelques êtres vivants comme les Infusoires, les Rotifères; nous ne la retrouverons pratiquement plus chez les plantes supérieures¹.

Les tourbières acides, qui couvrent plus de un pour cent de la surface terrestre sont le domaine des Sphaignes. Ces « plantes-éponges » retiennent jusqu'à 7 fois leur poids d'eau; elles vivent en colonies et leurs débris mal décomposés (en raison du froid, de la faible oxygénation, de l'acidité du milieu...) forment, compactés, des épaisseurs de *tourbe* pouvant atteindre plusieurs mètres. La tourbe séchée est utilisée pour le chauffage; en horticulture pour l'amendement des sols... L'exploitation de ces ressources non renouvelables, le drainage, le boisement et l'apport d'engrais dans les champs environnants, on fait disparaître de nombreuses tourbières à Sphaignes et leur flore originale.

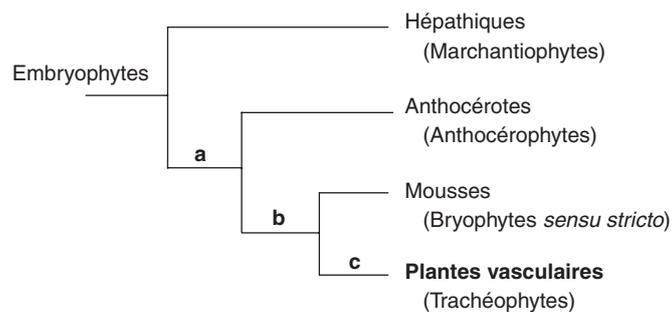


Fig. 8. Cladogramme des bryophytes. a : premiers stomates; b : apparition des leptoides et hydroides; c : sporophyte dominant et ramifié.

1. Quelques rares Angiospermes, telle la Ramondie des Pyrénées (Gesnériacées) sont revivescentes.

22 Bryophytes

Les bryophytes ont sans doute été, au Silurien, les premières plantes à passer de l'eau à la terre ferme; elles jouent encore ce rôle pionnier dans certaines conditions extrêmes, ombrage en sous-bois, substrats très pauvres et humides, rochers, écorces, souvent accompagnées de lichens avec lesquels elles initient la formation d'humus.

De nombreuses espèces, sensibles aux variations de l'environnement, se comportent comme des *bioindicateurs* ou des *bioaccumulateurs* de la pollution.

TAXON DES TRACHÉOPHYTES OU PLANTES VASCULAIRES

Chez les Trachéophytes (du grec *trakheia*, conduit raboteux), le **sporophyte est dominant**. Il représente la plante *feuillée* et acquiert rapidement son indépendance vis-à-vis du gamétophyte; il porte, à maturité, de nombreux sporanges; il possède un appareil conducteur¹ assurant la circulation des liquides ou sèves :

— Les vaisseaux du xylème réunis en *faisceaux vasculaires*² assurent la circulation de l'eau puisée dans le sol (sève brute) des parties souterraines vers les parties aériennes de la plante.

— Les tubes criblés du *phloème* (réunis en *faisceaux criblés*) servent à la circulation de la *sève élaborée* des parties assimilatrices (feuilles) vers les autres régions (fleurs, fruits, tronc, racines).

Les vaisseaux du xylème présentent des épaissements de *lignine* : cette substance, très résistante à la compression et hydrophobe, résulte de la polymérisation de composés aromatiques (*cf. Biochimie végétale*, p. 103).

La synthèse de la lignine par les Plantes vasculaires apparaît comme une étape fondamentale de l'évolution du règne végétal. Les premières Plantes vasculaires (fig. 9) sont apparues il y a environ 400 millions d'années.

L'acquisition d'un appareil conducteur a pour conséquences :

1. **La présence de racines** qui apparaissent pour la première fois (dans les groupes précédents, les filaments qui en ont la forme extérieure sont de simples files de cellules ou rhizoïdes).

L'existence de plantes terrestres ne peut en effet être assurée que par un appareil racinaire allant puiser plus ou moins profondément l'eau et les sels minéraux présents dans le sol. Or dans les milieux terrestres, la disponibilité en eau est souvent faible et surtout présente des variations très importantes; les sels minéraux, contrairement à ceux des milieux aquatiques, sont essentiellement présents sous forme de complexes insolubles.

1. On appelle *appareil* l'ensemble des tissus qui ont tous la même fonction, que ces tissus soient eux-mêmes ou non regroupés en organes bien individualisés.

2. Lorsque les faisceaux vasculaires et criblés sont superposés, comme dans la structure primaire de la tige, on parle de *faisceaux criblo-vasculaires* (du latin *criblum*, crible). Xylème vient du grec *xulon*, bois et phloème du grec *phloios*, écorce.



Fig. 9. En 1, *Rhynia major*, espèce fossile, apparue fin Silurien-début Dévonien. C'est le premier végétal vasculaire connu; il n'avait ni feuille, ni racine, seulement des axes dichotomes portant des sporanges à l'extrémité des rameaux.

En 2, *Psilotum triquetum*, fougère tropicale.

Du rhizome vivant dans l'humus et ne possédant que des rhizoïdes s'élevant des tiges à ramifications dichotomes. Cette espèce de la flore actuelle donne une idée de l'aspect que devaient présenter les premières trachéophytes. Les données moléculaires rapprochent toutefois cette espèce des Botryches, sortes de petites Fougères curieuses de nos régions (pelouses acides) à deux frondes; une fertile, constitué de gros sporanges et une chlorophyllienne. La structure des *Psilotum*, qui mime celle des *Rhynia*, résulte en fait d'une réversion.

Ces conditions très sévères, n'ont pu être surmontées par les premières Plantes vasculaires que par la symbiose avec des champignons à siphons, les seuls présents au Silurien : l'association racines-filaments mycéliens – appelée ici endomycorhize – augmente fortement le contact avec le sol et permet la solubilisation de nombreux éléments minéraux.

C'est l'addition des deux génomes préexistants (plante + champignon) qui a permis une adaptation aux conditions terrestres qu'aucun des deux partenaires n'aurait pu réaliser individuellement.

2. La formation des feuilles, expansions aplaties parcourues par un appareil conducteur.

Les feuilles portent – surtout sur leur face inférieure – de nombreux petits *orifices ou stomates* par lesquels s'évapore la plus grande partie de l'eau puisée dans le sol. Cette évaporation assure, de proche en proche, comme dans une mèche, la montée de l'eau : l'appel foliaire est le principal facteur de la montée de la sève brute.

Le passage de l'eau et des sels minéraux venant du sol est contrôlé au niveau d'une assise cellulaire particulière appelée *endoderme* : un dépôt de lignine oblige eau et sels minéraux à transiter à travers le cytosol des cellules endodermiques.

L'endoderme, présent dans les racines, l'est également dans les tiges souterraines telles que les rhizomes ; il joue le rôle d'une pompe refoulante, appelée poussée radiculaire, assurant le mouvement de la sève brute, lors de la mise en route de la végétation au printemps (lorsque les feuilles n'ont pas encore débourré) ou lorsque le degré hygrométrique (au lever du jour par exemple) ne permet pas l'évaporation au niveau du feuillage.

La présence de stomates et celle d'un endoderme sont ainsi *directement liées* à l'acquisition d'un appareil conducteur.

L'existence de tissus conducteurs s'accompagne de l'individualisation d'autres tissus : tissus de revêtement comme l'épiderme recouvert d'une *cuticule protectrice*, tissus parenchymateux, tissus spécialisés comme le tissu sécréteur...

Cette organisation complexe des Plantes vasculaires [nombreux tissus ; différenciation en racines, tiges, feuilles et en appareil reproducteur (épis sporangifères, cônes, fleurs...)] est rendue possible par des zones de croissance très spécialisées ou *méristèmes* lesquels assurent la multiplication cellulaire et la différenciation de leurs différentes parties¹. On distingue (fig. 10) :

— les *méristèmes primaires ou apicaux* situés aux extrémités des racines et des tiges et qui assurent la croissance en longueur ;

— les *méristèmes secondaires*, sortes de manchons circulaires parcourant les tiges et les racines, qui sont responsables de la croissance en épaisseur des arbres et des arbustes.

Le *cambium* ou zone génératrice libéro-ligneuse est à l'origine du bois ou xylème secondaire et du liber (du latin *liber*, livre : le liber en coupe a un aspect feuilleté) ou phloème secondaire. C'est à la fin du Dévonien, l'apparition du cambium (il était alors unidirectionnel et ne fabriquait que du xylème)

1. Les tissus et organes des plantes vasculaires sont étudiés en travaux pratiques. L'étudiant en pharmacie trouvera un exposé simple et suffisant les concernant dans *L'Atlas de Biologie végétale. Organisation des plantes à fleurs* par J.-C. et F. ROLAND (Dunod).

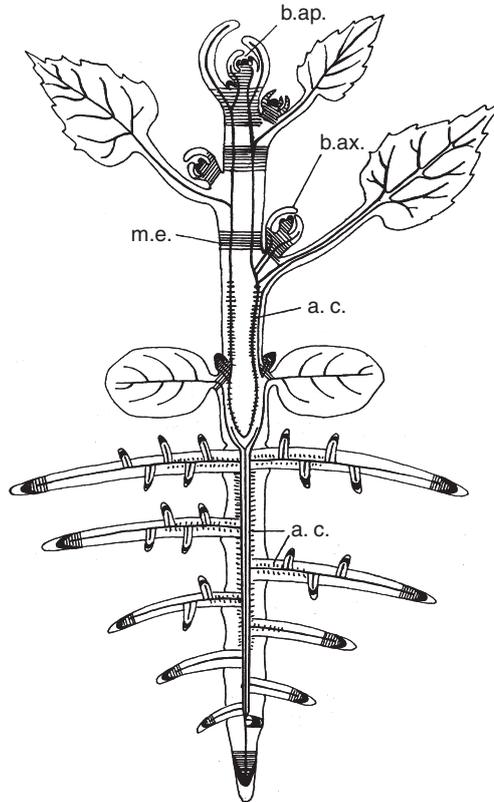


Fig. 10. Méristèmes des Trachéophytes. En noir, les régions encore « embryonnaires »; en hachuré, les régions à activité méristématique persistante (méristèmes primaires et assises génératrices), *b. ap.*, bourgeon apical; *b. ax.*, bourgeon axillaire; *me*, méristèmes persistants dans les entrenœuds de la tige et assurant l'accroissement intercalaire de ces entrenœuds; *ac*, activité cambiale dans les parties âgées de la tige, de la racine principale et des racines latérales, correspondant au fonctionnement du cambium.

qui a permis la formation des premiers végétaux arborescents, aujourd'hui disparus, tels que les Lépidodendrons (ptéridophytes de 10 à 20 mètres à tronc écaillé et branches ramifiées dichotomiquement), les Calamites (évoquant des Prêles arborescentes)...

Le *phellogène* (du grec *phellos*, liège) ou *assise génératrice subéro-phellodermique* donne naissance au liège (*suber* en latin) dont les propriétés protectrices et isothermes ont permis l'extension des arbres aux régions froides (p. 124).

On peut remarquer que cette organisation complexe a eu lieu chez des tissus à $2n$ chromosomes qui seuls semblent permettre une différenciation importante. La diploïdie permet l'accumulation des mutations d'abord stockées sous forme de caractères récessifs et qui ne se révèlent que lorsqu'un heureux assortiment d'entre elles s'est réalisé.

Les Trachéophytes comprennent les ptéridophytes et les Spermatophytes.

EMBRANCHEMENT DES PTÉRIDOPHYTES = FOUGÈRES ET ALLIÉES

CARACTÈRES GÉNÉRAUX

Les ptéridophytes (du grec *ptēris* : Fougères) sont généralement de petites plantes, vivaces par une tige souterraine horizontale – ou rhizome – qui vivent dans les lieux frais et ombragés.

Le Polypode, la Fougère mâle (fig. 11), que l'on rencontre dans les sous-bois de nos régions, en sont de bons exemples.

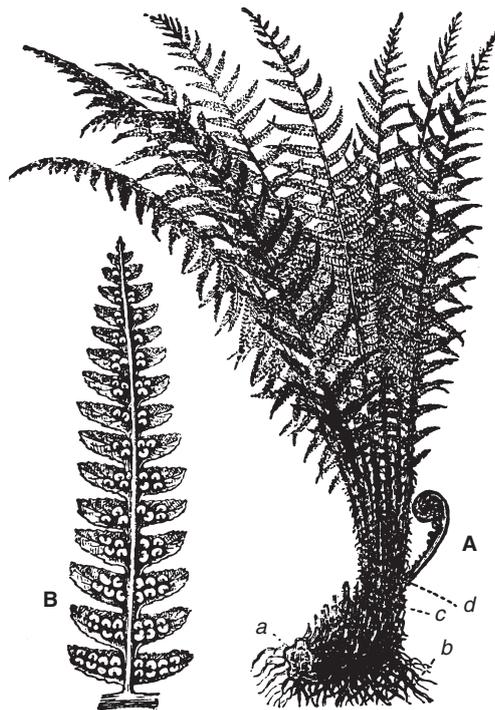


Fig. 11. *Fougère mâle*. A : aspect général de cette espèce (a, rhizome coupé transversalement; b, racines; c, base des feuilles, d, jeune fronde encore enroulée en crosse). B : face inférieure d'une penne, portant des indusies réniformes recouvrant les sores.

De nombreux ptéridophytes habitent également les forêts tropicales humides et peuvent alors devenir arborescents ou épiphytes. De façon plus précise, on distingue :

— les *Fougères* proprement dites (ou Filicales), dont les feuilles sont de grande taille et présentent un aspect extrêmement varié allant du simple ruban (ex. : Scolopendre) à la feuille la plus délicatement découpée (ex. : Fougère femelle);

— *leurs alliées* : *Lycopodes* (fig. 17), *Sélaginelles* (fig. 15), *Prêles* (fig. 16)... de taille réduite et dont les feuilles sont petites et pourvues d'une seule nervure.

Finalement l'aspect des ptéridophytes *est très varié* et, comme pour les bryophytes, c'est avant tout leur cycle de *développement* qui les caractérise.

CYCLES DE DÉVELOPPEMENT

Description

Une spore, à n chromosomes, germe en donnant un *organe de petite taille* (les structures à n chromosomes sont réduites; cf. les Mousses) formé généralement d'une lame verte¹ de quelques millimètres fixée au sol par des rhizoïdes : c'est le *prothalle*, *organe indépendant* (par sa chlorophylle) et transitoire sur lequel apparaissent (généralement sur la face inférieure tournée vers le sol) les éléments reproducteurs à n chromosomes ou *gamètes* (fig. 12).

Les anthérozoïdes ciliés sont contenus dans des *anthéridies* très semblables à celles des bryophytes, mais non pédonculées. *L'oosphère* est contenue dans un *archégone*, là encore en forme de bouteille mais de structure simplifiée, par rapport aux bryophytes et dont la partie renflée, ou ventre, est enfoncée dans les tissus du prothalle. L'évolution est ici simplificatrice.

En présence d'eau, les anthérozoïdes mûrs nagent jusqu'à l'*archégone*² et l'un d'eux féconde l'oosphère.

L'œuf formé, à $2n$ chromosomes, se divise *immédiatement* et se transforme sur place en un *embryon*, sorte de petite fougère en miniature, composée :

- d'une ébauche de racine;
- d'une ébauche de feuille;
- d'un bourgeon qui donnera la tige;
- et d'un organe transitoire, le *pied*, qui assure sa fixation ainsi que sa nutrition *par parasitisme* du prothalle.

1. Parfois cylindrique (Ophioglosse) ou filamenteuse; parfois sans chlorophylle mais mycotrophe en symbiose avec un champignon (Lycopode).

2. Ce serait non plus le glucose comme chez les Mousses mais l'acide malique qui attirerait, par chimiotactisme, les anthérozoïdes.

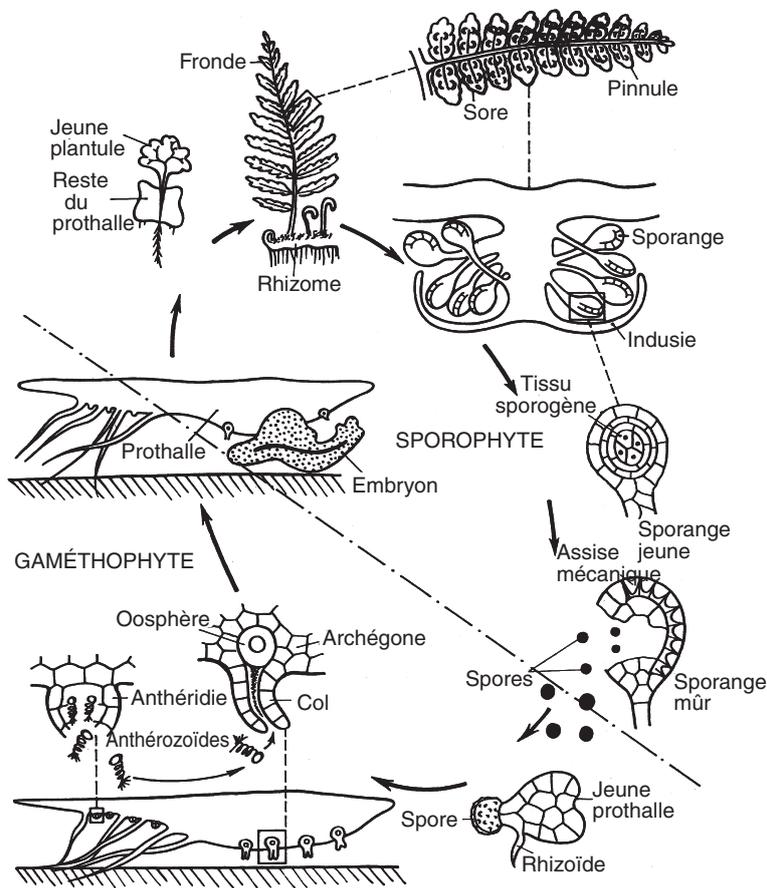


Fig. 12. Cycle de développement de la Fougère mâle.

Lorsque la première feuille et la première racine sont devenues suffisamment grandes, la jeune fougère peut s'alimenter; elle est devenue autonome : le prothalle disparaît et la plante feuillée grandit.

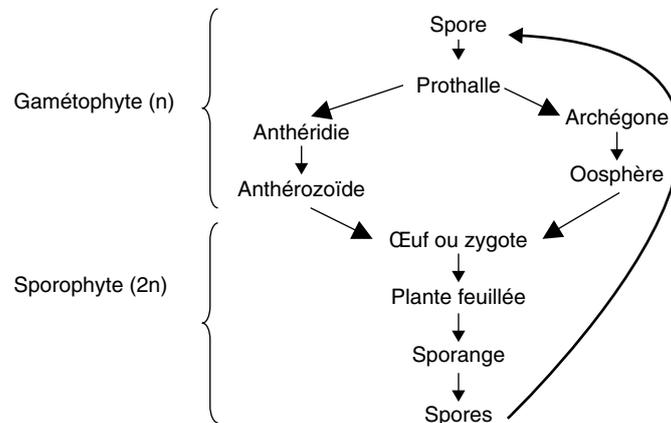
Quand la plante est adulte, les feuilles les plus âgées portent des *sporangies*, presque toujours réunis en plages arrondies, réniformes ou linéaires (sores) qui sont situées généralement à leur face inférieure et protégées par une lame très mince (l'*indusie*¹) – ou simplement par le rebord de la feuille.

1. C'est un poil épidermique modifié.

Les sporanges ont généralement une forme de massue avec un pédicelle et une partie renflée contenant les spores. L'ouverture du sporange se fait par un anneau de déhiscence dont les cellules sont épaissies en U; la face externe de ces cellules, restée mince, se rétracte sous l'influence de la dessiccation et fait éclater les sporanges.

De très nombreuses spores – plusieurs centaines de millions – ovales ou tétraédriques s'en échappent. Elles ont été formées avec réduction chroma- tique et ne contiennent plus que n chromosomes. Leur structure est semblable à celle des spores des bryophytes. Placées dans des conditions favorables, elles germeront à nouveau.

Le « cycle vital » est fermé. On peut le schématiser ainsi :



Variantes évolutives

Ce cycle correspond très précisément au développement des « Fougères » proprement dites telles que le Polypode, la Fougère mâle, les Scolopendres, les Capillaires.

Quelques variations, correspondant à une évolution plus avancée, se retrouvent chez les espèces alliées des Fougères.

1. **La différenciation sexuelle** des éléments mâles et femelles qui, dans le cycle précédent, se fait au niveau du prothalle, peut être plus précoce (fig. 13).

Chez les *Prêles*, encore appelées Queues de Cheval en raison de leurs ramifications en verticilles, les spores issues des sporanges ont morphologiquement semblables, mais certaines donneront des prothalles mâles porteurs uniquement d'anthéridies et certaines des prothalles femelles avec des seuls archégones : l'isosporie apparente cache une hétérosporie biologique.

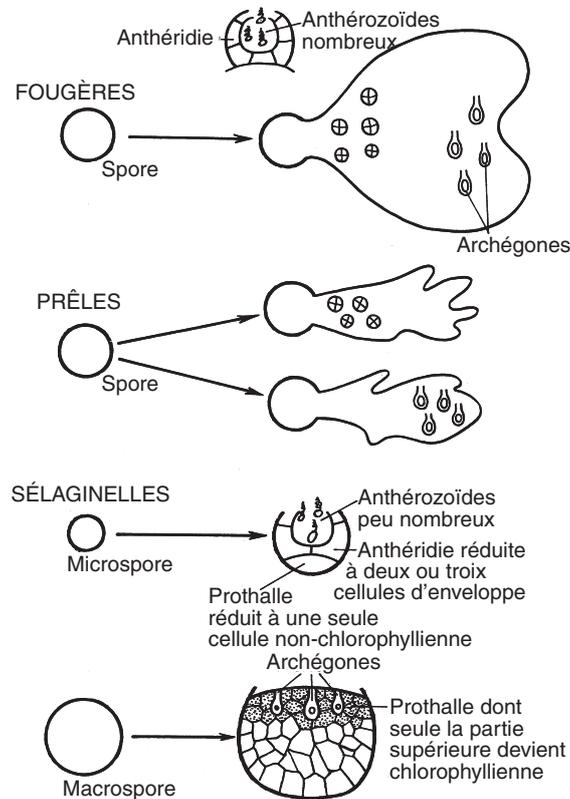


Fig. 13. Réduction des prothalles chez les ptéridophytes. On remarquera que la réduction des prothalles et la sexualisation vont de pair.

Chez les *Sélaginelles*, certaines *Fougères aquatiques*, le caractère mâle et femelle du gamétophyte apparaît dès les spores (hétérosporie) et se traduit même sur la plante feuillée ou sporophyte par des sporanges morphologiquement différents :

— ainsi certains sporanges produisent des spores mâles, petites et très nombreuses : on les appelle des *microspores* et le sporange qui leur a donné naissance est un *microsporange* ;

— d'autres sporanges, les *macrosporangies* donnent un petit nombre de spores de grande taille appelées *macrospores*. Il y en a généralement quatre (correspondant aux quatre cellules filles provenant d'une cellule mère avec réduction chromatique ; voir la formation des tétraspores chez les Mousses aux dépens des cellules mères diploïdes), mais l'évolution tend généralement à *réduire ce nombre à un seul*.

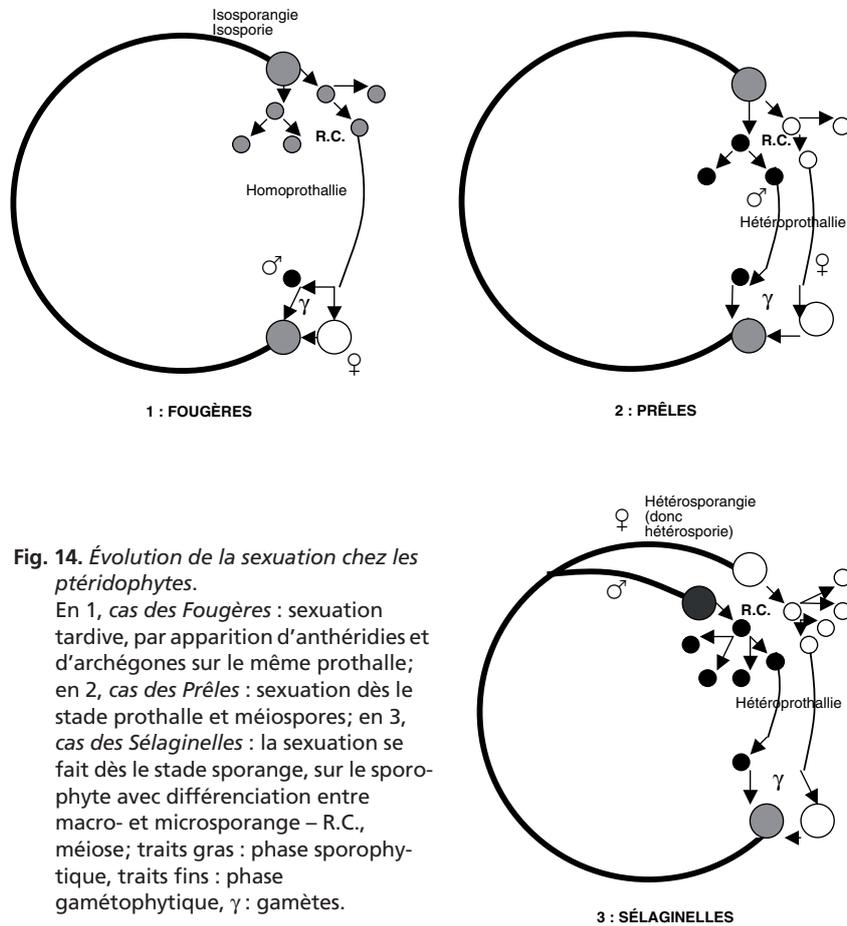


Fig. 14. Évolution de la sexuation chez les ptéridophytes.
 En 1, cas des Fougères : sexuation tardive, par apparition d'anthéridies et d'archégones sur le même prothalle; en 2, cas des Prêles : sexuation dès le stade prothalle et méiospores; en 3, cas des Sélaginelles : la sexuation se fait dès le stade sporange, sur le sporophyte avec différenciation entre macro- et microsporangie – R.C., méiose; traits gras : phase sporophytique, traits fins : phase gamétophytique, γ : gamètes.

Cette sexualisation, de plus en plus précoce (fig. 14), est un progrès, car elle répond aux exigences différentes des spores mâles et femelles : ces dernières, qui doivent accumuler des réserves pour subvenir aux premiers besoins de l'œuf, tendent à devenir plus volumineuses, donc peu mobiles et à être produites en moins grand nombre.

Inversement, les spores mâles, produites en grand nombre, petites et très légères, faciles à entraîner par le vent, atteindront des spores femelles.

Cette sexualisation permet en outre un brassage des gènes : chez les espèces dont les prothalles sont unisexués, les possibilités sont moindres pour que s'unissent un anthérozoïde et une oosphère provenant d'un même parent, donc génétiquement semblables.

2. Une deuxième tendance évolutive consiste en la spécialisation des feuilles portant les sporanges.

Chez les Fougères proprement dites, ce sont les feuilles normales, assimilatrices, qui portent sur leurs faces inférieures les sporanges¹.

Chez leurs alliées, les Lycopodes, Sélaginelles, Prêles, des *feuilles particulières* apparaissent dont le seul rôle, sexuel, est de porter les éléments reproducteurs. Elles se *groupent* alors et forment des *épis sporangifères*.

3. Une troisième tendance évolutive, *particulièrement remarquable* parce qu'elle s'amplifiera chez les Spermaphytes, consiste en une ***réduction progressive des prothalles*** qui restent alors *inclus* dans la paroi éclatée de la spore.

Ainsi, chez les *Sélaginelles*, certaines Fougères aquatiques, la microspore ne contient plus à maturité qu'une cellule prothallienne, deux ou trois cellules d'enveloppe – vestige de l'antheridie très dégradée – et un petit nombre d'anthérozoïdes; la macrospore contient un prothalle réduit à un petit massif cellulaire : la partie qui, après éclatement de la spore est en contact de l'atmosphère, *verdit* et porte quelques archégones dont un seul se développera.

Chez quelques espèces de Sélaginelles *dites vivipares*, il arrive que les prothalles se développent sur la plante mère, à *l'intérieur* de l'épi sporangifère, donnant naissance à de jeunes embryons qui tombent et s'enracinent. Si l'on suppose que l'embryon, au lieu d'être disséminé, « *s'enkyste* » en s'entourant de réserves et d'un tégument protecteur, nous aurions ce que l'on appelle la graine (voir p. 41 et 42) chez les plantes supérieures.

D'un point de vue *plus général*, on observe, chez les Fougères, un *asynchronisme marqué* entre l'évolution de l'appareil végétatif et celui de l'appareil reproducteur. Les Fougères proprement dites sont caractérisées par une faible évolution de l'appareil reproducteur à peu près limitée, si l'on excepte le taxon très particulier des Fougères aquatiques, à la spécialisation des feuilles (sporocarpes) portant les sporanges : regroupement des sporanges en *sores*, protection des sores par une *indusie*, apparition de *frondes spécialisées* chez quelques espèces...; par contre, l'appareil végétatif est très diversifié et montre de nombreux caractères évolués : fronde de grande taille, tendance à la latéralisation des ramifications, appareil vasculaire de structure moderne.

Chez les Lycopodes, Sélaginelles et Prêles l'inverse s'observe : appareil végétatif archaïque, appareil reproducteur évolué, marqué par une forte différenciation sexuelle et une nette tendance à la réduction des prothalles.

Nous en retiendrons que le degré d'évolution des divers organes et appareils d'un taxon peut être, pour chacun d'eux, très différent.

1. Chez les plus évoluées d'entre elles, une des feuilles ou une partie se spécialise et ne porte plus que des sporanges (Osmonde royale, fig. 18) : à l'extrême, on observe un segment de fronde épaissie et modifiée en un organe particulier, comme le sporocarpie de certaines Fougères aquatiques (*Marsilea*, fig. 19).

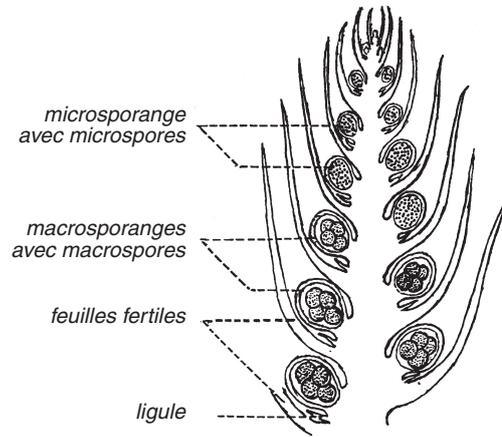


Fig. 15. *Sélaginelle*. Coupe longitudinale d'un épi fertile.

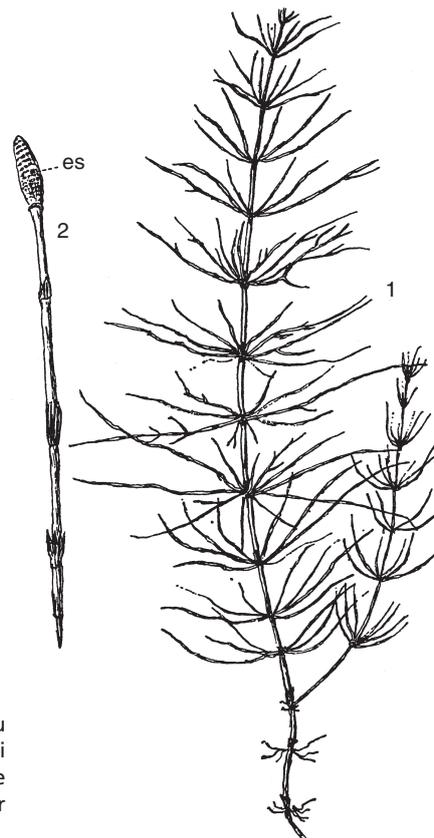


Fig. 16. *Prêle des champs*. 1, rameau stérile; 2, rameau fertile avec épi sporangifère (es). Le nom de cette espèce peut aussi s'orthographier *Prêle* ou *Presle*.

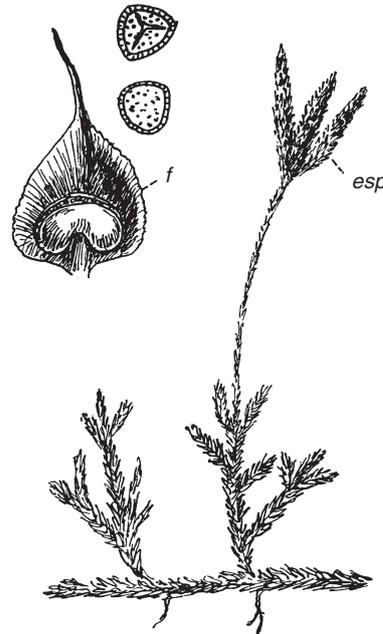


Fig. 17. *Lycopode en massue*. À droite, port; à gauche, feuille isolée de l'épi sporangifère, *esp*, portant le sporange à sa face supérieure (*f*, fente transversale de déhiscence); en haut, à gauche, spore tétraédrique vue sous deux angles, l'un permettant de voir une face plane unique, l'autre, les trois autres faces de plus petite taille formant une pyramide.

Caractères fondamentaux des cycles de développement

Si l'on fait abstraction de ces variations remarquables, pour ne considérer que les grandes lignes des cycles des Fougères, les points suivants doivent être soulignés :

À l'inverse des Mousses, le sporophyte est très développé et correspond à la plante feuillée.

Les Fougères sont les premières *plantes terrestres* à avoir pratiquement tout le cycle de développement constitué par des organes à $2n$ chromosomes. Le gamétophyte, à n chromosomes, est en effet réduit à un organe rudimentaire et transitoire, le *prothalle*.

C'est là *une conquête fondamentale* de l'évolution et désormais les plantes à venir, *Gymnospermes*, *Angiospermes*, garderont, en le perfectionnant seulement, ce même type d'alternance de générations. En effet, seuls des tissus à $2n$ chromosomes permettent – comme nous l'avons expliqué précédemment – *une taille importante* et *une forte différenciation*.

Les Fougères sont ainsi les premiers végétaux à posséder des racines, des vaisseaux conducteurs de sève et des stomates. Leur présence permet une absorption facile de l'eau et des sels minéraux, qui pourront être puisés profondément dans le sol – ce qui permet à la plante de vivre dans des terrains relativement secs – et qui pourront être apportés aux parties aériennes même assez éloignées du sol : des plantes de grande taille sont devenues possibles.

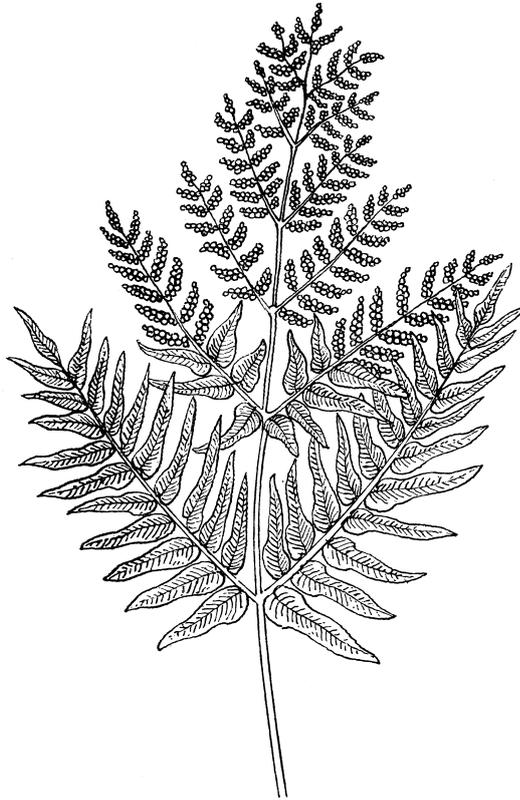


Fig. 18. *Osmonde royale*. Extrémité d'une fronde avec portion sporangifère terminale.

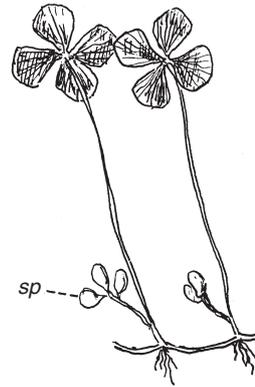


Fig. 19. *Marsilea*. Plante entière (sp, sporocarpe).

Les Fougères ont également de *vraies tiges* parcourues par des vaisseaux et de *vraies feuilles* pourvues de nervures, ainsi que de véritables stomates.

Racines, tiges, feuilles présentent toutefois *des différences avec celles des végétaux ultérieurs*. Ces différences traduisent leur *archaïsme* et permettent de comprendre comment s'est diversifié l'appareil végétatif.

— Les tiges peuvent présenter une partie horizontale, qui assure l'assise de la plante. De cette partie couchée ou *rhizome* se détachent des axes dressés, ramifiés de façon dichotomique (Sélaginelles, Lycopodes) ou verticillée (Prêles), ou encore directement de grandes feuilles chez les Fougères (*mégaphylles* ou *frondes*). De nombreuses racines mères partant du rhizome, complètent la fixation au sol et assurent l'absorption.

— Les feuilles, chez les alliées des Fougères, sont petites (microphylles), pourvues d'une seule nervure (Sélaginelles, Lycopodes) voire réduites à des écailles (Prêles) : ce sont de *simples expansions de la tige*.

Chez les Fougères les frondes sont de grande taille (fig. 18), généralement très découpées et à sommet enroulé en crosse. Leur croissance, comme celle d'une tige grâce à un méristème terminal, traduit leur origine : *ce sont de véritables rameaux aplatis* et devenus chlorophylliens (fig. 21).

Ce sera le cas des feuilles de toutes les plantes à venir (Gymnospermes et Angiospermes), mais devenues généralement très nombreuses, leur taille se réduit et leur croissance devient limitée.

— Vaisseaux et ramifications traduisent également l'ancienneté des Fougères :

- les vaisseaux (fig. 20), qui assurent la circulation de l'eau et des sels minéraux, sont formés de cellules communiquant entre elles par des ponctuations¹ scalariformes (c'est-à-dire, en forme d'escalier, du latin *scalae*) et leur groupement est différent;

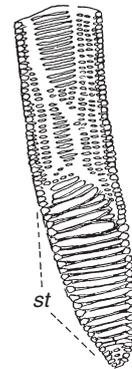


Fig. 20. Les *trachéides scalariformes* sont des cellules fusiformes s'articulant bout à bout par leurs faces transversales obliques, st; grâce à leur paroi rigide lignifiée, elles jouent en outre le rôle d'*appareil de soutien*, ce qui explique le port arborescent des fougères tropicales et fossiles.

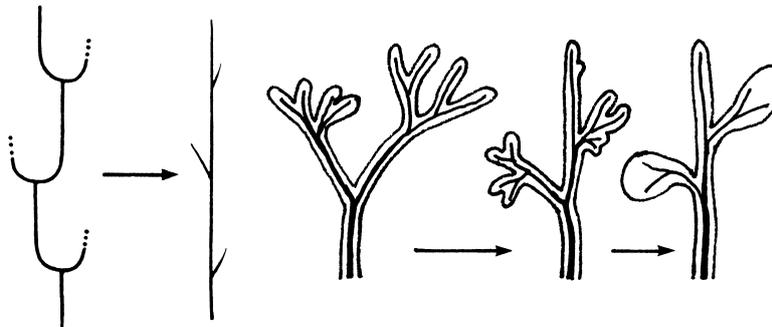


Fig. 21. *Passage de la ramification dichotomique (à gauche), à la ramification latérale – Application à la formation des feuilles par aplatissement d'axes ramifiés (à droite).*

1. Le fond des ponctuations est occupé par une paroi pectocellulosique amincie *au travers de laquelle transite la sève brute* (vaisseaux imparfaits, ou trachéides) : de véritables perforations assurant un passage *direct* n'apparaissent que chez quelques rares espèces (Fougère Aigle par ex.). Ce passage direct sera généralisé chez les Angiospermes.

- la ramification des racines et des tiges est parfois verticillée (Prêles, fig. 16), le plus souvent dichotomique (Sélaginelles, Lycopodes) et rappelle celle que l'on trouve chez les algues.

Cependant, chez les Fougères proprement dites, la ramification dichotomique, par prépondérance constante d'un axe sur un autre, se rapproche de celle, latérale, que l'on trouvera ultérieurement chez les autres Plantes vasculaires (fig. 21).

À l'ère Primaire, les ptéridophytes étaient les végétaux dominants et formaient de véritables forêts, fossilisées aujourd'hui sous forme de houille et de charbon; certaines espèces pouvaient atteindre des tailles considérables : 30 m et plus.

2. Mais les ptéridophytes, comme les bryophytes, ont conservé des *anthérozoïdes ciliés*, rappel ancestral de leur origine marine. Leur fécondation est encore tributaire de la présence d'eau.

C'est là le point le plus faible des cycles des ptéridophytes qui bénéficiaient d'une ambiance humide à l'ère Primaire. Mais, ultérieurement, les climats devinrent plus secs; de nouvelles plantes supérieures, à cycle indépendant de l'eau, apparurent. Le monde immense des ptéridophytes s'est alors restreint à des formes plus localisées et de taille plus réduite; il en existe aujourd'hui 15 000 espèces.

IMPORTANCE DES PTÉRIDOPHYTES

Dans les régions tempérées, les ptéridophytes fréquentent les zones ombragées et fraîches (ravins, talus).

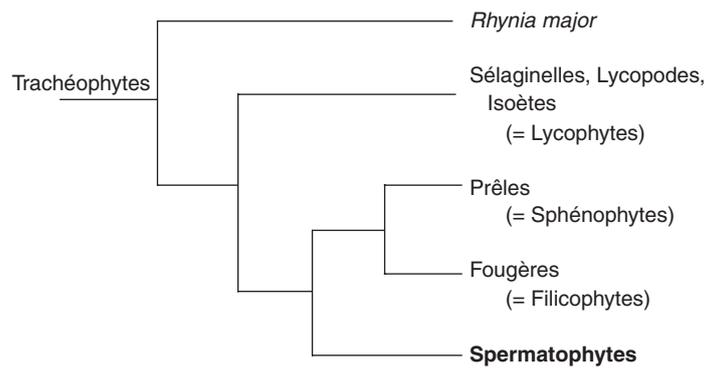


Fig. 22. Cladogramme des ptéridophytes. Ce cladogramme repose surtout sur des données moléculaires, les données morphologiques (par exemple, microphylls ou mégaphylles) n'apparaissant pas discriminantes. Les ptéridophytes forment un ensemble paraphylétique.

Sur les îles océaniques et dans les régions tropicales au degré hygrométrique élevé et constant, elles ont conservé un peu de leur luxuriance d'antan : elles peuvent représenter jusqu'à 1/20^e du nombre total des espèces et certaines sont arborescentes.

Leur *importance économique* est également très limitée : la Fougère mâle n'est plus guère utilisée en Pharmacie comme taenifuge : de nombreuses espèces, très décoratives, sont cultivées; les spores de Lycopode sont employées dans les shampooings secs.

Enfin, il convient de ne pas oublier que beaucoup de ptéridophytes fossiles du carbonifère ont formé les réserves houillères, qui furent à la base de l'essor industriel du XIX^e siècle.

On rencontre fréquemment : la Fougère Aigle, espèce cosmopolite; les Polypodes; la Fougère mâle; la Scolopendre; les Prêles à rameaux chlorophylliens verticillés et à feuilles écailleuses pauvres en chlorophylle soudées en collerette au niveau de chaque nœud (fig. 16).

TAXON DES SPERMATOPHYTES OU PLANTES À GRAINES

Les Spermatophytes (du grec *sperma*, graine) comprennent les végétaux les plus perfectionnés : les plantes à graines¹.

La reproduction des Spermatophytes comporte deux innovations majeures :

— *le gamétophyte reste inclus à l'intérieur de la tétraspore* : le prothalle se développe dans la spore et, sans contact avec l'extérieur, il perd son autotrophie : pour son alimentation il dépend ainsi du sporophyte. Cette *endoprothallie* est à l'origine du **grain de pollen** et de l'**ovule**, lequel, après la fécondation, se transforme en **graine** :

— *la fécondation n'est plus tributaire de l'eau extérieure* : elle devient un processus interne à la plante et développe une structure nouvelle, le *tube pollinique*.

Grain de pollen

Le grain de pollen *est à lui seul le gamétophyte mâle*. De façon à permettre un transfert facile – ou *pollinisation* – des organes mâles aux organes femelles², par le vent et, plus tard, par les insectes, sa taille est forcément réduite. Il en résulte que le gamétophyte mâle, miniaturisé, est réduit à quelques cellules prothalliennes et seulement à *deux anthérozoïdes* (fig. 31).

Les microsporanges sont désormais appelés sacs polliniques et les microsporophylles prennent le nom d'*étamines*.

Ovule

À l'ensemble formé par le *microsporange* [devenu indéhiscent et plus ou moins entouré d'écaille(s) ou feuille(s) protectrice(s)] et par la *macrospore prothallisée*³ on donne le nom d'ovule⁴ (du latin *ovum*, œuf).

1. L'étude des caractères des Spermatophytes ne sera faite avec profit que lorsque le cycle d'au moins un de leurs représentants (*cf.* celui du Pin sylvestre p. 50) aura permis de concrétiser les différentes nouveautés du cycle de reproduction.

2. Chez les ptéridophytes, la dissémination est réalisée à l'état de spore unicellulaire, les tétraspores. Aussi, en première approximation et au prix d'une inexactitude, assimile-t-on généralement les tétraspores des ptéridophytes aux grains de pollen des Spermatophytes.

3. Cette innovation est déjà esquissée chez les Sélaginelles.

4. Les zoologistes réservent le nom d'ovule au gamète femelle mûr, apte à être fécondé : pour les botanistes le gamète femelle est l'oosphère. Les anglo-saxons disent ovule pour les plantes et ovum pour les animaux.

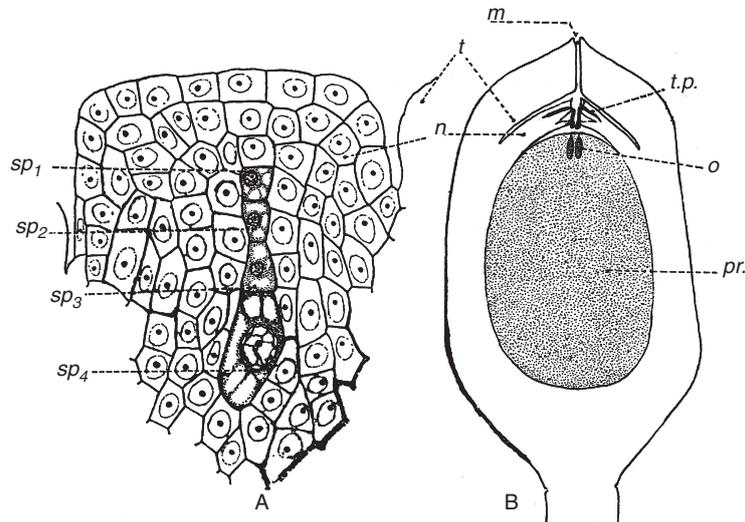


Fig. 23. *Macrosporangium des Cycadales*. A. Coupe d'un très jeune macrosporangium : on observe les quatre macrospores noyées dans le massif nucellaire, *n*; les macrospores *sp1*, *sp2*, *sp3* ne tarderont pas à être résorbées; seule la macrospore *sp4* subsistera et sera à l'origine d'un prothalle *pr*; en *t*, ébauche du bourrelet foliaire qui, s'accroissant et recouvrant le nucelle (encore chlorophyllien chez quelques espèces), formera le tégument. B. Coupe longitudinale de l'ovule après le développement de la macrospore *sp4* en un prothalle femelle, *pr*, constitué de nombreuses petites cellules; *o*, oosphères; *t*, bourrelet foliaire recouvrant le sporangium (tégument); *m*, micropyle; *t.p.*, grains de pollen germés et « enracinés » dans la paroi du sporangium; *n*, nucelle.

Des quatre macrospores formées après réduction chromatique à partir de la cellule mère des spores du macrosporangium, trois avortent généralement, la quatrième donne le prothalle femelle. Celui-ci se développe au sein des tissus du macrosporangium, lesquels prennent le nom de *nucelle* (du latin *nux*, noix : fig. 23). Chez les Cycas, ce prothalle est encore très lâchement uni au nucelle et ce dernier est souvent vascularisé rappelant les sporanges de nombreuses ptéridophytes fossiles.

Le ou les écailles qui entourent le macrosporangium se soudent pour former une enveloppe protectrice, le *tégument*, lequel délimite, au sommet de l'ovule, un orifice étroit ou *micropyle* (du grec *micro*, petit et *pylos*, porte).

Le prothalle demeure, *en parasite*, sur la plante-mère; enfermé dans l'ovule il accumule les réserves qui seront ultérieurement nécessaires au développement de l'embryon.

Par rapport au sporangium des ptéridophytes, l'ovule représente un grand progrès : la germination de la macrospore se fait sur la plante-mère, à l'intérieur du macrosporangium, ce qui assure une meilleure protection des archégones et une économie des macrospores qui n'ont plus à supporter les aléas de la dispersion.

Graine

L'ensemble macrosporange-macrosore prothallisée-jeune embryon, on donne le nom de *graine*¹. La graine résulte de la transformation de l'ovule après la fécondation : les téguments ovulaires se lignifient, l'oosphère fécondée donne le zygote, puis un embryon qui se développe aux dépens des réserves accumulées dans le prothalle.

Excepté quelques spermatophytes primitifs (Cycas, Ginkgo...) chez lesquels le développement de l'embryon se fait dans l'ovule fécondé tombé à terre (oviparie), celui-ci se réalise au sein d'un ovule resté sur la plante mère (viviparie). D'ailleurs, chez les Angiospermes, les réserves destinées à la nourriture de l'embryon ne sont mises en place qu'*après* la fécondation (cf. p. 73), ce qui ne peut se faire que si l'ovule reste sur la plante.

Plus ou moins rapidement l'embryon cesse sa croissance, l'ensemble de la graine se *déshydrate*, puis se *détache de la plante mère assurant la dissémination de l'espèce*. Cette dissémination est facilitée par diverses adaptations de la graine : taille minuscule (ex. Orchidacées, Pétunia), des appendices charnus, ou des caroncules, des ailes (ex. Pin, Glaïeul) et complétée par les adaptations du fruit (cf. p. 73)... La graine réalise la diffusion à distance de l'espèce et *compense*, par là, la fixité de la plante sur son support.

Dans certain cas (Érable, espèces de pays chauds et humides), la graine ne subit pas de déshydratation et germe immédiatement. Dans les régions à saisons contrastées, la graine introduit souvent dans le cycle vital une *discontinuité* : l'embryon s'y trouve à l'état de *vie ralentie* et peut attendre des conditions extérieures favorables. Par exemple, des graines enfouies dans le sol peuvent demeurer vivantes plusieurs années avant d'être remontées à la *surface* et germer. De plus, la graine ne germera généralement qu'après une certaine période de repos et cela même si les conditions sont favorables à la germination : c'est la *dormance*, mécanisme qui permet l'adaptation des plantes aux saisons. Ainsi, dans les régions tempérées, les graines de nombreuses plantes germeront au printemps, après que leurs dormances auront été levées par le froid hivernal. Ce dispositif évite que la venue de belles journées à l'automne n'entraîne une germination précoce qui se verrait vouée à l'échec.

L'embryon, fusiforme (fig. 48) comprend, au sommet, le bourgeon qui donnera la future tige et à la base, le méristème à l'origine de la racine. Le bourgeon, à symétrie bilatérale, est flanqué de deux expansions aplaties ou *cotylédons* à l'origine des deux premières feuilles : l'embryon des Spermatophytes est *dicotylé*. Ce n'est que secondairement que l'on observe, soit la *perte* d'un des deux cotylédons (cf. les Monocots, p. 86), soit leur *multiplication* (cf. les Gymnospermes, p. 45)

1. Dans une graine, comme avec des poupées russes, il y a « emboîtement des générations » : sporophyte-mère/gamétophyte femelle/sporophyte-fils sont inclus l'un dans l'autre.

Pollinisation et fécondation

Transportés par le vent (*pollinisation anémophile*, du grec *anemos*, vent et *philos*, ami), les grains de pollen, sont retenus au niveau de l'ovule par des sécrétions collantes et sucrées provenant de la sève élaborée. Cette nouvelle source de nourriture est à l'origine du transport par les insectes, qui deviendra prépondérant chez les Angiospermes. Par exemple, parallèlement au transport par le vent, des charaçons qui vivent sur les cônes mâles des Cycadales visitent les cônes femelles à la recherche des sécrétions et véhiculent du pollen.

Les grains de pollen germent au sommet du micropyle en donnant un tube pollinique qui s'y enracine, puis libère les anthérozoïdes encore ciliés qui gagnent les oosphères à travers les tissus plus ou moins liquéfiés surmontant le gamétophyte (fig. 24).

Il y a là un progrès fondamental : la fécondation s'est *affranchie de l'eau extérieure* et peut se réaliser en période de relative sécheresse.

Ce n'est que chez les clades les plus évolués, les Pinophytes, les Gnétophytes et les Angiospermes que se réalisent de véritables *tubes polliniques* conduisant

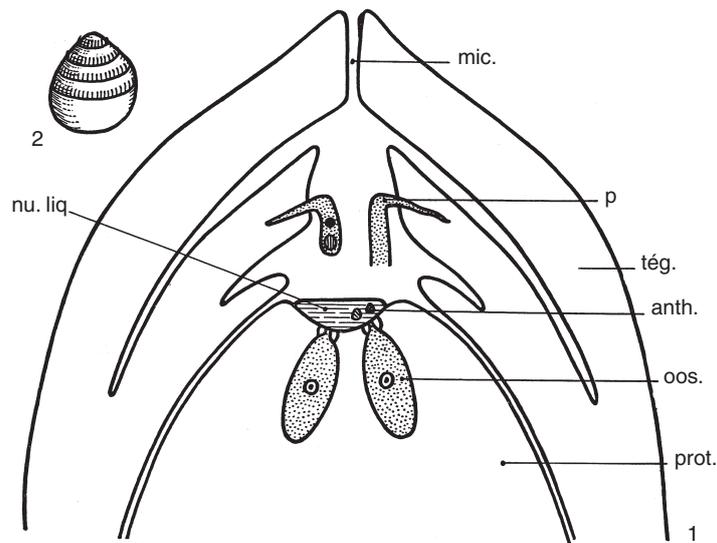


Fig. 24. Fécondation chez les Cycadales. En 1, schéma général; mic, micropyle; p, grains de pollen germés « enracinés » dans le nucelle du sporange; anth, anthérozoïdes; oos, oosphère; prot, prothalle (endosperme); nu. liq., nucelle liquéfié. – En 2, anthérozoïde grossi montrant la couronne de cils. En réalité, chez les Cycas et le Ginkgo, les cils ne sont plus fonctionnels : les anthérozoïdes ne « nagent » pas dans le nucelle liquéfié, mais descendent par gravité. Comme plusieurs grains de pollen germent, il se trouve toujours un anthérozoïde pour tomber à l'aplomb de l'une des oosphères.

44 *Spermatophytes*

les anthérozoïdes – désormais *dépourvus de cils locomoteurs* et appelés *gamètes*¹ directement aux oosphères. Toutefois, il est vraisemblable que le tube pollinique des Pinophytes-Gnétophytes ne soit pas homologue de celui des Angiospermes.

Groupement des feuilles sporangifères, notion de fleur

Les feuilles sporangifères mâles et femelles sont réunies en ensembles bien individualisés, épis, cônes, dans lesquels certains voient – au moins pour le cône mâle – une véritable fleur.

Chez les Angiospermes, la fleur sera habituellement protégée par une enveloppe spécialisée, le périanthe (*cf.* p. 61).

Appareil végétatif

L'appareil végétatif des Spermatophytes est plus perfectionné que celui des ptéridophytes; les trachéides à ponctuations scalariformes sont remplacées par des trachéides à ponctuations dites aréolées (Gymnospermes) puis par des *vaisseaux parfaits* (Angiospermes); la ramification de type dichotomique est remplacée par un *type latéral*; les tissus et organes ne proviennent plus de la division d'une seule initiale, mais du fonctionnement d'un ensemble méristématique.

Classification

Les Spermatophytes comprennent deux clades, les Gymnospermes et les Angiospermes.

1. Les gamètes ne sont pas réduits, comme on l'a longtemps cru, au noyau, mais sont de véritables cellules limitées par une membrane plasmique.

EMBRANCHEMENT DES GYMNOSPERMES OU PLANTES À OVULES NUS

Caractères généraux

Les Gymnospermes (du grec *gymnos*, nu et *sperma*, graine) ont des *ovules* nus, portés par une écaille plane dite *ovulifère* ou *séminale*; les grains de pollen, véhiculés par le vent, atteignent le micropyle et germent au sommet du nucelle. Dans la graine, le tissu de réserve est représenté par le prothalle femelle ou *endosperme*, formé *avant* la fécondation. L'embryon *dicotylé* peut devenir *secondairement* polycotylé chez certaines espèces, (par exemple on compte jusqu'à 15 cotylédons chez le Pin parasol).

Les Gymnospermes sont toutes *ligneuses*, à cycle de développement s'étalant sur plusieurs années. Leur longévité peut être élevée; le Pin longue-vie (*Pinus longaeva*) vit plus de 4 000 ans.

On distingue des Gymnospermes archaïques, les Cycadophytes et Ginkgophytes, des Gymnospermes types, les Conifères ou Pinophytes et trois genres surévolus, Ephédre, Gnétum et Welwitschia, réunis dans un clade, les Gnétophytes (fig. 25).

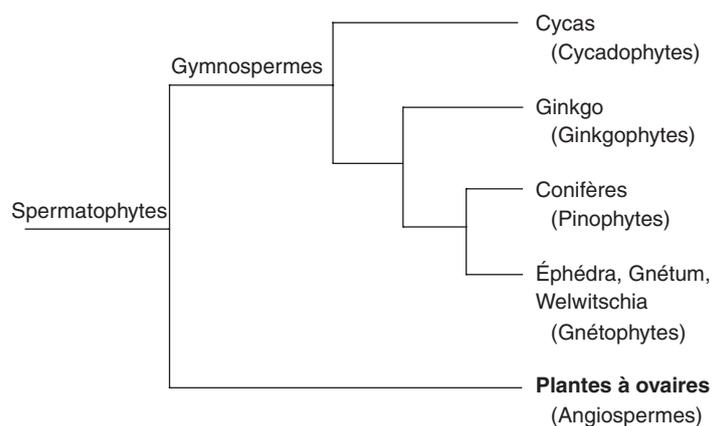


Fig. 25. Cladogramme des Gymnospermes. Les Gnétophytes, d'abord considérées comme un clade-frère des Angiospermes, sont rapprochées des Pinophytes.

GYMNOSPERMES ARCHAÏQUES

Ces deux clades sont représentés actuellement par des plantes relictuelles, les Cycas et alliées (fig. 27 et 28), le *Ginkgo biloba* (fig. 28), autrefois par les « Fougères à graines » et les Bennettitales (fig. 82)

Ces deux clades présentent de nombreux caractères ancestraux.

Comme chez les ptéridophytes, la fécondation se réalise en milieu liquide : toutefois l'eau nécessaire au déplacement des anthérozoïdes *n'est plus fournie par le milieu* mais par la liquéfaction de la partie supérieure du nucelle qui surmonte les archéogones (fig. 24).

Le développement de l'embryon a lieu dans *l'ovule tombé à terre*; sa *croissance* est *continue* comme chez les ptéridophytes : il n'y a pas d'*interruption* dans le développement : la jeune plantule s'enracine dans le sol et donne un nouvel individu.

On dit encore que les cycadophytes et les ginkgophytes sont **ovipares**, c'est-à-dire que les ovules prennent l'aspect et le volume de graine avant que la fécondation ait eu lieu et que l'embryogenèse se produit seulement quand les ovules se sont détachés de la plante mère.

L'appareil végétatif présente également de nombreux traits primitifs; diécie (fig. 26), dichotomie des nervures de la feuille de Ginkgo, port de fougère chez les Cycadales, enroulement en crosse des folioles de Cycas, présence de vaisseaux à ponctuations scalariformes...

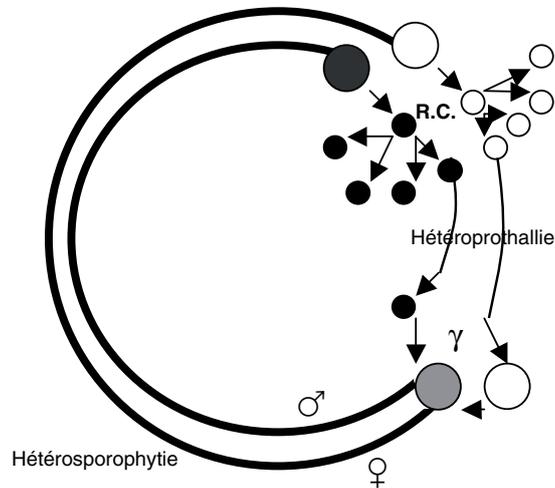


Fig. 26. Cycle biologique des Spermaphytes dioïques. Les prothalles mâles ou femelles (*hétéroprothallie*) sont engendrés par des méiospores sexuées produites sur des sporophytes différents (*hétérosporophytie* ou *diécie*), eux-mêmes mâles ou femelles. En trait gras : sporophytes; en traits fins : prothalles; R.C. : méiose; γ : gamètes.

Les *Cycas* et genres voisins (185 espèces actuelles) des pays chauds ressemblent à des Fougères arborescentes. Les feuilles sporangifères parfois très proches des feuilles végétatives (fig. 27), plusieurs traits de gigantisme – très grandes feuilles, fort diamètre des troncs, ovules gros comme des œufs de pigeon (fig. 28), anthérozoïdes perceptibles à l'œil nu... – sont des marques de l'ancienneté du groupe et indiquent peut être que nous sommes en présence d'un taxon en voie de disparition.

Le *Ginkgo* (fig. 28) a l'aspect d'un arbre, dont le port est plus ou moins conique suivant que le pied est mâle ou femelle.



Fig. 27. *Cycadophytes* : port de l'une des espèces caractéristiques du groupe (*Ceratozamia*).

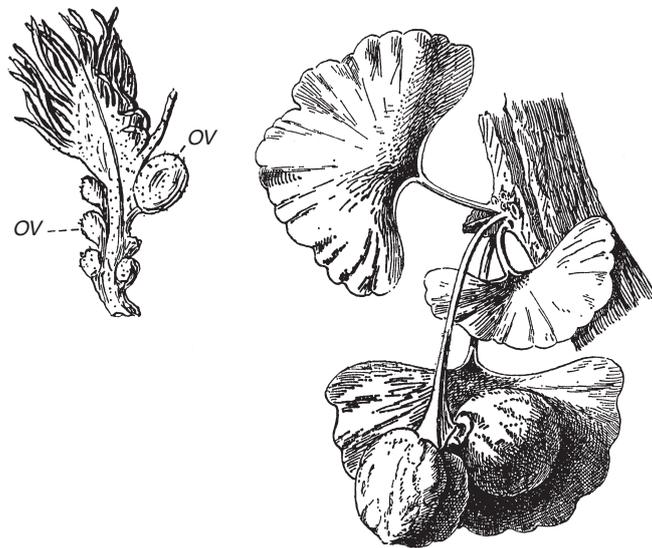


Fig. 28. À gauche, *feuille sporangifère femelle de Cycas* dont la structure est encore proche de celle d'une feuille végétative (ov, ovules). À droite, *Ginkgo*, *rameau et ovules mûrs*.

Les Ginkgophytes existaient déjà au Permien (ère Primaire) : à la fin de l'ère Tertiaire le Ginkgo avait une aire de répartition étendue à une grande partie de l'hémisphère Nord dont la France. Aujourd'hui on ne le trouve en Europe que dans les parcs où il a été introduit au milieu du XVIII^e siècle. En Asie, on ne le rencontre que dans les jardins entretenus par les prêtres bouddhistes autour des pagodes et il n'a vraisemblablement survécu qu'en raison de la protection de l'homme. Le Ginkgo est le type du type « fossile vivant » appelé encore espèce relique ou espèce panchronique (du grec *pan*, tout et *khronos*, temps). Les ginkgolides, substances extraites des feuilles, possèdent des activités vasodilatatrices cérébrales.

PINOPHYTES¹ = CONIFÈRES OU « RÉSINEUX »

Caractères généraux

Les Pins – Pin sylvestre (fig. 29, 31 et 32) – les Sapins sont de bons exemples de Conifères.

De façon générale, ce sont des *plantes ligneuses*, arbres essentiellement ou arbustes, à port conique caractéristique, la fixation au sol se faisant par une racine principale en pivot. Leurs tissus sécrètent des oléorésines, qui se rassemblent dans des canaux sécréteurs à résine, d'où le nom de « *résineux* » qui leur est donné par les forestiers (en opposition aux « *feuillus* »).

Leurs feuilles sont, soit en forme d'aiguilles comme chez les Pins et Sapins, soit en forme d'écaille, plus ou moins appliquées sur la tige, comme chez les Cyprès (fig. 30); parfois plates et lancéolées chez les *Podocarpus*, genre caractéristique de l'hémisphère Sud. Chez les Pins, écailles (devenues non chlorophylliennes) et aiguilles vertes coexistent, les premières couvrant les rameaux longs, les secondes groupées par 2 à 5 (selon les espèces) sur des rameaux courts. La figure 29, relative au Pin sylvestre, montre des aiguilles réunies par deux.

Ces feuilles vivent plusieurs années (2 à 4 ans, parfois plus) : aussi les Conifères, à quelques exceptions près (Mélèze, Cyprès chauve) sont des arbres *toujours verts*. Ces feuilles, généralement coriaces et vernissées, résistent à la sécheresse et au gel : elles assimilent le dioxyde de carbone par des températures basses, en dessous de zéro degré. Cela explique que les Conifères soient dominants dans les régions froides et les montagnes.

Leurs organes sexuels sont groupés en *cônes unisexués*, soit mâles, soit femelles, généralement portés par un même pied (espèce *monoïque*, du grec *mono*, un seul et *oïka*, habitat). Ces cônes, en particulier le cône femelle, ont un aspect caractéristique d'où le nom de Conifères (du latin *conus*, cône et *fero*, je porte).

1. du genre, *Pinus*, Pin.

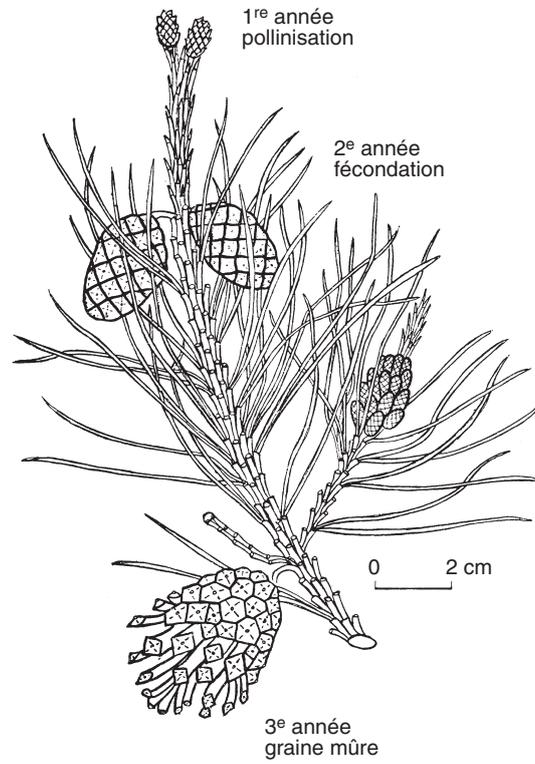


Fig. 29. *Pin sylvestre*. Extrémité d'une branche portant trois générations successives de cônes femelles et, sur un rameau latéral, un épi de cônes mâles.



Fig. 30. *Cypripès*. Rameau recouvert de feuilles en écailles et porteur de cônes femelles.

Cycle de développement

Description

Celui du Pin sylvestre (fig. 29, 31 et 32) sera pris à titre d'exemple.

□ Appareil reproducteur mâle

Au printemps apparaissent sur les plus jeunes rameaux les organes reproducteurs. De petits cônes agglomérés en épis denses représentent les éléments mâles :

— chacun comporte un axe simple autour duquel sont disposées suivant une spirale très serrée de nombreuses, feuilles sporangifères ou étamines (fig. 31 et 32-1);

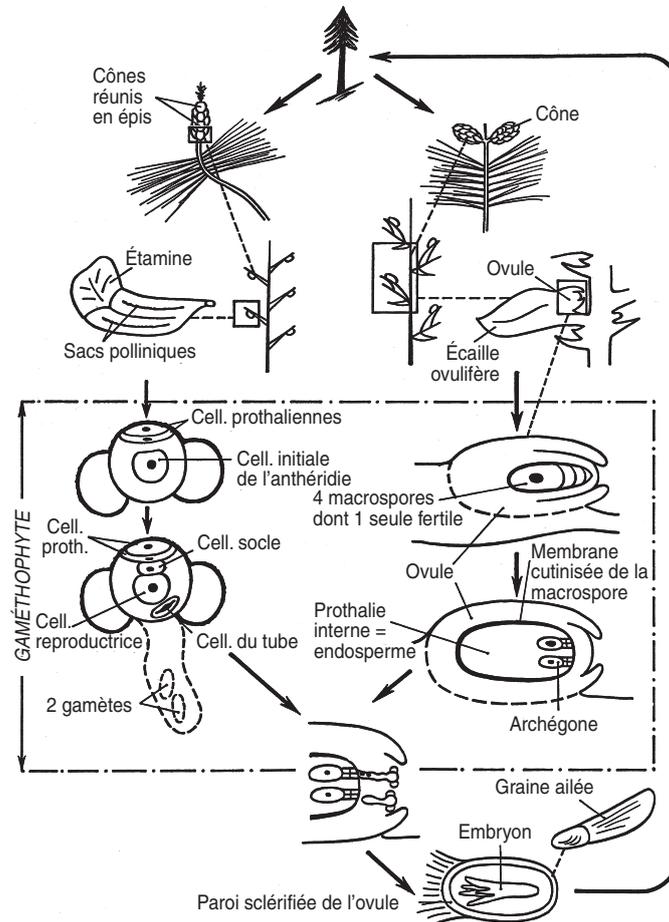


Fig. 31. Cycle de développement du Pin sylvestre.

— chacune porte à maturité deux sacs polliniques allongés qui s'ouvrent, comme chez les Fougères, par une assise mécanique (l'anneau de déhiscence), laissant échapper les microspores ou grains de pollen (à n chromosomes) que le vent entraîne.

L'ensemble est très comparable à la partie mâle de l'épi sporangifère des Sélaginelles.

Le contenu de la microspore, d'abord uninucléée, se segmente et devient sans rupture de la paroi qui l'enveloppe, un petit prothalle comprenant :

- 2 cellules prothalliennes qui dégénéreront plus ou moins rapidement;
- 1 cellule initiale de l'anthéridie.

Les grains de pollen sont flanqués de deux ballonnets latéraux formés par le décollement de l'exine et qui les rendent très légers. L'exine évite la déshydratation du contenu vivant du grain de pollen lors de son transport dans l'atmosphère. La survie des grains de pollen est cependant toujours limitée.

□ Appareil reproducteur femelle

Les cônes femelles, groupés par deux ou trois, ont une structure plus complexe : ils sont également composés d'écailles disposées en spirale, mais celles-ci ne sont pas, en fait, portées directement par l'axe, mais par des rameaux extrêmement courts, axillés chacun par une bractée.

Les écailles, dite ovulifères, correspondent aux feuilles sporangifères; chacune d'elles porte deux *macrosporangies* ou *ovules* (fig. 32-2 et 3).

Ceux-ci se trouvent directement au contact de l'atmosphère : on dit qu'ils sont *nus*, d'où le nom de Gymnospermes donné à l'embranchement. Les écailles du cône sont, en fait, serrées les unes contre les autres et protègent très efficacement les ovules des intempéries.

Dans chaque ovule, il ne se forme que 4 macrospores dont 3 dégèrent rapidement; la *macrospore fertile* (à n chromosomes) donne naissance à l'intérieur même de cet ovule à un *prothalle interne* non chlorophyllien ou *endosperme* constitué de nombreuses cellules et entouré, comme chez les Sélaginelles, d'une puissante membrane *cutinisée*; mais celle-ci s'amincit ou même s'interrompt à la partie supérieure de l'organe, région où il se forme deux ou trois *archégoïnes* réduits à un col très court surmontant une *oosphère* volumineuse.

□ Pollinisation et fécondation

Les grains de pollen sont dispersés par le vent : pollinisation anémophile; ils atteignent les cônes femelles, s'insinuent dans les interstices des écailles, arrivent au contact des ovules, sont retenus par une substance mucilagineuse excrétée par le sommet de l'ovule et germent : le prothalle subit de nouvelles divisions (cellule du tube, cellule socle, cellule reproductrice qui donne naissance à deux *anthérozoïdes dépourvus de cils* et appelés gamètes) puis émet un diverticule ou *tube pollinique*, formé aux dépens de l'intine, qui traverse les tissus de l'ovule et pénètre dans le col de l'archégoïne; l'extrémité du tube

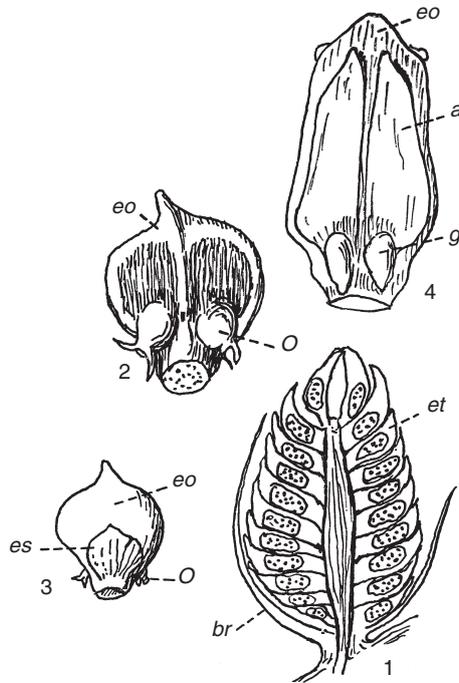


Fig. 32. *Pin sylvestre*. 1, coupe d'un cône mâle (comparer au schéma de la figure 30); 2, écaille ovulifère, eo, présentant la face supérieure ventrale portant les deux ovules; 3, face dorsale de l'écaille ovulifère, eo, ce qui permet de voir la bractée axillant l'axe qui la porte, es; on peut apercevoir la partie supérieure des ovules, o, disposés sur la face ventrale; 4, après maturation de la graine l'écaille, eo, porte deux graines, g, qui se détachent en entraînant chacune une aile, a.

pollinique se rompt et le gamète le plus proche féconde l'oosphère tandis que l'autre dégénère¹.

Deux ou trois oosphères sont ainsi fécondées mais finalement un seul embryon se développe et croît aux dépens des tissus de l'endosperme qui l'entourent : *l'embryon n'est ainsi à aucun moment en contact avec le milieu extérieur.*

Arrivé à un certain stade de différenciation (on distingue alors la première racine, le bourgeon terminal et les 2, 3, 4 premières feuilles ou cotylédons), la croissance de l'embryon cesse; l'ensemble des tissus formés par l'embryon,

1. Il s'écoule un long moment entre la pollinisation et la fécondation : plus d'un an chez le Pin, six mois chez les Sapins. La lenteur des mécanismes sexuels interdit la formation d'espèces annuelles à cycle de développement court.

l'endosperme et les parois de l'ovule se déshydratent, entre à l'état de vie ralentie, tandis que les parties superficielles ou téguments se sclérifient en formant une enveloppe protectrice :

C'est une graine.

Pourvue d'une aile membraneuse qui facilite sa dispersion (cette aile provient de la délamination de la partie supérieure de l'écaille, fig. 32-4), la graine *s'échappe* alors du cône qui, au cours de la formation de l'embryon, toujours lente (de l'ordre de plusieurs mois), s'est lignifié et desséché, prenant l'aspect classique de la pomme de Pin.

Après un *certain temps de repos* (en général, il lui faut subir les froids de l'hiver), la graine germera dès qu'elle trouvera des conditions favorables, donnant une petite plantule qui, en quelques années, deviendra un pin adulte.

Caractères fondamentaux du cycle de développement

Les gamétophytes restent inclus dans les spores mâles et femelles. L'évolution a accentué leur miniaturisation (facilitée par l'haploïdie, structure génétiquement vulnérable, cf. p. 19) :

- cellules prothalliennes mâles généralement réduites à deux et en état de dégénérescence;
- anthéridie réduite à quelques cellules d'enveloppe, deux chez les Pins et les Sapins;
- seulement deux gamètes;
- archégone très simplifié...

De façon générale, la *spécialisation* plus grande des parties sexuelles justifie l'emploi de *mots nouveaux*. On appellera :

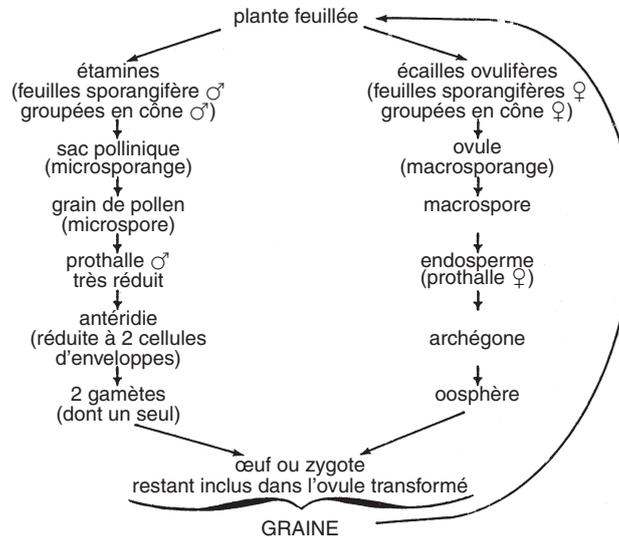
- les épis sporangifères, des *cônes*;
- les feuilles sporangifères mâles, des *étamines*;
- les feuilles sporangifères femelles, des écailles ovulifères;
- les microsporangies, des *sacs polliniques*;
- les macrosporangies, des *ovules*¹;
- les microspores, des *grains de pollen*²;
- le massif prothallien femelle, un *endosperme*.

Mais surtout ce cycle est totalement original sur deux points :

1. La macrospore ne doit pas tomber à terre pour permettre au prothalle de produire ses archégonies, mais elle reste incluse et se « prothallise » dans le macrosporangie ou ovule resté sur la plante feuillée (endoprothallie). Bien plus, *après la fécondation*, l'ensemble demeure en place jusqu'à la formation d'une jeune plante en miniature ou embryon.

1. De façon générale (cf. p. 40), l'ovule est formé d'un tissu central, le nucelle, qu'entoure un (ou plusieurs) tégument protecteur; ce (ou ces) dernier correspond à une (ou plusieurs) segment de feuille sporangifère et le nucelle seul au macrosporangie.

2. V. également la note 2 du bas de la page 40.



Il en résulte que le prothalle femelle, enchassé dans les tissus de l'ovule, ne devient à *aucun moment chlorophyllien* et que les éléments nécessaires à la croissance de l'embryon sont fournis par la plante mère sur laquelle il vit *en parasite*.

Le cycle de développement peut être ainsi résumé :

Aux termes près, il est identique à celui des ptéridophytes hétérospores les plus évoluées, comme les Sélaginelles.

L'*alternance des générations*, avec très forte prédominance du sporophyte, est ainsi fondamentalement la même pour les Fougères et les Gymnospermes.

À maturité, c'est *l'ensemble macrosporangie-macrospore prothallisée-jeune embryon qui se détache de la plante mère et va assurer la dissémination de l'espèce* : c'est une graine, organe nouveau, absolument original.

Celle-ci introduit dans le cycle vital une *discontinuité*.

En effet, la graine se dessèche avant d'être disséminée et *l'embryon s'y trouve dans un état de vie ralentie*. De plus, cette graine ne germera qu'après *une certaine période de repos* (cf. p. 42).

Cette *période de repos ou dormance* n'existait pas chez les bryophytes et les ptéridophytes. Elle permet aux Conifères, qui vivent surtout dans les régions froides de s'adapter à l'alternance des saisons. On en conçoit toute l'importance.

La graine est le premier apport fondamental des Conifères à l'évolution.

2. *Le second* est d'avoir rendu *la fécondation indépendante de la présence d'eau* :

Le transport des gamètes mâles à *travers les tissus* qui surmontent les archégones est assuré par un *tube pollinique*.

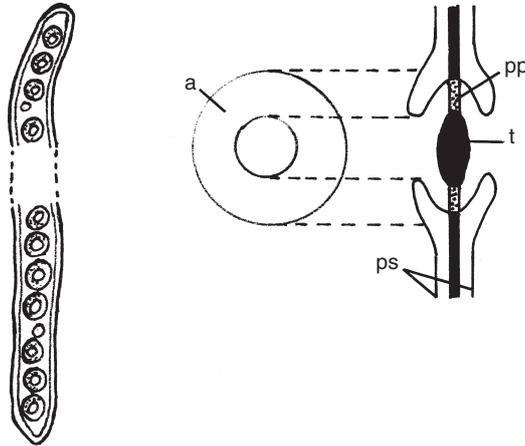


Fig. 33. *Trachéide (vaisseau imparfait) à ponctuations aréolées.* À gauche, vue générale; à droite, détail d'une ponctuation vue de face et en coupe longitudinale. pp, paroi primaire réduite à des fibrilles de cellulose et à un revêtement de pectine, donc très perméable; ps, paroi secondaire lignifiée (imperméable) dont le rebord forme un dôme (aréole); t, torus, lignifié. La circulation de l'eau dans les trachéides aréolées est beaucoup moins rapide que dans les vaisseaux parfaits des Plantes à fleurs. En revanche les risques d'obturation par des bulles d'air y sont réduits.

Il est à noter qu'à *aucun moment les gamètes* (réduits au noyau, à une mince couche cytoplasmique et à la membrane plasmique) ne sont en contact avec le milieu extérieur.

Enfin, si l'on compare *l'appareil végétatif* des ptéridophytes à celui des Conifères, on observe que ce dernier est plus *perfectionné* :

— Les vaisseaux (fig. 33), toujours imparfaits et à rôle de soutien, ont des ponctuations complexes, dites *aréolées* (du latin *area*, petite surface).

— La ramification n'est plus de type dichotomique mais *latéral* et, généralement, le bourgeon apical a une croissance indéfinie.

Il est à remarquer que cette *ramification* se traduit au niveau du cône femelle par un axe ramifié, non comparable à l'axe simple de la portion femelle de l'épi des Sélaginelles.

Cet axe ramifié annonce *l'inflorescence des Angiospermes*.

— La croissance en longueur n'est plus réalisée par une cellule apicale mais par un *méristème*.

— Les tiges et les racines peuvent s'élargir par le *jeu d'assises circulaires* apparaissant secondairement, lorsque la plante a acquis une certaine taille : ce sont les *formations secondaires* (fig. 10). Elles permettent aux arbres d'atteindre de grandes dimensions. De fait, les Gymnospermes, avec les Séquoias qui ont jusqu'à 120 mètres de haut, comprennent les arbres les plus grands au monde.

Principales variations

Les Conifères forment un ensemble homogène : les variations les plus intéressantes concernent le *cône femelle*.

Nous mentionnerons seulement que :

- les cônes mâles et femelles peuvent être portés sur des pieds différents (espèce dioïque); exemple : l'If;
- l'écaille ovulifère et la bractée qui l'axille peuvent être libres (Pin, Sapin) ou plus ou moins concrescentes à maturité (Cyprès);
- le cône femelle est réduit à quelques écailles ovulifères chez certaines espèces.

Il peut alors devenir *charnu*, comme chez les Genévriers où les trois écailles portant les ovules deviennent concrescentes et molles et forment la *galbule* ou « baie » de Genièvre (fig. 34).

Ou encore il ne comporte que une ou deux graines fertiles dont le tégument s'entoure à maturité d'une excroissance charnue ou *arille* (du latin *arillus*, grain de raisin) : c'est le cas de l'If où cette dernière est d'un beau rouge (fig. 35).

D'autres variations plus secondaires touchent le nombre des sacs polliniques. L'absence de ballonnets sur les grains de pollen, la réduction plus ou moins poussée des prothalles mâles...

Par exemple, le pollen des Araucarias, espèces à caractères primitifs de l'hémisphère Sud, est dépourvu de ballonnets et possède encore une quarantaine de cellules prothalliennes.

Fig. 34. Cône de Genévrier. En A, cône jeune au moment de la pollinisation (x 10), constitué de 3 feuilles ovulifères portant chacune un ovule; en B, cônes mûrs («baies» de Genévrier) sur un rameau feuillé; chaque cône est devenu un organe globuleux, charnu dont on distingue, au sommet, les pointes des trois feuilles ovulifères coalescentes qui le constituent.

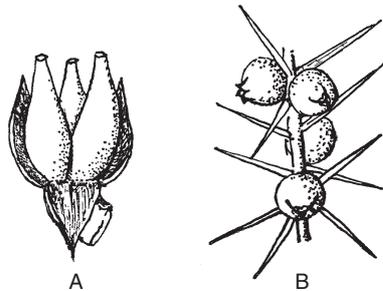


Fig. 35. If. Fragment de branche portant la graine mûre (ar, arille, expansion charnue de la graine).



Importance des Conifères

Prenant le relai des Fougères, les Gymnospermes furent dominants à l'ère Secondaire : ils connurent leur apogée au Jurassique, il y a quelques 170 millions d'années, avec plus de 20 000 espèces. Détrônés à leur tour par les Plantes à ovaires, les Conifères ne sont plus représentés à l'heure actuelle que par 600 à 1 000 espèces, réparties en 7-8 familles : Pinacées (Pins, Sapins, Epicéas, Mélèzes, Cèdres...), Cupressacées (Cyprés, Genévriers, Séquoias...), Taxacées (Ifs...), Araucariacées, Podocarpacees...

Les Conifères sont l'élément dominant des grandes forêts (sibériennes, canadiennes...) de l'hémisphère Nord. Partout ailleurs, excepté en montagne, à l'étage des résineux et en Méditerranée (Pins), l'importance des Conifères est faible. On ne connaît aucune espèce équatoriale.

On utilise leur bois (poteaux, agglomérés, mobiliers, pâte à papier surtout) et leur résine (essence de térébenthine, colophane). Le taxol, principe actif extrait de l'If du Pacifique (*Taxus brevifolia*), présente des propriétés antitumorales.

On rencontre le plus souvent :

- les Sapins, Epicéas, Mélèzes en montagne,
- les Pins en montagne et en Méditerranée,
- le Genévrier commun qui est la *seule* espèce spontanée de la région parisienne.

Les Ifs, les Cèdres, les Séquoias et bien d'autres espèces ornementales sont cultivés. Les Cyprés, si caractéristiques des paysages provençaux, sont en fait plantés comme brise-vent et pour l'ornement; leur pollen est responsable d'allergies respiratoires en fin d'hiver.

GNÉTOPHYTES = ÉPHÉDRA, GNÉTUM ET WELWITSCHIA

Les Gnétophytes, groupe isolé dans la flore actuelle, se limitent à trois genres :

- Les Ephédres (Éphédracées), buissons à port de Prêle (environ 35 espèces), se rencontrent dans les zones sèches montagnardes et méditerranéennes.
- Les Gnétums (Gnétacées) sont des lianes tropicales (30 espèces).
- Le *Welwitschia mirabilis* (Welwitschiacées), fig. 36, vit dans le désert du Namib (Afrique australe).

Les Gnétophytes ont la particularité de protéger leurs micro- et macrosporophylles par des enveloppes bractéennes, ce qui rappelle la fleur des Angiospermes. De même les étamines sont pourvues d'un filet et parfois de nectaires. Mais les organes reproducteurs restent *unisexués* et très généralement dioïques.

La présence de *vaisseaux parfaits* est un caractère évolué, de même qu'une ébauche de double fécondation chez les Ephédres (*cf.* note p. 72).

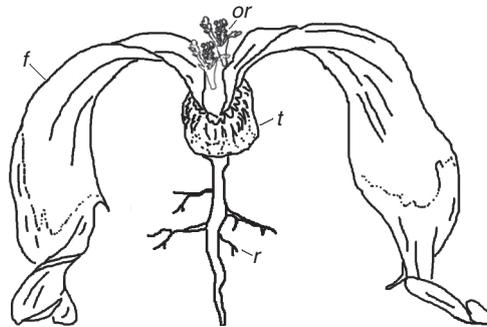


Fig. 36. *Welwitschia*; plante fertile (f, feuilles; o, organes reproducteurs; t, tige; r, racine). Les deux feuilles (3 mètres), plus ou moins laciniées par l'âge, correspondent aux cotylédons. Le *Welwitschia* est une plante néoténique¹.

Les données moléculaires rapprochent toutefois les Gnétophytes des Pinales et leurs caractères angiospermiens ne sont que des convergences.

1. Se dit d'un plante ou d'un animal se reproduisant à un stade juvénile.

EMBRANCHEMENT DES ANGIOSPERMES OU PLANTES À OVAIRES

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES ANGIOSPERMES

C'est un *groupe immense* (fig. 54) comprenant 200 000 à 250 000 espèces groupées en 400 à 500 familles et dont la morphologie – arbres, arbustes, herbes... – est des plus variables.

À l'échelle du globe, exceptées quelques zones de végétation particulières (forêt de Conifères des régions froides, Lichens et Mousses des toundras, forêt tropicale à Fougères arborescentes...) les Angiospermes sont partout dominantes depuis le début du Tertiaire.

Les Angiospermes, par rapport aux Gymnospermes, sont fondamentalement définies par *trois caractères* :

- les organes reproducteurs se groupent en *fleurs* bisexuées;
- l'ovaire et le fruit : les écailles ovulifères ou *carpelles* (du grec *karpos* : fruit) forment un *ovaire* entourant complètement les ovules – d'où le nom d'Angiospermes donné à l'embranchement (du grec *aggeion*, petite urne) – et, après la fécondation, se transforment en *fruit*;
- le gamétophyte femelle, situé dans l'ovule et appelé *sac embryonnaire*, est le siège d'une *double fécondation*, l'une, classique, à l'origine de l'*embryon*, l'autre à l'origine de l'*albumen*, tissu de réserve des graines.

APPAREIL VÉGÉTATIF

Il est très perfectionné :

Le xylème se différencie en *vaisseaux* à rôle conducteur et en *fibres* à rôle de soutien. Les vaisseaux sont rayés, réticulés, ponctués et *leurs cloisons transversales disparaissent*, permettant une circulation continue de la sève : de tels vaisseaux sont dits parfaits (en fait les plus jeunes vaisseaux, annelés ou spiralés, gardent leurs cloisons transversales et sont « imparfaits » comme ceux des ptéridophytes et des Gymnospermes).

Le phloème différencie, en plus des tubes criblés, des cellules compagnes.

La ramification est toujours *latérale*, non dichotomique : chaque rameau est alors axilé par une feuille modifiée ou *bractée* (souvent caduque).

L'accroissement en largeur se fait par le jeu de *méristèmes secondaires*, comme chez les Gymnospermes.

Les formes *herbacées* et *annuelles* sont nombreuses, avec pour conséquence une maturité sexuelle plus rapide (les arbres ne produisent des graines qu'au bout de plusieurs années), ce qui permet une reproduction accélérée de l'espèce et, par la suite, un brassage des combinaisons géniques favorables à la création de variétés ou même d'espèces nouvelles. C'est là un phénomène proche de la *néoténie* et correspondant à la possibilité de reproduction d'organismes juvéniles. Ces perfectionnements se concrétisent finalement par une extrême diversification des formes : des plantes bulbeuses aux plantes cactiformes, des plantes en coussinets aux troncs de plus de 100 m des Eucalyptus, des lianes de plus de 300 m de long aux herbes et aux plantes flottantes, tous les types se rencontrent chez les Angiospermes.

APPAREIL REPRODUCTEUR

Il est innovant :

Inflorescence

Les fleurs se groupent en *inflorescence*, dont on distingue deux types fondamentaux :

- la *grappe* et ses variétés (fig. 37-1 à 6) dont l'axe principal ne porte généralement pas de fleur (inflorescence indéfinie);
- la *cyme* (fig. 37-7 à 10) où une fleur termine chaque fois l'axe principal (inflorescence définie).

Le passage d'une tige à développement végétatif (elle forme alors indéfiniment des bourgeons à l'origine de nouvelles ramifications végétatives) à l'inflorescence (les bourgeons se transforment en fleurs) est sous *dépendance génétique*. Les mutants *floricaula 1 (flo-1)* et *mère 1 (ap-1)* isolés chez l'Arabette et le Muflier sont caractérisés par le remplacement des fleurs à l'aisselle des bractées par des pousses à croissance indéfinie qui présentent à leur tour des bractées axillantes d'autres pousses et cela indéfiniment. Au contraire chez le mutant *centroradialis* (Muflier), une fleur termine la grappe. Le *phytochrome*, pigment récepteur de la lumière, intervient dans l'activation des gènes.

Fleurs

Chaque fleur est reliée à l'axe de l'inflorescence par un pédicelle. La fig. 38 (coupe florale) permet de définir la région inférieure de la fleur, située du côté de la bractée et la région adossée à l'axe ou région supérieure. Les organes *sexuels* sont groupés en fleurs bisexuées au sommet du pédicelle floral plus ou moins élargi (fig. 38) en réceptacle :

Le réceptacle¹, peut être bombé en thalamus, plan, ou creusé en forme de coupe.

1. Du grec *thalamos*, couche nuptiale, le thalamus porte les éléments reproducteurs mâles et femelles.

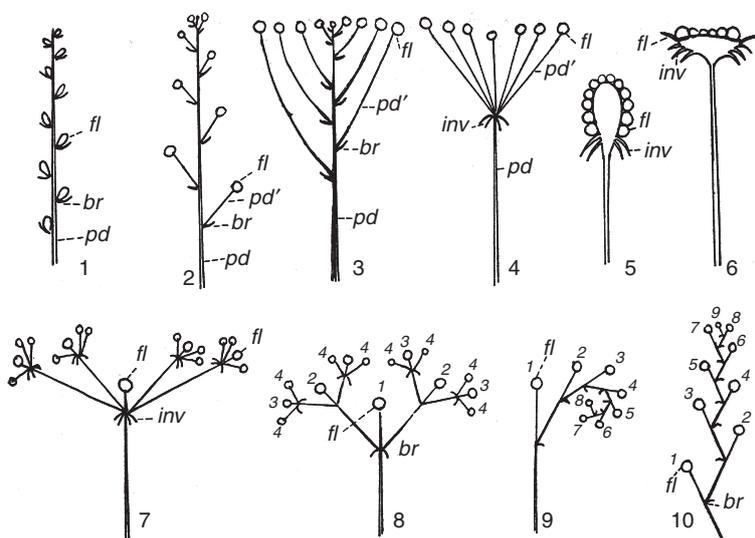


Fig. 37. Inflorescences. De 1 à 6 inflorescences indéfinies : dans ces inflorescences, le bourgeon qui termine l'axe primaire ne produit généralement pas de fleur si bien que la croissance de l'axe est théoriquement illimitée. Les pédoncules floraux proviennent donc de bourgeons latéraux. En fait, la mauvaise saison, l'épuisement de la plante, ou encore la transformation du bourgeon apical en bourgeon à fleur limitent la croissance de l'axe primaire; de toute façon, la fleur terminale n'apparaît, si elle se forme, qu'en dernier, après le différenciation de toutes les autres. En 1, épi; en 2, grappe; en 3, corymbe; en 4, ombelle, en 5 et 6, capitules. De 7 à 10, inflorescences définies : l'axe primaire porte une fleur qui occupe l'extrémité de celui-ci et se différencie la première de toutes les fleurs de l'inflorescence. Des axes secondaires se différencient à l'aisselle de bractées, portées par l'axe primaire; ils se comportent à leur tour comme l'axe primaire et ainsi de suite. La floraison, dans ce type d'inflorescence, contrairement au précédent, progresse du centre vers la périphérie. En 7, cyme multipaire; en 8, cyme bipaire; en 9, cyme unipaire scorpioïde; en 10, cyme unipaire hélicoïde; *pd* et *pd'*, pédoncules et pédicelles; *fl*, fleurs; *br*, bractées-mères; *inv*, involucre de bractées.

Les *carpelles* occupent le centre de la fleur : ils forment le *gynécée* (du grec *gunê*, femme) ou *pistil* (du latin *pistillus*, pilon). Les carpelles restent libres entre eux (apocarpie, du grec *apo*, éloignement) ou se soudent en un seul organe (syncarpie, du grec *syn*, avec, ensemble). Autour des carpelles, l'ensemble des étamines constitue l'*androcée* (du grec *andros*, mâle). Les étamines sont plus évoluées que celles des Gymnospermes : les 4 sacs polliniques – groupés en deux *loges* dont l'ensemble est appelé *anthères* (de *anthos* : fleur) – sont portés par un pédicelle ou *filet*.

Gynécée et androcée sont à leur tour protégés par des feuilles ou bractées modifiées, le *périanthe*, différenciées le plus souvent en deux enveloppes :

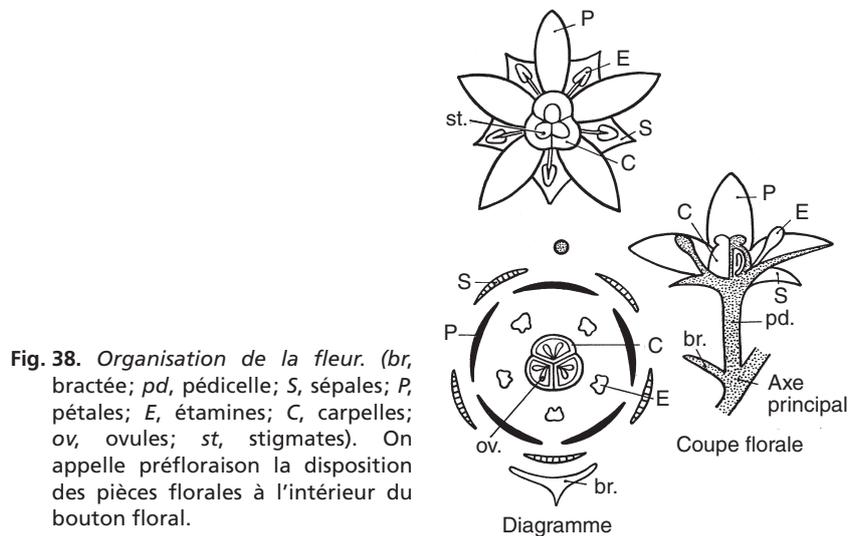


Fig. 38. Organisation de la fleur. (br, bractée; pd, pédicelle; S, sépales; P, pétales; E, étamines; C, carpelles; ov, ovules; st, stigmates). On appelle préfloraison la disposition des pièces florales à l'intérieur du bouton floral.

— à l'extérieur, le *calice* (du latin *calix*) comprenant des feuilles vertes transformées, les *sépales* ;

— à l'intérieur, la *corolle* (du latin *corolla*, petite couronne) dont les pièces élémentaires ou *pétales* (en grec *petalon*) sont généralement de couleurs vives (les sépales alternent généralement avec eux et semblent séparer les pétales d'où le terme de *sépale*).

L'ensemble est très condensé : c'est une *fleur*¹.

— Chez les espèces les plus primitives, les diverses pièces florales sont insérées en hélice : leur nombre est mal fixé et on observe fréquemment des intermédiaires : passage insensible entre feuilles et sépales, entre pétales et étamines.

— Chez les espèces évoluées, l'hélice se rompt en un certain nombre de cercles (cycles ou *verticilles*), tandis que le nombre des pièces florales se stabilise : on parlera d'un calice *trimère* (à trois pièces), d'une corolle *pentamère* (à cinq pièces)...

Les pièces florales cherchant à occuper l'espace le plus favorable à leur épanouissement, les cycles subissent des décalages mutuels aboutissant à leur *alternance régulière*. Autrement dit, les pétales ne sont pas superposés aux sépales mais alternent avec eux ; de même, le premier cycle d'étamines n'est pas superposé aux pétales mais l'est aux sépales...

1. Les notions de fleur - et d'inflorescence (cf. les généralités sur les Spermatophytes, p. 40 et l'étude des Euphorbiacées, p. 149) sont, en fait, très délicates. Ainsi, certains auteurs considèrent déjà les Gymnospermes comme des plantes à fleurs. Cependant la fleur formant un tout physiologique (organe bisexué, très contracté) n'apparaît qu'avec les Angiospermes.

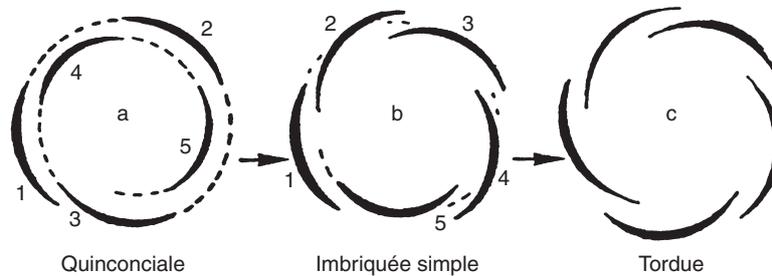


Fig. 39. Préfloraison quinconcial (a), imbriquée simple (b) et tordue (c). Dans la préfloraison quinconcial, la plus ancienne, la disposition des pièces selon deux tours de spire correspond au mécanisme de la pentamérisation à partir de deux verticilles (fig. 128). Les pièces externes, recouvrantes – 1 et 2 –, apparaissent d'ailleurs souvent les premières dans le bouton floral suivies des pièces 3, 4 et 5. En b et c, la cyclisation se poursuit : dans la préfloraison imbriquée simple une certaine dissymétrie demeure avec une pièce entièrement recouvrante. Dans la préfloraison tordue, la cyclisation est achevée : toutes les pièces sont identiques et apparaissent en même temps.

Dans le bouton, les pièces florales sont disposées de différentes façons, selon leur disposition cyclisée (valvaire : bord à bord ; tordue : chaque bord recouvre l'autre (fig. 39), spiralée (quinconcial) ou intermédiaire (imbriquée).

Différenciation florale

Ainsi que l'énonça dès 1831 le poète Goethe, les organes floraux sont tous homologues : ils proviennent de la spécialisation des feuilles.

Ébauche florale

Le passage du *méristème végétatif* (qui assure une croissance indéfinie de l'axe qui le porte) au *méristème floral* (qui en arrête la croissance) résulte du changement des vitesses de croissance de la zone centrale (le dôme) et de la zone périphérique annulaire où s'initient les feuilles :

— dans le méristème végétatif en fonctionnement, le rythme de production des feuilles est compatible avec la reconstitution du dôme méristématique après chaque émergence foliaire ;

— au contraire, lors du passage à la fleur, la production très rapide des pièces florales envahit le dôme qui n'a plus le temps de se régénérer et disparaît : la fleur termine l'axe.

La disposition des pièces florales ne *prolonge* celle des feuilles sous-jacentes que chez les fleurs *en hélice* primitives.

Chez la majorité des fleurs, la formation rapide et pratiquement synchrone des diverses ébauches florales amène une disposition en *cycles* imbriqués (l'alternance des verticilles).

Différenciation des organes floraux

Les mécanismes mis en jeu commencent à être connus. Chez l'Arabette des Dames (cf. p. 182), le gène *LEAFY* (il en existe un analogue chez le Muflier, p. 226) intervient sur la zone b (voir plus bas) du méristème floral où se différencieront pétales et étamines. Chez le mutant *leafy*¹, cette zone du méristème se comporte comme dans une tige, c'est-à-dire qu'elle forme des ébauches disposées en hélice.

La présence d'une fleur régulière dans la mutation *cycloidea* du Muflier indique que le passage à une fleur *zygomorphe* est sous le contrôle du gradient antéro-postérieur d'une protéine induite génétiquement.

Toujours chez l'Arabette et le Muflier, l'étude de mutants qui présentent des anomalies florales permet de découper le méristème en trois zones chevauchantes :

- la région a correspondant aux verticilles des sépales (S) et pétales (P);
- la région b à ceux des pétales et étamines (E);
- la région c à ceux des étamines et des carpelles (C).

Chaque région est sous la dépendance de gènes nécessaires à la formation d'une structure normale et que l'on note, pour simplifier, fonction A, fonction B et fonction C; les chercheurs, au fur et à mesure de leurs découvertes, leur ont bien sûr donné un nom : par exemple, pour la fonction A, les gènes *APETELATA2* [*APE2*] chez l'Arabette et *OVULATA* [*OV*] chez le Muflier; pour la fonction B, *PISTILLATA* [*PI*]/*APETALA3* [*AP3*] chez l'Arabette; pour la fonction C, *AGAMOUS* [*AG*] chez l'Arabette...

En l'absence des protéines codées par ces gènes, les ébauches florales ne sont plus informées de leur position et forment des organes normaux à des positions anormales. Par comparaison avec ce qui se passe chez la Drosophile où des protéines jouent le même rôle amenant par exemple la formation d'une patte à la place d'une antenne, ces gènes ont été appelés homéotiques (du grec *homéos*, semblable).

Les protéines codées interviennent *seules* pour déterminer la nature des organes floraux (cas des sépales et des carpelles) ou *combinées* : il faut l'action des protéines A et B pour initier un pétale et des protéines B et C pour initier une étamine (fig. 40-1).

De plus, la fonction B intervient indépendamment des fonctions A et C tandis que ces dernières – corrélées – s'excluent mutuellement (c'est-à-dire que la fonction A empêche la fonction C et vice versa) : ainsi, une mutation de la fonction B (notée *b*) concerne uniquement la région b (fig. 40-2), tandis qu'une mutation portant sur la fonction C (notée *c*) se traduit par l'expression anormale de protéines A dans la région c (fig. 40-3) et qu'une mutation portant sur la fonction A (notée *a*) se traduit par l'expression anormale de protéines C dans la région a. Inversement dans le mutant *abC*, tous les verti-

1. Par convention, les noms des gènes normaux sont en lettres majuscules italiques, ceux des gènes mutés s'écrivent en minuscules italiques.

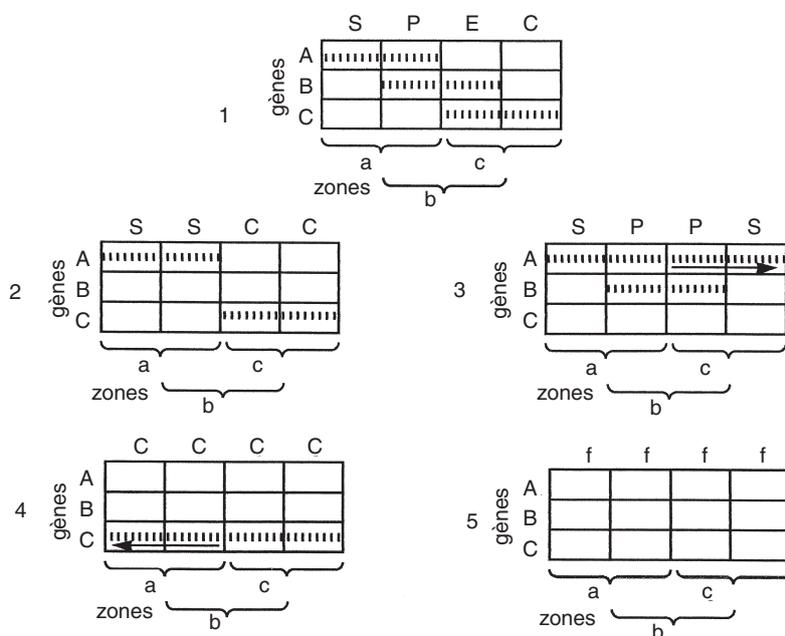


Fig. 40. « Modèle ABC » de la différenciation florale chez l'Arabette et le Muflier. S = sépale, P = pétale, E = étamine, C = carpelle, f = feuille. En hachure, les protéines codées.

cilles sont représentés par des carpelles (fig. 40-4). Si aucun des gènes ne s'exprime (*abc*), ce sont des feuilles qui apparaissent (fig. 40-5).

Le modèle présenté n'est que provisoire : il est destiné à être compliqué et retouché. Le gène *FLORICAULA* active le gène A à l'origine de la différenciation des sépales et pétales, mais son rôle, limité dans le temps, s'arrête dès qu'est activé le gène B par le gène *LEAFY*; les mutants *leafy* n'ont ni pétales, ni étamines, mais à leur place de simples expansions sépaloïdes. Par contre, le gène *SUPERMAN* empêche l'expression du gène B au niveau du verticille des carpelles; dans le mutant *superman* les carpelles sont remplacés par un verticille d'étamines, d'où le sobriquet de « surhomme » donné à la mutation...

Le clonage des gènes a montré que des *séquences identiques* se rencontrent chez l'Arabette et le Muflier, plantes systématiquement éloignées. Cela indique que ces gènes *ont été très conservés au cours de l'évolution*.

Par ailleurs les clonages, notamment du gène B du Muflier (gène *DEFICIENS*) et celui du gène C de l'Arabette (*AGAMOUS*), ont montré que ces gènes sont à l'origine de facteurs de *transcription* contenant des *séquences analogues* à celles de protéines de l'homme (*Serum Response Factor*) et de levure (MCM1), c'est la *MADSbox*.

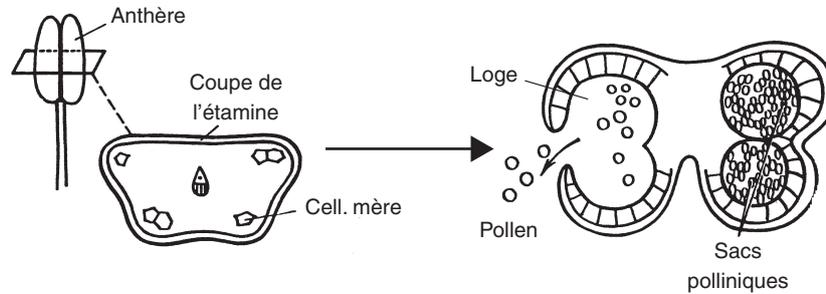


Fig. 41. Mode de formation et de libération du pollen.
Les cellules mères, aux quatre angles de l'anthere, sont à l'origine de quatre sacs polliniques (confluents deux à deux pour former une loge).

Androcée

Au niveau de quatre renflements à l'origine des futurs sacs polliniques de l'étamine, les cellules-mères (c. m.) donnent naissance, après réduction chromosomique, à un grand nombre de microspores uninucléées qui se transforment en grains de pollen binucléés (fig. 45); à maturité (fig. 41) les sacs polliniques confluent deux à deux : chaque loge ainsi formée s'ouvre par une fente de déhiscence, laissant échapper les grains de pollen que le vent ou les insectes emporteront sur les stigmates de l'ovaire.

Les grains de pollens ainsi transportés ne sont plus des méiospores mais déjà un véritable *prothalle mâle*; extrêmement réduit, à deux cellules seulement (cellule végétative et cellule reproductrice du grain de pollen); l'anthéridie est donc *virtuelle*.

Chez plusieurs familles évoluées (Apiacées, Astéracées, Poacées...) le pollen est généralement trinué, c'est-à-dire que, avant même sa dispersion, la cellule reproductrice se divise en deux gamètes.

Gynécée

Ovaire

Les carpelles sont l'homologue des écailles ovulifères des Gymnospermes.

Ils restent *indépendants* chez les espèces les moins évoluées : chacun d'eux donne un *ovaire simple*, uniloculaire¹, par le repliement de la feuille carpellaire autour de ses propres ovules et soudure de ses bords ventraux.

1. Du latin *locula*, loge, logette

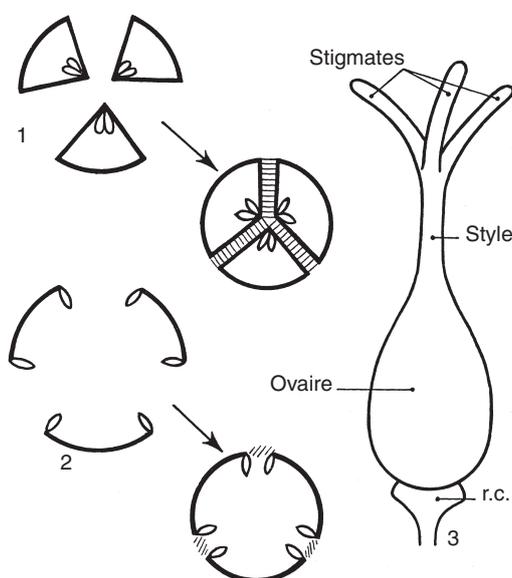


Fig. 42. En 1 et 2, mode de formation des ovaires syncarpés : pluriloculaire (en haut) et uniloculaire (en bas); en 3, est représenté un ovaire syncarpé surmontant le réceptacle floral, r. c.

Chez les autres espèces, les carpelles *se soudent entre eux* en un ovaire *syncarpé*. Cette soudure se fait elle-même de deux façons (fig. 42) :

— soit par concrescence de carpelles déjà refermés sur eux-mêmes : il en résulte un ovaire *pluriloculaire* (du latin *plures*, nombreux) dont les ovules occupent le centre; la *placentation*¹ est axile et l'on dit que l'ovaire est composé de carpelles « fermés ». La paroi, formée par la soudure de 2 carpelles contigus, est appelée cloison ou *septum*.

— soit, c'est le mode le plus évolué, directement par soudure bord à bord des carpelles restés ouverts : on obtient un ovaire *uniloculaire* contenant tous les ovules dans une cavité close : ces derniers semblent placés sur les côtés (placentation dite *pariétale*; du latin *paries*, muraille) et l'on dit que l'ovaire est composé de carpelles « ouverts »².

1. La région où, dans l'ovaire, s'attachent les ovules, est appelée *placenta*; le mode d'insertion des ovules est dénommé *placentation*.

2. Les termes « fermés » et « ouverts » appliqués aux carpelles ne doivent pas amener de confusion : que les carpelles soient « fermés » ou « ouverts », il en résulte toujours un ovaire *clos* et les ovules ne sont *jamais* au contact de l'atmosphère.

Qu'il soit simple ou syncarpé, l'ovaire différencie son extrémité apicale en un *style* surmonté d'un *stigmat*e recouvert de papilles muqueuses dont le rôle est de recueillir le pollen. En effet, contrairement aux Gymnospermes, les grains de pollen ne peuvent parvenir directement au contact des ovules enfermés dans la cavité close de l'ovaire, mais sont collectés par le stigmat e au niveau duquel ils germent en formant chacun un *tube pollinique*.

Ovule

Contrairement à l'ovaire, l'ovule n'est pas une nouveauté car il apparaît déjà chez les Gymnospermes.

Les ovules sont entourés d'un ou deux téguments et leur forme symétrique s'ils sont dressés (structure primitive) ou asymétrique s'ils sont renversés ou pliés (structure évoluée), ce qui approche le micropyle de la paroi ovarienne et facilite la pénétration du tube pollinique (fig. 43).

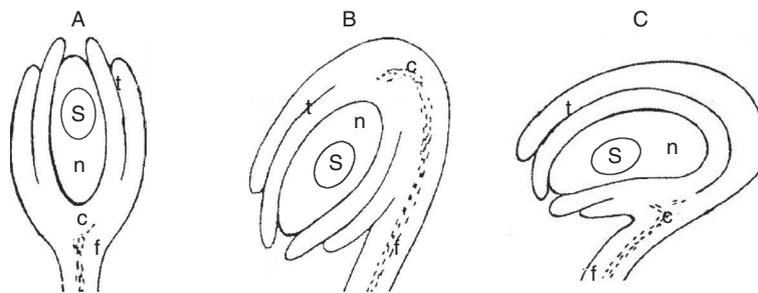


Fig. 43. Les trois grands types d'ovules. A, droit ou orthotrope (du grec *orthos*, droit); B, renversé ou anatrophe (du grec *anatropé*, renversé); C, tordu ou campylotrope (du grec *kamptos*, recourbé); f, funicule; t, téguments; c: chalaze; n, nucelle; s, sac embryonnaire

Sac embryonnaire

Dans chaque ovule contenu dans l'ovaire (un seul ovule est représenté sur le schéma) une cellule mère (c.m.) donne, après réduction chromatique, quatre macrospores à n chromosomes dont 3 dégénèrent rapidement (fig. 44).

La macrospore fertile se divise 3 fois et, à la suite de cloisonnements, il s'individualise 6 cellules et 2 noyaux qui s'organisent en un *sac embryonnaire*, nom du gamétophyte femelle des Angiospermes : une des 6 cellules est la cellule reproductrice (oosphère). L'archégone qui la produit est plus ou moins virtuelle, constituée selon certains auteurs, des deux cellules qui l'entourent, les *synergides*.

Le sac embryonnaire des Angiospermes comprend donc une oosphère, deux synergides, deux noyaux polaires et trois antipodes, tandis qu'il se développe chez les Gymnospermes, un tissu abondant, l'endosperme dans lequel se

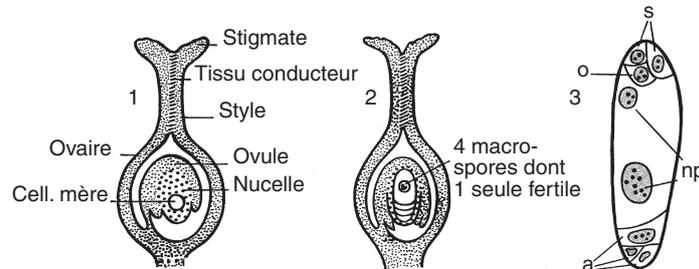


Fig. 44. Apparition d'une cellule-mère dans le nucelle en 1, formation des macrospores en 2 et du sac embryonnaire en 3 : o, oosphère; s, synergides; np, noyaux polaires; a, antipodes.

différencient des archégonies. S'il semble logique d'identifier l'oosphère des Angiospermes à celle des Gymnospermes, l'homologie des sept autres cellules du sac embryonnaire est très discutée et plusieurs théories (théorie de Porsch, théorie gnétaliennne, théorie de Favre-Duchartre, de Vaudois et Tourte) s'opposent; aussi ne les donnerons-nous pas dans cet abrégé.

Pollinisation

On peut distinguer deux étapes successives dans la pollinisation :

La translation du pollen d'une fleur à l'autre

La fleur, lorsqu'elle est très visible et de couleur vive, est souvent *pollinisée par les insectes*¹ (entomogamie ou pollinisation *entomophile*; du grec *entomon*, insecte), beaucoup plus précise que celle assurée par le vent (anémogamie ou pollinisation *anémophile*).

Très généralement des organes spécialisés ou *nectaires* sécrètent du nectar dont se nourrissent les insectes.

On doit ici souligner que l'importance croissante des Plantes à ovaires, au tertiaire, s'est accompagnée d'un extraordinaire essor des insectes lécheurs et butineurs, l'un appelant l'autre (= co-évolution).

Inversement on doit noter que de tels insectes étaient inconnus au secondaire lors de l'apparition des Gymnospermes : on rencontrait alors surtout des insectes broyeur ou carnivores.

Le transport par les insectes et le vent permet la pollinisation entre individus différents (*pollinisation croisée*).

1. Parfois, ce sont des chauves-souris qui interviennent, notamment sur le Baobab et les Agaves ou d'autres animaux comme les Lémuriens sur le *Ravenala* (Strelitziacées) à Madagascar : l'entomogamie est donc un cas particulier de la zoogamie.

Toutefois certaines fleurs sont devenues secondairement autogames : elles sont alors fécondées par leur propre pollen (*autogamie*) : parfois dans ce cas la corolle ne s'ouvre pas (cf. les fleurs *cléistogames* des Violettes, p. 147). L'autogamie élimine les aléas du transport du pollen mais n'assure plus le brassage des gènes entre individus différents. Les plantes de grande culture (céréales...) sont généralement autogames.

La germination et la progression du tube pollinique jusqu'à l'ovule

Les mécanismes empêchant la pollinisation entre espèces différentes reposent le plus souvent sur des *différences morphologiques prononcées* : taille des pollens, des papilles stigmatiques, potentiel osmotique de la sécrétion papillaire trop élevé pour le pollen...

L'auto-incompatibilité correspond au rejet par le pistil du pollen qui provient d'un même individu (ou d'individus provenant les uns des autres par multiplication végétative ou clonage). Elle n'est apparue qu'avec les plantes à ovaires¹; en favorisant le brassage des gènes, **elle est une des causes de leur réussite**.

Cette auto-incompatibilité est *d'origine génétique*; elle est due à un *complexe génétique pluriallélique* nommé « S » (S, pour *Self-incompatibility*) ce complexe est analogue à celui codant les anticorps des animaux.

Cette auto-incompatibilité se produit lorsque pollen et tissus réceptifs de l'ovaire (stigmate, tissu conducteur du style...) possèdent chacun un même allèle. Des mécanismes de dominance peuvent se superposer et élargir la réponse (cf. *Biochimie végétale*, p. 245).

L'incompatibilité s'exprime par l'intermédiaire de glycoprotéines correspondant aux différents allèles et se traduit par un bouchon de *callose* bloquant la croissance du tube pollinique ou encore la destruction des ARN polliniques par une *ARNase*. La séquence des mécanismes mis en jeu, de la reconnaissance des glycoprotéines à l'arrêt de croissance du tube pollinique, est encore inconnue.

De plus des différences existent pour chaque espèce :

– Au niveau du pollen, les glycoprotéines correspondant aux allèles S1, S2..., ont, soit synthétisées par le noyau végétatif à n chromosomes du grain de pollen (incompatibilité dite *gaméophytique*), soit synthétisées par le tapis (tissu sporophytique à 2n) lors de la maturation des grains de pollen (incompatibilité dite *sporophytique*). L'étude de la vitesse d'évolution des gènes indique que ce dernier mode d'incompatibilité rencontré par exemple chez les Brassicacées, les Astéracées est plus récent que le premier, présent chez les Solanacées.

– Au niveau de l'ovaire, les mécanismes de reconnaissance ne s'expriment qu'à certains moments (par exemple le stigmate du Chou ne présente d'autoincompatibilité que lorsqu'il est mûr) et à des niveaux différents : la réaction est uniquement stigmatique pour le Chou alors que chez le Tabac elle intervient au niveau du style.

1. Une amorce de ce complexe, simplifiée, existe chez quelques Gymnospermes

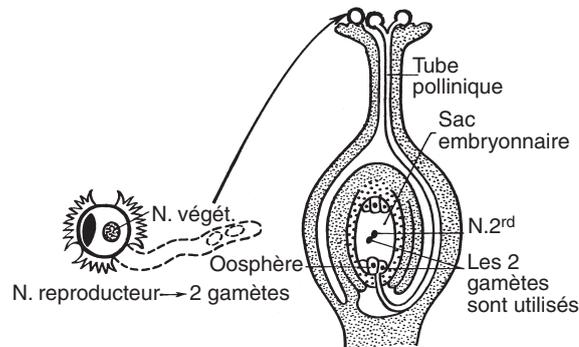


Fig. 45. Germination du pollen et croissance du tube pollinique.

Dans 5 % des cas, les mécanismes d'auto-incompatibilité sont remplacés ou se superposent à la *séparation des sexes dans l'espace* (espèces dioïques à pieds mâle et femelle; espèces monoïques à fleurs unisexuées; dispositifs mécaniques comme l'hétérostylie des Primevères, p. 208) ou *dans le temps* (pollen et ovule ne sont pas mûrs au même moment; nous en verrons plusieurs exemples chez les Malvacées, Apiacées, Astéracées...).

Lorsqu'il y a *compatibilité*, les grains de pollen germent : le noyau reproducteur se divise en 2 gamètes tandis que, au dépens des réserves de cellulose de l'intine, se forme un tube pollinique qui chemine dans le tissu conducteur du style, puis dans la cavité ovarienne et finalement atteint l'ovule et l'oosphère. (fig. 45)

La double fécondation

Avant tout, les Angiospermes sont caractérisées par une *double fécondation*¹ (fig. 46).

L'un des gamètes engendré par la division du noyau reproducteur du grain de pollen féconde l'oosphère – comme ce que nous avons vu dans les groupes précédents – pour donner l'«œuf embryon» à $2n$ chromosomes qui se divise aussitôt et donne naissance à l'embryon.

Les deux noyaux polaires du sac embryonnaire, fusionnent pour former le noyau secondaire à $2n$ chromosomes, lequel s'unira au deuxième gamète («double fécondation») pour donner l'«œuf albumen» à $3n$ chromosomes, qui donne naissance à un *massif cellulaire à $3n$ chromosomes* : l'*albumen* (du latin, *album*, blanc; la couleur des albumens est blanche).

1. La double fécondation a été découverte en 1899 simultanément par le russe Navachine et le français Léon Guignard qui enseigna à la Faculté de Pharmacie de Paris. Christian Dumas, à l'École normale de Lyon, grâce à des techniques de microdissection et de digestion enzymatique, a réalisé, en 1994, la double fécondation *in vitro* chez le Maïs.

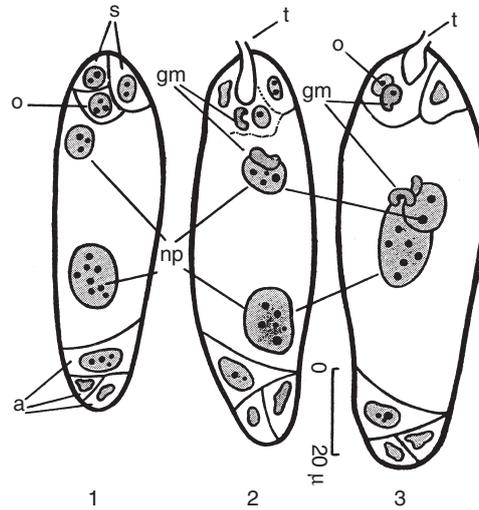


Fig. 46. La double fécondation. En 1, sac embryonnaire avant la fécondation; En 2, les deux gamètes mâles (*gm*) libérés par le tube pollinique (*t*) vont, l'un vers l'oosphère, l'autre vers l'un des noyaux polaires. Remarquer la destruction de l'une des synergides, due à l'impact du tube pollinique. En 3, les gamètes sont prêts à fusionner : en haut, l'un des gamètes mâles et l'oosphère, au centre l'autre gamète mâle et les noyaux polaires qui se réunissent préalablement (*o*, oosphère; *s*, synergides; *np*, noyaux polaires; *a*, antipodes).

La double fécondation (et sa conséquence la formation d'albumen) est le meilleur critère permettant de définir les Angiospermes¹.

Formation de l'albumen

L'albumen digère les restes du prothalle, envahit toute la cavité de l'ovule; c'est un tissu riche en substances de réserves, aux dépens duquel l'embryon va se développer (fig. 47). L'albumen, tissu à $3n$ chromosomes², se substitue ainsi au prothalle femelle, tissu à n , dans son rôle nourricier : c'est là un perfectionnement, la nourriture de l'embryon étant mieux assurée par un tissu de réserve polyploïde.

1. Chez les Gymnospermes, le second gamète mâle ou bien dégénère, ou bien, plus rarement, assure la fécondation d'un second archégone (appelé d'ailleurs lui-même à *dégénérer*). Chez l'Ephédre (cf. p. 57), le second gamète fusionne avec la cellule sœur de l'oosphère, mais après quelques divisions les noyaux formés avortent et ne donnent pas naissance à un tissu de réserve.

2. Par un mécanisme d'endoploïdie les cellules de l'albumen deviennent polyploïdes, ce qui favorise la biosynthèse de molécules destinées à l'alimentation de l'embryon.

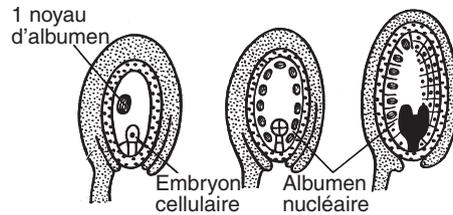


Fig. 47. Formation de l'albumen

De plus, il y a *économie*. Chez les Gymnospermes, les réserves sont en partie mises en place (endosperme) *avant* la fécondation d'où perte de substance si, par hasard, l'ovule n'est pas fécondé... tandis qu'ici le tissu de réserve ne se développe que s'il y a fécondation.

Formation de la graine

Lorsque l'embryon a différencié un point végétatif, amorce de la future tige, une ou deux feuilles (les cotylédons) et une radicule (fig. 48), l'ensemble (à quelques exceptions près, voir p. 42) se déshydrate et entre à l'état de vie ralentie à l'abri des téguments sclérifiés; l'ovule fécondé s'est transformé en graine, laquelle, après un temps de repos plus ou moins long, germera et donnera une nouvelle plante feuillée.

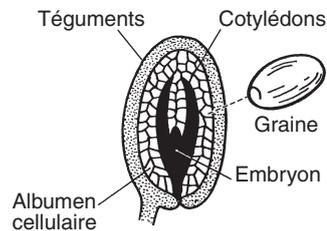


Fig. 48. Formation de la graine.

Fruits

Après la fécondation, tandis que les ovules deviennent des graines, l'ovaire se transforme en un fruit qui peut être déhiscent ou indéhiscent.

L'ovaire constitue une avancée évolutive majeure : il procure une *meilleure protection des ovules*; il intervient dans les *mécanismes d'auto-incompatibilité* (p. 70) et facilite le *guidage du tube pollinique*; après la fécondation, devenu fruit, il intervient dans la *dissémination* des graines (p. 76).

Fruits déhiscents

Les fruits déhiscents sont les plus primitifs; ils sont *plurisémés* c'est-à-dire qu'ils contiennent de nombreuses graines. *Des mécanismes de déhiscence assurent la libération* de leur contenu : le tégument des graines est résistant,

généralement épais, souvent pourvu de dispositifs favorisant leur transport par l'air ou les animaux (soies, crochets, présence d'une dépendance tégumentaire succulente ou vivement colorée, appelée arille, arillode dont les animaux sont friands...).

Qui dit fruit déhiscent, dit fruit sec¹. En effet, les mécanismes de déhiscence, plus ou moins comparables à ceux que nous avons vus chez les sporanges de Fougères ou les étamines de Conifères, exigent des tissus en partie lignifiés que les variations hygroscopiques font «jouer» et finalement rompre aux zones de moindre résistance : fente, pore...

On distingue plusieurs variétés de fruits secs, déhiscents, pluriséminés selon qu'ils dérivent d'un ovaire simple ou composé et suivant leurs modes d'ouverture qui sont réalisées :

- soit au niveau de la suture de la feuille carpellaire ou des carpelles;
- soit au niveau de leur nervure dorsale;
- soit de part et d'autres des placentas;
- ou encore de façon particulière (résultant d'une surévolution).

□ Gousses et follicules

Ces fruits proviennent d'un ovaire simple; la gousse est généralement issue d'une seule fleur (ex : Fabacées), contrairement aux follicules (chaque fleur est à l'origine de plusieurs follicules, ex : Pivoine, Hellébore); la déhiscence est suturale chez le follicule; *double*, suturale et dorsale chez la gousse (fig. 49).

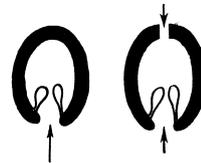


Fig. 49. Gousse (à gauche) et follicule (à droite).

□ Capsules

Les capsules proviennent d'un ovaire syncarpé et d'une seule fleur; pluriloculaires elles sont issus de carpelles fermés, uniloculaires, de carpelles ouverts; siliques et pyxides sont des cas particuliers (fig. 50).

Fruits indéhiscents

Chez les fruits indéhiscents, plus récents, la dispersion est réalisée non plus au niveau des graines mais à celui des fruits eux-mêmes : l'évolution raccourcit le cycle de développement en shuntant notamment la réalisation complexe des mécanismes de déhiscence.

1. Exceptionnellement, le Cornichon d'âne (*Ecballium*, Cucurbitacées) et l'Impatiante (Balsaminacées) ont des fruits charnus à déhiscence explosive mettant en jeu des mécanismes de pression osmotique.

Exemples à 3 carpelles	Carpelles fermés : placentation axiale	Carpelles ouverts : placentation pariétale
Déhiscence suturale	 <p>Doit s'accompagner d'une délamination des septums : capsule septicide</p>	 <p>«Capsule septicide»</p>
Déhiscence dorsale	 <p>Capsule loculicide</p>	 <p>«Capsule loculicide»</p>
Déhiscence paraplacentaire	 <p>Doit être complétée d'une autre déhiscence : capsule septifrage</p>	 <p>Capsule paraplacentaire, (la silique en est un cas particulier à 2 carpelles)</p>

Déhiscences particulières

 <p>Transversale : pyxide</p>	 <p>Pores : capsule poricide</p>	 <p>Dents : capsule denticide</p>
--	---	--

Fig. 50. Fruits secs déhiscents, pluriséminés, provenant d'ovaires syncarpés. Les termes loculicide et septicide s'appliquent, en toute rigueur, à des fruits provenant d'ovaires pluriloculaires à placentation axiale. Par extension, ces termes peuvent s'employer, chez des fruits uniloculaires, pour désigner les modes de déhiscences qui leur sont analogues. Le mode de déhiscence de la capsule loculicide (ici 3 + 3 délamination successive et inverses des soudures ayant conduit à l'ovaire pluriloculaire) est plus primitif que celui de la capsule loculicide (3 délamination seulement et au niveau d'une zone nouvelle, la nervure dorsale).

□ Akènes et drupes

L'absence de déhiscence conduit à ne garder, à l'intérieur du fruit *qu'une graine* (parfois 2, rarement plus) : en effet l'enveloppe du fruit – laquelle assure la protection de la graine dont le tégument s'amincit – ne sera détruite qu'une fois enfouie dans le sol sous l'influence des intempéries et des attaques bactériennes, ce qui ne saurait assurer la dispersion de plusieurs graines; celles-ci se trouveraient disposées côte à côte et se gêneraient mutuellement lors de la germination.

Primitivement, toute la paroi de l'ovaire se dessèche et se lignifie : c'est un fruit *sec, indéhiscent et uniséminé*, c'est-à-dire un *akène* (de *a* privatif et du grec *kainen*, ouvrir) dont la dispersion est très souvent favorisée par des crochets, qui se fixent à la toison des animaux, ou par des ailes membraneuses ou encore par des aigrettes qui permettent au vent de l'entraîner.

Dans un mode plus évolué, la dispersion est assurée grâce à la gourmandise des animaux : pour cela, seule la partie interne de l'ovaire se lignifie constituant le *noyau*, tandis que la partie externe devient molle et plus ou moins succulente : on a un fruit *charnu*, indéhiscent et uniséminé, c'est-à-dire une *drupe* (du latin *drupa*, olive mûre). Exemples : l'olive, la cerise.

Akène et drupe ne dérivent pas forcément d'un ovaire simple et uniovulé, mais aussi :

— d'un ovaire simple et contenant plusieurs ovules (ovaire pluriovulé) lorsque ces derniers avortent tous sauf un;

— d'un ovaire syncarpé lorsqu'il y a avortement de toutes les loges moins une (s'il est *pluriloculaire*) et de *tous les ovules sauf un* (que l'ovaire soit *pluriloculaire* ou *uniloculaire*).

Nous en donnerons des exemples concrets lors de l'étude des Fagales.

Cependant, dans certains cas, *chaque loge* se transforme individuellement en un akène : on aura ainsi un *diakène* ou même un *polyakène*. À maturité chaque akène s'individualise par délamination (plus ou moins complexe) des septums.

Il en est de même des drupes qui, le plus, souvent monospermes, c'est-à-dire à un seul noyau, peuvent être polyspermes : chacun des « noyaux » s'individualise par pourriture de la pulpe sucrée.

□ Baies

Les baies, fruits pluriséminés¹ et charnus, peuvent être considérées comme des fruits primitivement déhiscents mais que l'évolution a rendu *secondairement charnus* dans un but de dissémination par les animaux.

La succulence du fruit supprime bien sûr tout mécanisme d'ouverture réelle : les graines sont alors libérées par pourrissement des parties molles qui les

1. Par exception quelques rares baies sont monospermes; ex. : la datte, l'avocat. Ce sont, en fait, des drupes à noyau régressé.

entourent, ou se retrouvent, après passage dans le tube digestif des animaux, dans leurs excréments. Ce passage n'altère généralement pas les graines et l'on conçoit que les oiseaux qui se nourrissent souvent dans des lieux éloignés de leur nid puissent disséminer très efficacement certaines graines, comme celle du Gui.

On distingue également des «*fruits multiples*», des «*pseudo-fruits*», des «*fruits composés*», des «*infrutescences*»..., concepts plus ou moins précis selon les auteurs. Nous indiquerons leur structure lorsque nous les rencontrerons (exemple, la fraise, la figue, l'ananas...).

La classification en *fruits secs* (à paroi lignifiée [akènes, capsules]) et *fruits charnus* (à paroi tout [baies] ou partie [drupes] succulente) est la plus utilisée : elle a le mérite de la *simplicité*, mais elle ne correspond pas à la phylogénie.

Dissémination des fruits et des graines : les diaspores

On appelle *diaspore* (du grec *diaspora*, dispersion) ou semence, toute partie végétale disséminée, susceptible de redonner une plante. Chez les Angiospermes, les diaspores sont en général des graines ou des fruits-semences, parfois des parties végétatives.

Les agents de dissémination sont :

L'eau (hydrochorie) : c'est le vecteur le plus primitif, le seul à l'origine, ayant permis la dissémination des spores d'algues à travers les océans. L'eau peut transporter, par flottaison, des plantes entières (Jacinthe d'eau, Lentille d'eau), des boutures naturelles (Elodée), des fragments de rhizomes (Roseaux), des akènes (Carex), des drupes (noix de coco, en mer), des graines...

Le vent (anémochorie) est seul vecteur possible pour la conquête des premières terres émergées au Silurien, essentiellement par les spores des ptéridophytes. Les îles océaniques sont encore majoritairement peuplées au départ par des espèces anémochores ainsi que tous les espaces stériles et isolés, comme les laves, des terrils etc. Les diaspores anémochores sont soit d'une petitesse telle que la loi de Stokes permet aux vents de les entraîner loin (graines des Pétunias par exemple) soit plus grandes offrant une prise au vent par des ailes, ce qui est le cas des semences ailées tournant en hélice (samares des Érables, des Frênes) ou planant comme une aile delta (graine de *Dioscorea* dans l'atmosphère calme de la forêt tropicale) ou encore munies de soies jouant le rôle de parachute (akènes des Pissenlits, graines d'Épilobes, de Peupliers...).

Les animaux (zoochorie) jouent un grand rôle au sein des végétations déjà bien établies et hébergeant une faune diversifiée. Le transport actif ou passif, se fait soit par ingestion (endozoochorie) suivie d'un rejet soit par adhésion (exozoochories) aux poils, plumes ou pattes.

Les fourmis (myrmécochorie) transportent des semences en rapport avec leur taille, ce sont en général des petites graines munies d'appendices alimentaires pour elles (éléosomes, ex. Violettes). Le rôle des fourmis dans le transport des semences est plus important qu'on ne le soupçonne.

Chez les oiseaux (ornithochorie), nombreuses sont les espèces frugivores, disséminant, après digestion, les graines et noyaux des petites baies et drupes. La digestion, en attaquant les noyaux ou les téguments, facilite la germination ensuite. Les oiseaux limicoles, fréquentant les marais, apportent de nombreuses petites semences collées dans la boue de leurs pattes.

Les mammifères transportent involontairement des semences (souvent des akènes) munis de petits crochets s'agrippant au pelage (différentes Borraginacées, Bardane, Gaillet gratteron sont des exemples communs).

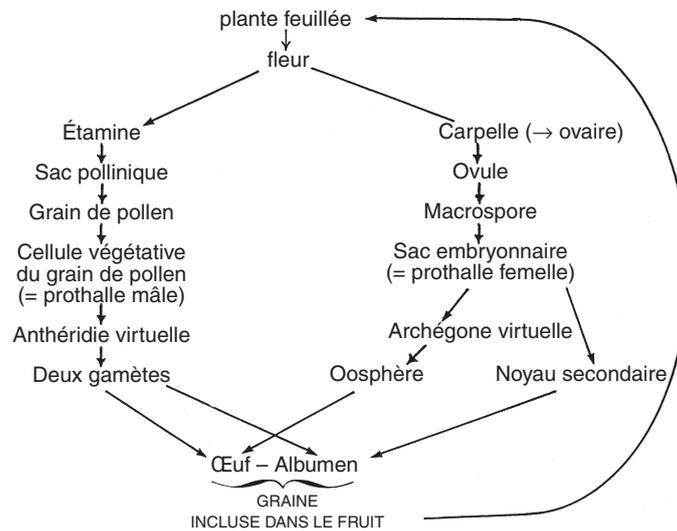
Les singes sont attirés surtout par les gros fruits charnus qu'ils transportent et consomment à peu près comme nous, en rejetant les pépins.

Les loirs, lérots et écureuils transportent surtout des gros fruits secs (noisettes, noix...) et en égarent en route.

L'homme enfin, par ses techniques et ses voyages, a disséminé de nombreuses espèces aux quatre coins du monde, volontairement (cultures) ou involontairement (adventices) avec souvent de gros ravages dans les écosystèmes fragiles, notamment dans les îles isolées depuis longtemps.

CYCLE DE DÉVELOPPEMENT

Leur cycle de développement peut se résumer ainsi :



Sous forme de cycle simplifié le cycle des Angiospermes se différencie de celui figuré p. 54 pour les Gymnospermes par la présence d'un ovaire, la double fécondation et la formation de l'albumen.

CLASSIFICATION

Les Angiospermes ou plantes à ovaires ont surgi, il y a 130 millions d'années, au Crétacé inférieur, dans le Gondwana, super continent alors situé sous des latitudes tempérées australes; il réunissait l'Amérique du sud, l'Afrique, l'Inde, l'Arabie, l'Australie et l'Antarctique soudés en une même masse continentale. Leur stock ancestral possède, comme les Gymnospermes, un embryon dicotylé (p. 45) et un pollen muni d'un seul pore (ou *aperture*, fig. 51). Les lignées les plus primitives, situées à la base du clade des Angiospermes (fig. 54), gardent ces caractères: il s'agit de l'ensemble des protoangiospermes, des Monocots, groupe ayant perdu secondairement un cotylédon, et des Magnoliidées.

Les Angiospermes évoluées gardent leurs deux cotylédons et acquièrent un pollen triaperturé: ce sont les Eudicots.

On distingue ainsi *quatre ensembles d'Angiospermes* (à valeur de classe):

- les protoangiospermes, à caractères archaïques;
- les Monocots, monoaperturés et monocotylés;
- les Magnoliidées, monoaperturés (ou dérivés) et dicotylés;
- les Eudicots, triaperturés et dicotylés.

Monocots, Magnoliidées et Eudicots sont monophylétiques.

Discrètes dans l'hémisphère Nord pendant tout le Crétacé, les Plantes à ovaires se sont rapidement répandues et diversifiées et imposées après le cata-

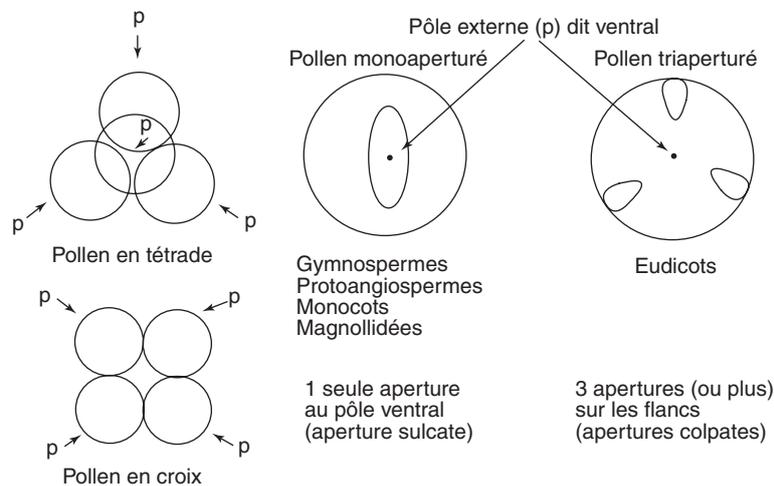


Fig 51. Pollens mono- et triaperturé. À gauche, grain de pollen en tétrade résultant du cloisonnement simultané des noyaux et pollen en croix résultant d'un cloisonnement successif, en deux temps (cf. aussi fig. 79); les grains de pollen sont alors situés dans un plan).

clisme marquant la fin du secondaire, il y a 66 millions d'années. Il semble que, très tôt, des Plantes à ovaires aient eu des génomes évolués, de structure voisine, comprenant 15 000 à 20 000 gènes. C'est sur ces génomes proches et facilement polyploïdisés (une particularité fréquente des végétaux) que les diverses conditions externes, la co-évolution avec les insectes... ont conduit à une diversification rapide – une *véritable explosion* – se traduisant par la grande variété des appareils végétatifs et reproducteurs.

À l'inverse, les formes primitives, peu nombreuses, qui ont assuré la différenciation et la complexification des génomes ne seraient pas parvenues jusqu'à nous. Aussi l'origine de la fleur (fig. 81 : l'hypothèse bennettienne) est encore très discutée. Elle reste comme l'a écrit Darwin « un horrible mystère ».

Laissant l'étude des grandes divisions des plantes terrestres, nous allons maintenant nous attacher à celle des plantes à ovaires, famille par famille. Cette étude sera donc faite à un autre niveau que celui où nous nous sommes jusqu'alors placés et nous ferons appel à des caractères d'importance *plus faible*. Nous utiliserons certains critères¹ :

1. Les *conrescences d'organes* indiquent généralement un degré d'évolution supérieure :

Ainsi les plantes à pétales soudés, ou gamopétales (du grec *gamos*, unir) ont été précédées par des plantes à pétales libres ou dialypétales (de *dialy*, je sépare) : les plantes à carpelles soudés (syn- ou gamocarpellés) par des plantes à carpelles libres (apo- ou dialycarpellés). De même le *réceptacle floral* (que l'on peut définir comme la région, où s'insèrent les différentes pièces florales : sépales, pétales, étamines, carpelles) tend à se creuser en une coupe, puis, dans un second temps, à se souder à l'ovaire qui devient infère (fig. 52).

2. Chez les plantes peu évoluées, l'albumen, destiné à nourrir la jeune plantule lors de la germination, entoure l'embryon. Chez les plantes « modernes », il

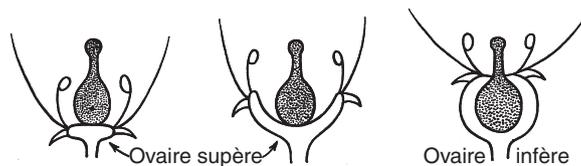


Fig. 52. Ovaire supère, ovaire infère (de gauche à droite), les étamines sont dites hypogynes (situées au-dessous du gynécée), périgynes (situées sur le pourtour), épigynes (situées au-dessus). Dans les descriptions, lorsque l'on parle d'ovaire, sans précision, ce dernier est supère. Le fruit, dans le cas d'un ovaire infère, résulte à la fois de la transformation des carpelles et de celle du réceptacle floral, qui, dans ce cas, leur est intimement soudé.

1. En cladistique, les caractères communs évolués, plus ou moins spécialisés, sont dits *apomorphes* (de *apo*, loin de), les caractères communs primitifs sont dits *plésiomorphes* (de *plésios*, proche : les caractères sont proches de ceux de l'ancêtre donc archaïques).

disparaît complètement, digéré par les cotylédons hypertrophiés et gorgés de substances de réserve (fig. 53), ce qui permet leur utilisation plus rapide à la germination.

3. L'on observe également :

— que les espèces arborescentes ou tropicales sont plus archaïques que les espèces herbacées et de climat tempéré (*cf.* plus haut);

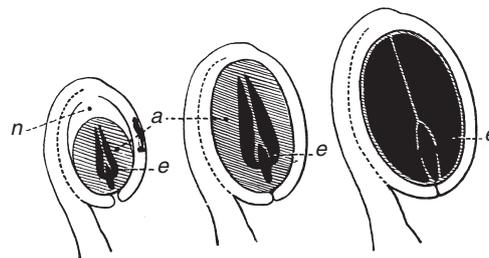


Fig. 53. Développement d'une graine à albumen transitoire (graine exalbuminée). L'embryon, e, est figuré en noir; l'albumen, a, est représenté en hachuré; le nucelle, n et les téguments de l'ovule sont laissés en blanc : remarquer la fermeture progressive du micropyle à mesure que l'ovule se transforme en graine.

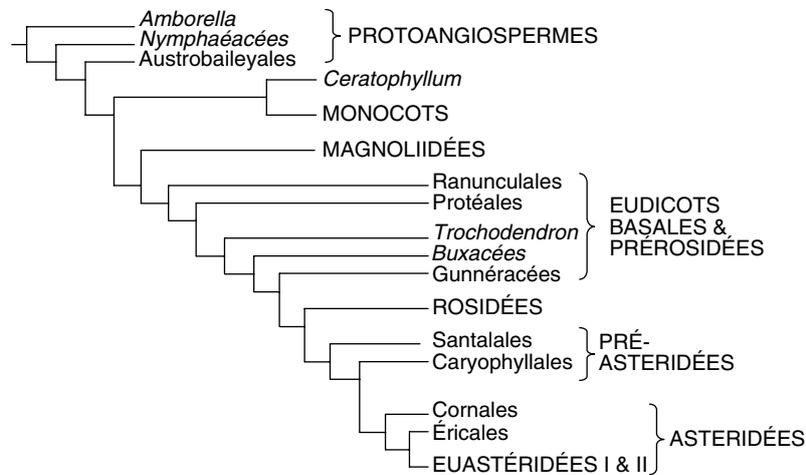


Fig 54. Classification des angiospermes (d'après *Phylogeny and Evolution of Angiosperms*, 2005, simplifié). Sont utilisées les séquences des gènes chloroplastiques *rbcl* (codant pour la grande unité [L] de la Rubisco, enzyme de la photosynthèse) et *atpβ*, ainsi que les séquences de l'ADN ribosomique 18S (*cf.* les figures 1, 54, 61, 85, 95 et 134). Les protoangiospermes, les eudicots basales, les prérosidées et préastéridées sont paraphylétiques; les Monocots, Magnoliidées, Rosidées et Astéridées sont monophylétiques.

82 *Angiospermes*

- que les fleurs irrégulières dérivent de fleurs régulières;
- que les fleurs à pièces florales nombreuses tendent vers un petit nombre de pièces;
- que les plantes vivaces ont précédé les plantes annuelles;
- que les feuilles isolées (encore appelées alternes) sont plus primitives que les feuilles opposées...

Construit sur des caractères génétiques, le cladogramme des Angiospermes tente de retracer la phylogénie des différents ordres (fig. 54). Il nous servira de fil conducteur dans la présentation des différents ordres et familles. C'est aux botanistes de relayer le travail des biologistes moléculaires pour mettre en évidence les caractères faciles à observer, correspondant aux rameaux de cet arbre.

PROTOANGIOSPERMES

Les *protoangiospermes*, les plus archaïques des Angiospermes, ne comportent que 175 espèces de plantes aquatiques ou d'arbustes à bois primitif.

Les pièces du périante, appelés *tépales*¹ ne sont pas encore différenciées en sépales et pétales. La fonction A qui, dans le modèle ABC, assure la différenciation des sépales n'est pas exprimée. Ces pièces sont spiralées et l'on passe progressivement des tépales aux étamines (fig. 57).

Le pollen est généralement monoaperturé.

Le gynécée est formé de carpelles libres et, primitifs, ils sont en forme d'ascidie, c'est-à-dire de cornet dont la fermeture à la partie supérieure est assurée par une sécrétion et non par un vrai tissu épidermique.

Les protoangiospermes forment un ensemble paraphylétique dont les 3 groupes sont successivement frères du reste des Angiospermes.

Les *Amborellacées* sont le taxon-frère de tout le reste du groupe c'est-à-dire, ici des 250 000 autres espèces d'Angiospermes. La famille, très isolée, n'est plus représentée que par un seul genre, *Amborella* (fig. 56) et une seule espèce, survivant sous la forme d'un arbuste en Nouvelle-Calédonie.

Les *Nymphéacées* (**Nymphéales**), sont des plantes aquatiques cosmopolites (19 genres et 80 espèces). Les Nénuphars (genres *Nuphar* et *Nymphaea*), (fig. 57) et les Victorias font la beauté des pièces d'eau. Les tépales, colorés et les étamines sont insérées en hélice; les carpelles, cyclisés, se soudent en un ovaire pluriloculaire plus ou moins enfoncé dans la coupe florale (ovaire supère des *Nuphar*, semi-infère des *Nymphaea* et infère des *Victoria*). La polli-

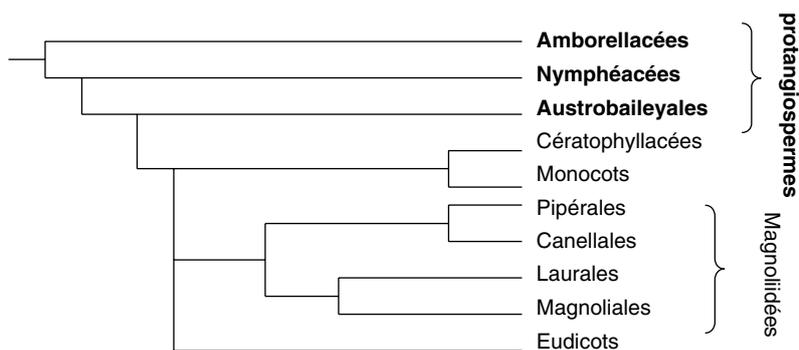


Fig. 55. Place des protoangiospermes au sein des Angiospermes.

1. Terme venant de la contraction de *pétale* et *sépale*.

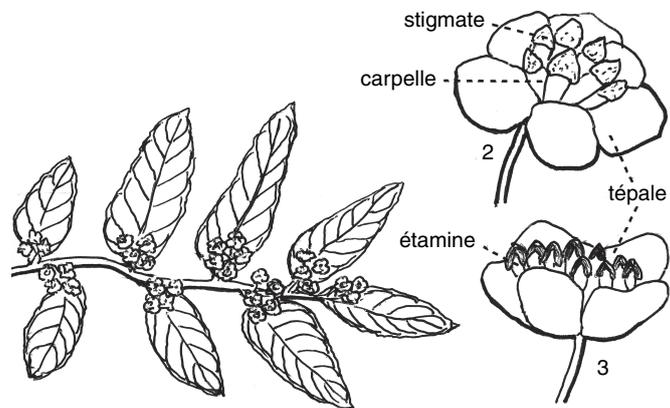


Fig. 56. *Amborella*. 1, rameau florifère; 2, détail d'une fleur femelle; 3, fleur mâle.

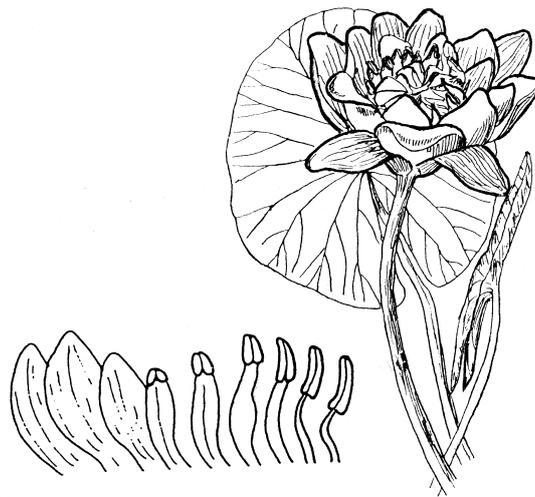


Fig. 57. *Nymphaea* : à gauche, passage des pièces périnthaires aux étamines.

nisation, de type primitif, est réalisée par des coléoptères broyeur qui, tout en saccageant les fleurs, assurent la dispersion du pollen.

Les *Austrobaileyales* comprennent trois familles ligneuses dont la principale est celle des *Schisandracées* (86 espèces dont le Badianier de Chine, arbuste aux fruits riches en essence d'anis).

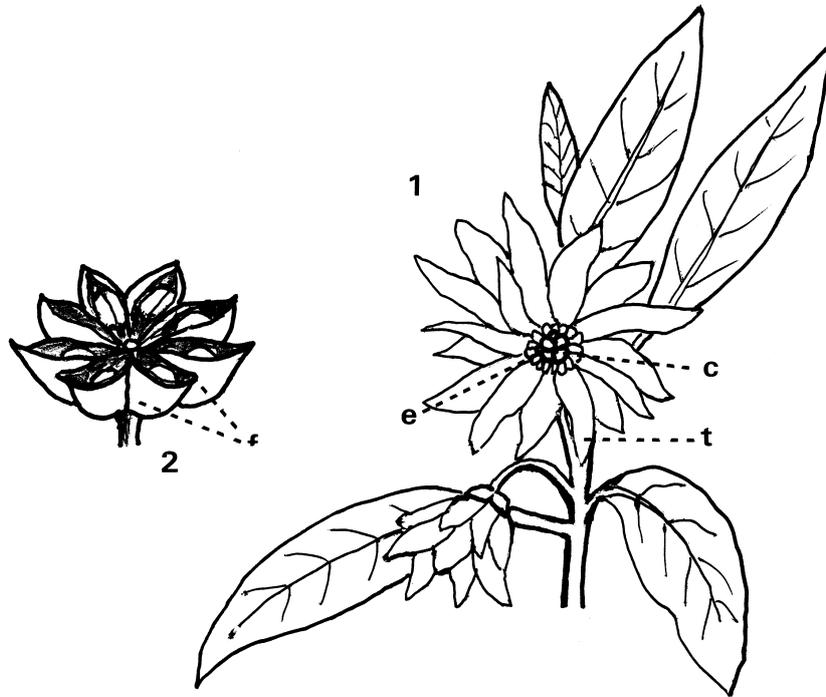


Fig. 58. *Badianier*. En 1, rameau florifère. En 2, « fruit » dont les follicules monospermes, *f*, sont groupés en étoile d'où le nom d'Anis étoilé; *t*, tépale; *e*, étamines; *c*, carpelles..

| MONOCOTS

GÉNÉRALITÉS

Les Monocots, connues aussi sous le nom de Monocotylédones, présentent à la fois des caractères archaïques et des caractères très particuliers :

1. *des caractères archaïques*, par exemple :

- le grain de pollen à un seul pore de germination;
- les tépales et la trimérie;
- la graine à albumen persistant;

2. *des caractères très particuliers*, qui sont dits tout naturellement monocotyléoides, car ils ne se trouvent que chez les Monocots. En effet, les Monocots, ayant divergé très tôt, ont eu tout le temps voulu pour évoluer dans un sens propre et tout à fait original. La cause de cette évolution est à rechercher dans l'influence d'un *habitat aquatique*, lequel conduit à une *simplification des formes*.

Ainsi, chez ce groupe, on ne rencontre :

- qu'un seul cotylédon;
- que des feuilles toujours simples, réduites au pétiole;
- aucune formation secondaire.

En revanche, il semble que la voie suivie par les Monocots (évolution simplificatrice) *ne leur permettait plus, par la suite, une évolution aussi poussée* que celle des Eudicots. Par exemple, il est certain que le fait de ne plus avoir de formations secondaires a réduit chez les Monocots bien des possibilités d'adaptation : la forme arborescente est parfois bénéfique pour l'espèce.

Les Monocots, avec 52 000 espèces et 51 familles¹, sont une *indiscutable réussite* de l'évolution : nous y trouvons les familles peut-être les plus spécialisées et les plus cosmopolites du monde des Plantes à ovaires : ainsi les Orchidacées et les Poacées

Nous étudierons successivement : l'embryon, l'appareil végétatif, l'appareil reproducteur, la classification.

EMBRYON

L'unique cotylédon qui caractérise cette classe résulte du non-développement d'un des deux cotylédons. La croissance de l'unique cotylédon rejette sur le

1. Les *Ceratophyllacées* (Ceratophyllales) sont limitées à deux espèces de Cornifles (*Ceratophyllum*) de plantes immergées. Cette famille, très proche des Monocots, forme un clade avec cette dernière.

côté le point végétatif de la tige qui acquiert une *position latérale* caractéristique.

Les Monocots, herbacées et non ramifiées (voir plus bas), se développent en effet par le jeu de *bourgeons latéraux*, comme nous le verrons à propos des rhizomes et des bulbes de différentes familles (fig. 64, fig. 65, fig. 71 et fig. 73). La structure de l'embryon anticipe ainsi celle de la plante adulte.

APPAREIL VÉGÉTATIF

Racines

Très généralement, la racine principale avorte dès la plantule; elle est remplacée par de nombreuses racines *adventives* qui naissent à la base de la tige. Cela se voit chez le Poireau, par exemple. Ce sont ces racines adventives qui sont à l'origine du phénomène du tallage des céréales.

Tiges

Les tiges feuillées sont de type *essentiellement herbacé* car l'évolution simplificatrice a fait disparaître¹ ce que l'on appelle *les formations secondaires* qui permettent l'épaississement progressif des racines et des tiges chez les Angiospermes ligneuses, les Gymnospermes et qui sont la cause du port arborescent avec «tronc» et «branches». Chez ces groupes, les formations primaires sont temporaires, vite remplacées par les formations secondaires qui assurent la *rigidité* des organes. Aussi les faisceaux ou «cordons» conducteurs de sève n'ont besoin que d'être en petit nombre.

Il n'en va pas de même chez les Monocots où les faisceaux ne sont pas remplacés par des structures secondaires : ils assurent la rigidité et il y a *multi-plication* des faisceaux qui se répartissent sur plusieurs cercles.

Le caractère herbacé des Monocots se retrouve même chez les espèces tropicales dont le port semble arborescent : Palmiers, Bambous. Chez ces espèces, la tige n'est nullement constituée comme le tronc des arbres véritables : c'est une véritable tige herbacée rendue rigide et épaisse par le nombre très élevé des faisceaux et par l'importante sclérification du parenchyme. De plus, si la tige peut dans ces cas atteindre un volume assez important, c'est que le méristème apical accroît progressivement sa circonférence jusqu'à ce qu'il ait atteint un diamètre définitif pour une espèce déterminée. Il en résulte que la tige a, sur une faible longueur, la forme d'un cône renversé dans sa partie la plus jeune, généralement enterrée et pourvue de nombreuses racines adventives, puis elle prend et conserve définitivement la forme d'un cylindre (fig. 59).

1. « Au cours de l'évolution d'une lignée, un organe disparu ne réapparaît jamais » loi de Dollo, (paléontologiste belge : 1857-1931).

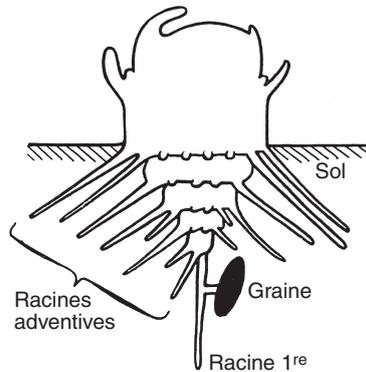


Fig. 59. Élargissement du méristème apical chez les Monocots; les premiers entrenœuds (6 sur ce schéma) de la tige sont enfouis dans le sol, très rapprochés les uns des autres et portent de nombreuses racines adventives; à chaque entrenœud, la tige s'élargit jusqu'à ce que son diamètre maximum soit atteint. Chez les Palmiers, le méristème apical garde d'ailleurs certaines possibilités d'élargissement, notamment au niveau du départ des feuilles.

Pourtant, chez quelques très rares espèces (Dragonniers, Yuccas), le tronc s'accroît *en diamètre*, mais c'est par un mécanisme tout à fait différent de celui qui s'observe chez les arbres véritables : les cellules les plus externes *du cylindre central* se différencient en un tissu dans lequel de nouveaux faisceaux conducteurs de sèves apparaissent.

Les tiges feuillées¹ *ne se ramifient généralement pas*. Ce qui explique que les ports arbustifs ou buissonnants soient rares chez les Monocots. C'est en fait, une conséquence de *l'absence de cambium* : une ramification aérienne, pour être rigide, impose l'épaississement des axes les plus anciens.

Les tiges souterraines peuvent aussi évoluer en rhizome ou en bulbe :

Le rhizome

Tige souterraine horizontale modifiée, il porte des feuilles réduites à l'état d'écaillés (fig. 71). Chaque année, cette tige s'allonge tandis que, au fur et à mesure, ses parties les plus âgées meurent et se désorganisent.

Dans le cas le plus simple, le rhizome (dit *monopodique*) s'accroît indéfiniment par son bourgeon terminal; la *pousse florifère* (portant feuilles et fleurs) se forme à partir d'un bourgeon latéral (dit *axillaire*). Ce n'est pas le cas le plus fréquent.

1. Une ramification de type dichotomique, par fragmentation du méristème terminal, peut s'observer chez quelques espèces : Palmier de Thèbes, Dragonnier, Yucca et alliées. Les rhizomes, lesquels ne sont pas soumis à la pesanteur, sont souvent ramifiés : rhizome du Chien-dent (p. 112) par exemple.

Le plus souvent le bourgeon terminal, à l'époque de la floraison, se redresse verticalement, sort de terre et donne la pousse florifère. C'est alors un bourgeon latéral (axillaire) qui produira le prochain axe aérien (rhizome dit *sympodique*). Ce dispositif est meilleur car il évite l'accumulation de mutations au niveau du même bourgeon fonctionnant de façon théoriquement indéfinie.

Le bulbe

C'est une tige feuillée modifiée, mais, contrairement au rhizome, *extrêmement courte et d'orientation verticale*, elle est appelée *plateau du bulbe* en raison de sa forme (fig. 64). Les feuilles, dépourvues de chlorophylle, dilatées et généralement réduites à la gaine, sont *emboîtées les unes dans les autres*. Les plus externes, donc les plus âgées, mortes, amincies et desséchées, ont un rôle protecteur. Les autres sont, au contraire, épaisses, charnues, gorgées de réserves. On les appelle des *écailles* si leur insertion sur le plateau du bulbe n'est qu'un croissant; des *tuniques*, si c'est un anneau, les bords latéraux étant réunis l'un à l'autre comme chez l'Ail ou le Poireau.

Dans le premier cas, on a des bulbes écailleux (Lis, fig. 64); dans le second, des bulbes tuniqués (Tulipe, fig. 63, Jacinthe, fig. 72.2). Le bourgeon terminal de cette tige donne la pousse aérienne florifère (parfois accompagnée de pousses issues de bourgeons axillaires).

Feuilles

Les feuilles sont simples et à nervation parallèle (fig. 60).

Le limbe n'est pas divisé en plusieurs folioles indépendantes. Les feuilles palmées ou pennées des Palmiers semblent contredire ce fait; en réalité, leurs divisions ne sont que des déchirures du limbe.

Les feuilles de Monocots n'ont, en fait, pas de véritable limbe et sont réduites au pétiole élargi en gaine à la base et en faux limbe au sommet: il en résulte une nervation parallèle.

La feuille des Angiospermes comprend, en effet, typiquement (fig. 83 à gauche):

- un limbe à nervation pennée ou palmée;
- un pétiole (dans lequel les faisceaux ont une orientation parallèle);
- une base foliaire – souvent élargie en gaine – et des stipules.

Chez les Monocots, en raison de l'évolution simplificatrice, le limbe disparaît.

Par compensation – par un phénomène dit de *surévolution* – le pétiole s'aplatit en un *faux limbe* à nervures parallèles, tandis que la base foliaire devient très importante et constitue généralement une *gaine* enveloppant soit la tige, soit les feuilles les plus jeunes. Cette gaine est fendue si les deux bords ne se réunissent pas (ex.: Poacées), soit même fermée, si ses bords se soudent: la feuille forme alors un véritable cylindre (ex.: Poireau et Cypéacées). De plus, cette gaine est souvent surmontée d'une ligule.

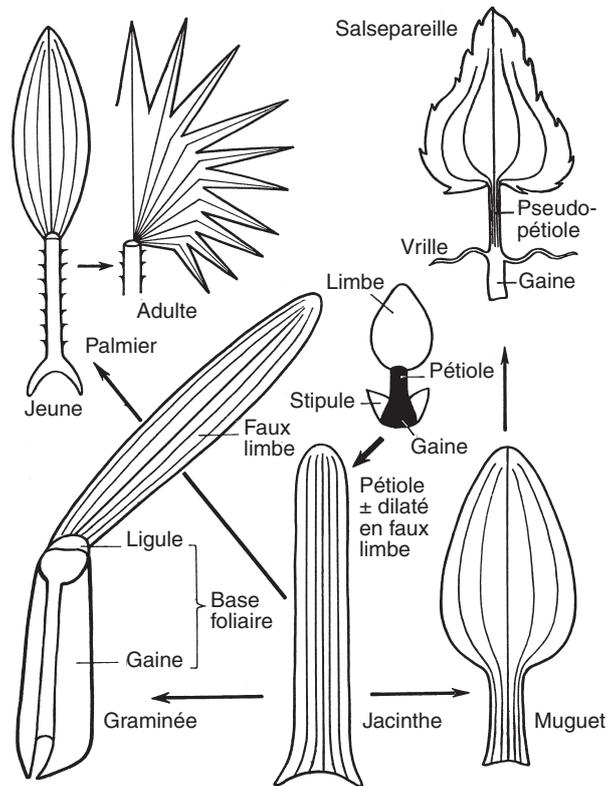


Fig. 60. La feuille chez les Monocots.

Le faux limbe, généralement rectiligne, peut devenir galbé ce qui lui donne l'aspect d'une feuille d'Eudicots (ex. : Arum, Salsepareille).

Cette interprétation morphologique est prouvée par la physiologie, le limbe et le pétiole ont besoin pour croître de substances de croissance différentes, cytokinine pour le limbe, auxine pour le pétiole. Les feuilles de Monocots ne réagissent qu'à l'auxine.

APPAREIL REPRODUCTEUR

Les fleurs, parfois isolées (ex. : Tulipe), sont le plus souvent groupées en inflorescence, dont le type est très varié (grappe, cyme...). L'inflorescence, contrairement aux rameaux feuillés, peut en effet *se ramifier*.

Les pièces florales sont encore disposées en hélice chez quelques fleurs, mais très vite il y a rupture de l'hélice en *cycles trimères* et la fleur se stabilise à 5 cycles :

$$3 T + 3 T + 3 E + 3 E + 3 C$$

ou

$$(3+3) T + (3+3) E + 3 C$$

Les tépales à allure de pétales (dits *pétaloïdes*) sont généralement vivement colorés; ils peuvent se souder entre eux et former un périanthe gamophylle; ici et là (Alismatacées, Commélinacées...), les tépales externes ont l'aspect de sépales.

Les fleurs de Tulipe (fig. 63), de Lis, de Muguet... en sont de bons exemples

Les carpelles sont soudés entre eux de façon à former un *ovaire syncarpé*; les ovules sont nombreux; *le fruit est typiquement pluriséminé – baie ou capsule*. La graine est albuminée.

CLASSIFICATION

Nous distinguerons (fig. 61) :

- les Monocots à caractères archaïques, ex. : la Sagittaire, la Posidonie...
- les Monocots classiques, plus évoluées (liliidées et Commélinidées) ex : le Blé, les Orchidacées, les Palmiers, les Lis...

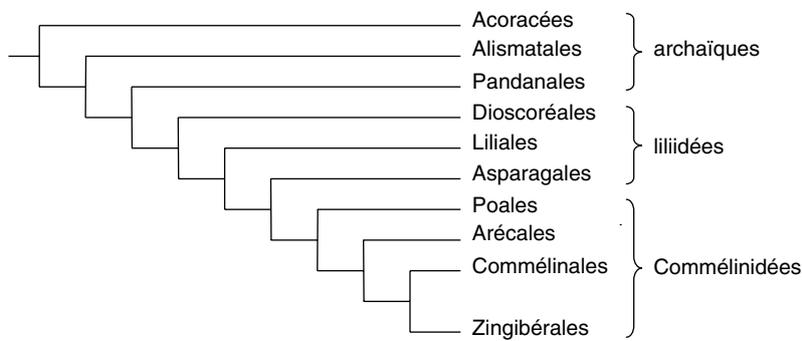


Fig. 61. Cladogramme des Monocots (d'après l'APG, modifié).

MONOCOTS À CARACTÈRES ARCHAÏQUES

Certaines espèces possèdent encore des trachéides à ponctuations scalariformes et des pièces florales disposées en hélice avec carpelles indépendants¹...

L'Acore (**Acorales**) est une herbe des marais, d'origine asiatique; l'inflorescence est un spadice comme chez Aracées (fig. 62).

Les **Alismatales** comprennent 400 espèces réparties en 14 familles. Cet ensemble est parvenu jusqu'à nous protégé par son habitat aquatique. Cela est particulièrement net pour les *Posidoniacées* qui colonisent une niche écologique très précise, les bords côtiers, peu profonds des mers tempérées où ils forment de véritables « herbiers » marins. La Posidonie est bien connue des plongeurs en Méditerranée.

L'Élodée du Canada (cf. p. 258) et la Vallisnérie, plantes utilisées en aquarium, se rangent dans la famille des *Hydrocharitacées*.

La Sagittaire (*Alismatacées*) est remarquable par son *trimorphisme foliaire* : les feuilles immergées sont rubannées; les feuilles flottantes ont un limbe ovale et les feuilles aériennes un limbe hasté (en forme de flèche).

Les *Aracées* (2 000 espèces) sont des plantes herbacées généralement tropicales, parfois grimpantes ou épiphytes (du grec *epi*, sur), à bractée foliacée appelée *spathe* (du grec *spathè*, large feuille) protégeant l'inflorescence en épi, le *spadice* (fig. 62); certaines se sont adaptées aux régions tempérées grâce à des rhizomes, comme les Arums. Beaucoup sont toxiques; certaines sont alimentaires : le Taro est même la plante la plus anciennement cultivée (depuis près de 10 000 ans) chez les Papous.

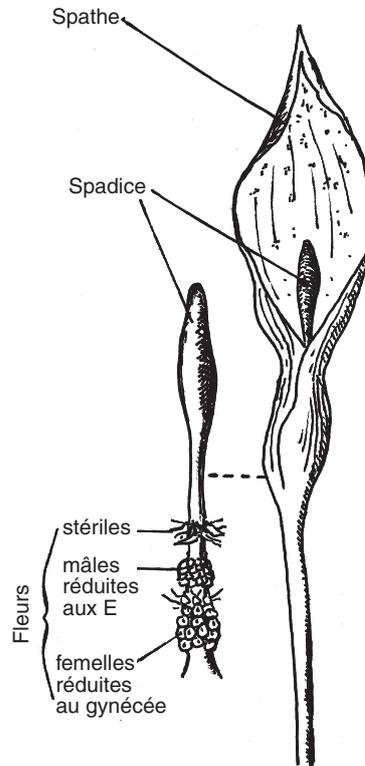
Les Monstera, Philodendrons sont cultivés en appartement comme plantes décoratives.

Les Lentilles d'eau sont réduites à une lame verte portant quelques racines (aucune chez les *Wolffia*). L'inflorescence ne comprend que trois fleurs (deux mâles réduites à une étamine, une femelle réduite à un carpelle) entourées d'une spathe. Ce sont les plus petites plantes à fleurs : elles dérivent par néoténie (cf. p. 58) des *Pistia*, Aracées flottantes plus connues sous le nom de Laitues d'eau.

Les **Pandanales** (*Pandanacées*, 700 espèces tropicales) ont un port ramifié comparable à certains Yuccas. Les fleurs, unisexuées (réduites aux étamines ou aux carpelles) sont groupées en épis, et protégées par une spathe.

1. Le fruit est alors un akène ou un follicule.

Fig. 62. Inflorescence de l'*Arum tacheté*. Le spadice est un épi dont l'axe est charnu. Les fleurs femelles, situées à la base du spadice, sont réceptives et fécondées avant que les fleurs mâles situées au-dessus ne libèrent leur pollen : l'autofécondation est rendue impossible; elle est assurée par des moucheron attirés par la couleur livide, l'odeur putride et la chaleur émise par la base de la spathe (jusqu'à 37 °C!). Spadices et spathe sont apparus plusieurs fois au cours de l'évolution : ce n'est pas un caractère hérité d'ancêtres communs (cf. Arécacées).



| LILIIDÉES

Les liliidées sont un groupe paraphylétique comprenant les Dioscoréales, Liliales et Asparagales; ils forment le groupe *central* des Monocots avec environ 32 000 espèces et 45 familles dont les Liliacées, les Asparagacées et les Orchidacées; ces dernières comprennent à elles seules 24 000 espèces.

Les **Dioscoréales** (*Dioscoréacées*, 630 espèces essentiellement tropicales) sont des *liliidées lianoïdes à ovaire infère*. L'Herbe à la femme battue ou Tamier est assez commune dans les haies et bois d'Europe. L'Igname est cultivé en Extrême-Orient pour ses tubercules de 3 à 5 kilos, comestibles après cuisson. Certaines espèces possèdent des saponines utilisées dans l'hémisynthèse des corticoïdes.

Les **Liliales** réunissent des familles de Monocots des plus typiques comme les Liliacées (*cf.* ci-dessous), présentées souvent pour décrire les Monocots. Elle réunissent des plantes herbacées vivaces (ou grimpantes), portant souvent de grandes fleurs sur des inflorescences simples, à fleurs régulières et à ovaire supère donnant une capsule.

Les **Asparagales**, ordre considéré comme plus évolué, rassemblent d'importantes familles comme les Orchidacées (*cf.* ci-dessous), les Asparagacées (*idem*); ils présentent une diversité de formes végétatives incluant même des formes « arborescentes » rares chez les Monocots; ils synthétisent des phyto-mélanines rendant les graines noires; la différenciation des grains de pollen (fig. 79) est de type simultané, alors qu'elle est de type successif chez les Liliales.

LILIACÉES (LILIALES)

Les Liliacées¹ sont la famille des Tulipes (fig. 63), des Lis (fig. 64) et des Fritillaires; elles comprennent 400 espèces essentiellement réparties dans l'hémisphère Nord.

Appareil végétatif

Les Liliacées sont des plantes herbacées vivaces par un *bulbe* (fig. 64).

Les tiges, annuelles, portent des feuilles banales, engainantes et parallélinerves.

Les bulbes (fig. 64) sont formés, tout comme les rhizomes (fig. 71) de plusieurs pousses annuelles successives mais très courtes et emboîtées les unes dans les autres : chacune d'elles est représentée par une partie du plateau et les écailles qu'elle porte. Bien que la croissance au cours des années se

1. Du genre *Lilium*, Lis.

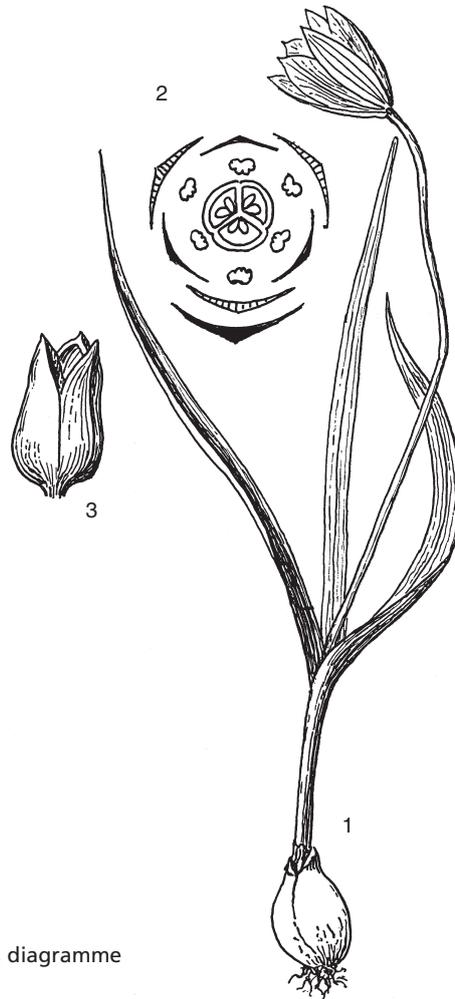


Fig. 63. Tulipe. 1, port de la plante : 2, diagramme floral : 3, capsule loculicide.

fassé en hauteur, les bulbes ne sortent pas progressivement du sol. En effet, d'une part, les parties les plus anciennes du bulbe *se désorganisent* (chez le Lis, les pousses bulbeuses correspondent à 2 ou 3 ans; chez la Tulipe (fig. 63), il y a destruction rapide des pousses précédentes et le bulbe est limité à une seule pousse bulbeuse) et, *d'autre part*, les jeunes racines ont la particularité de se contracter et de renfoncer le bulbe en terre. Souvent à l'aisselle des écailles ou tuniques des bulbes, quelques bourgeons axillaires (généralement un à deux) se développent en une jeune pousse bulbeuse : *c'est un caïeu*. Les parties les plus anciennes du bulbe père se détruisant peu à peu, les caïeux deviennent indépendants et donnent naissance à de nouveaux individus.

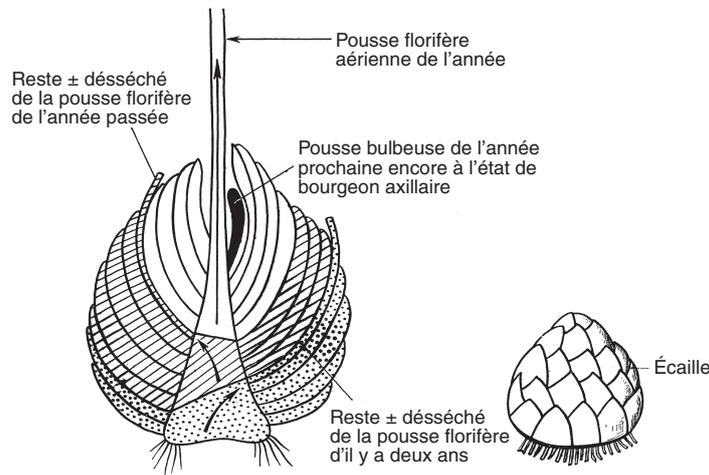


Fig. 64. Bulbe écaillé de Lis et son mode de croissance sympodique.

Appareil reproducteur

L'inflorescence, en grappe, est parfois réduite à une fleur solitaire et terminale (Tulipe).

La fleur, typiquement complète, est souvent prise en exemple pour décrire les Monocots (fig. 63) :

$$(3 + 3) T + (3 + 3) E + 3 C$$

— l'ovaire est *supère* ;

— les *tépales*, libres, sont *pétaloïdes*. On obtient des fleurs voyantes, riches en nectar, dont la pollinisation est entomophile ;

— le fruit, pluriséminé, est une capsule.

*

Les *Colchicacées* et *Mélanthiacées* sont la famille de la Colchique et du Vêrâtre respectivement. Chez la Colchique, le bulbe type, décrit précédemment, se transforme en bulbe plein : les feuilles, au lieu de constituer des organes de réserves, se réduisent à des bractées protectrices, tandis que le plateau, au lieu de n'être que le réceptacle des écailles ou des tuniques, se développe en une masse volumineuse dans laquelle les réserves s'accumulent (ex. : Colchique, fig. 65). Chez le *Vêrâtre* (Mélanthiacées), on peut observer le passage du bulbe au rhizome : dans ce cas, on ne sait pas très bien si l'on est en présence d'un bulbe solide ou d'un rhizome à course plus ou moins oblique. Les styles sont encore libres (soudés chez les Liliacées) et la capsule est à déhiscence septicide (loculicide chez les Liliacées).

Les graines et le bulbe de Colchique sont utilisés pour leurs propriétés mitoclasiques, antigoutteuses. La Colchicine, alcaloïde puissant, rend ces plantes très toxiques, comme les Vêrâtres, très voisins, riches en vêrâtrine.

Les *Smilacacées* correspondent aux Salsepareilles (*Smilax*) ; elle sont très différentes des autres Liliales par leur appareil végétatif : ce sont des vivaces à tiges grimpantes persistantes comme les feuilles à limbes élargis et pétioles minces, accompagnés de deux vrilles (fig. 60). Leurs fleurs, quoique très petites, suivent le modèle des Liliacées mais ici la capsule se transforme en baie. On utilise en pharmacie les rhizomes de différentes espèces tropicales.

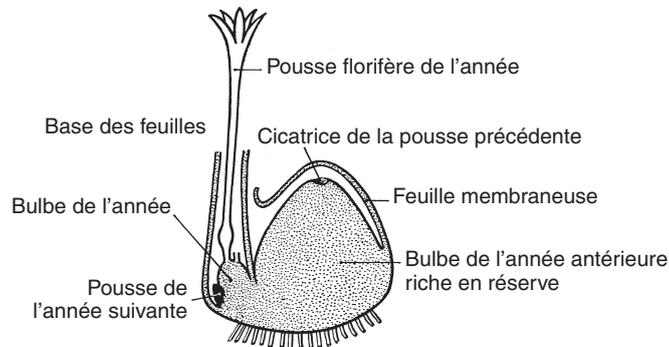


Fig. 65. Bulbe plein de la Colchique.

ORCHIDACÉES OU ORCHIDÉES (ASPARAGALES) —

Généralités

Les Orchidacées¹ sont la famille des Orchis (fig. 66), des Ophrys, du Vanillier. Avec plus de 22 000 espèces, c'est la *seconde famille* des Plantes à ovaires.

Les Orchidacées, répandues dans le monde entier, sont particulièrement diversifiées dans les régions intertropicales pluvieuses.

Cette famille est caractérisée par :

1. *l'absence d'albumen et donc de toutes réserves* – Les graines très nombreuses et très petites sont réduites à leur tégument mince, transparent, qui enveloppe un embryon non différencié.

L'absence d'albumen n'est pas due à une résorption mais au fait qu'après la double fécondation, le premier noyau d'albumen *ne se divise pas*. Cette particularité, comme le défaut de phytomélanines, sont vraisemblablement liées à la *symbiose* avec des champignons (*cf.* plus bas).

2. *des fleurs entomophiles très zygomorphes :*

- le tépale interne supérieur est transformé en un *labelle*;
- l'androcée est incomplet sur chacun des deux cycles (*cf.* plus loin);
- les étamines sont, de plus, réunies au style pour former un *gynostème*.

Les Orchidacées sont remarquables par *leur mode de vie*, très varié, ce qui entraîne des modifications importantes de leur appareil végétatif.

1. Du genre *Orchis*, qui, lui-même, rappelle que les tubercules de ces plante sont en forme de testicules (*orchis*, en latin).

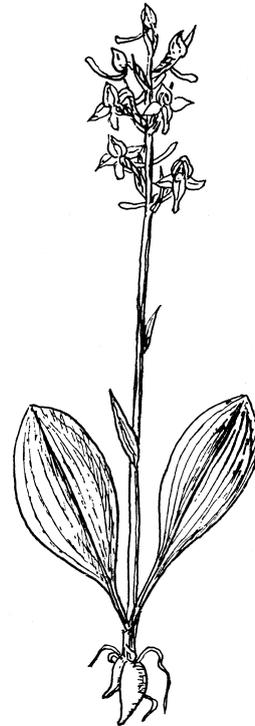


Fig. 66. *Platanthère* ou « *Orchis double-feuille* », port de la plante.

Appareil végétatif

Les Orchidacées sont herbacées, vivaces et mycorhiziennes.

Sous les climats chauds et humides, ce peut être des lianes herbacées à tige grêle, avec, sur chaque nœud, une ou deux racines adventives aériennes qui s'enroulent comme des vrilles (ex. : les Vanilliers) : mais le plus souvent, les Orchidacées vivent sur les arbres en *épiphytes* (dans les forêts tropicales pluvieuses où règne une obscurité permanente au niveau du sol ; c'est leur seule chance de voir le soleil) et sont pourvues de *racines aériennes* généralement chlorophylliennes, tantôt pendantes, tantôt appliquées sur l'arbre-hôte. *Ces racines n'ont pas de poils absorbants* : à leur place, pour absorber l'eau des pluies et de l'atmosphère, se développe un *voile*, lisse et nacré, formé de plusieurs couches de cellules mortes (souvent garnies d'épaississements spiralés). Ce voile agit comme une véritable éponge.

Sous nos climats, ce sont toujours des plantes terrestres vivaces par un *rhizome sympodique*. Chez le Listère, l'on a l'aspect classique du rhizome, avec ses nombreuses racines adventives grêles. Chez les Orchis et les Ophrys, les pousses rhizomateuses sont *extrêmement courtes*, pratiquement nulles, mais chacune d'elles se garnit d'un *pseudotubercule*, formé par un faisceau de racines adventives tubérisées, soudées entre elles, soit incomplètement

(pseudotubercule digité), soit complètement (pseudotubercule simple) et gorgées de réserves amylacées (le salep des orientaux est comestible).

Mycorhiziennes, les Orchidacées vivent *en symbiose* à plusieurs stades de leur développement avec des champignons du groupe des Basidiomycètes (*Tulasnella...*) dont la forme mycélienne est appelée *Rhizoctonia*.

Dans les conditions naturelles, les graines à embryon rudimentaire des Orchidacées *ne germent que si ce dernier est au préalable envahi par le mycélium* des *Rhizoctonia*.

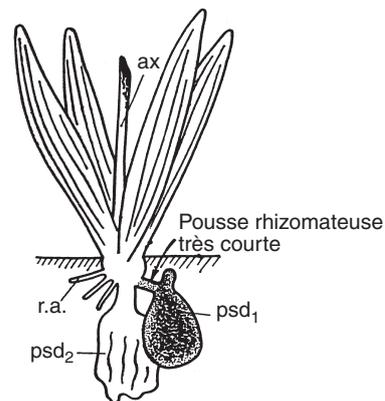
Ce mode de germination particulier et la lenteur du processus expliquent le prix qu'atteignaient, autrefois, les Orchidacées exotiques. En effet, en dehors du fait que beaucoup doivent être cultivées en serre chaude, très peu d'horticulteurs connaissaient le *secret* de la culture des Orchidacées : lors de la germination, introduire un peu de terre dans laquelle avait poussé un précédent pied.

En fait, les *Rhizoctonia pallient l'absence de réserves des graines* : on peut faire germer des Orchidacées sur des milieux synthétiques stériles – en l'absence de *Rhizoctonia* – pourvu que ces milieux soient riches en sucre et en sels minéraux. C'est ainsi qu'opèrent les horticulteurs¹.

Les *Rhizoctonia* sont également nécessaires pour le développement des pousses successives.

Un des cas les plus nets est celui des Orchidacées à pseudo-tubercules, type *Orchis* et *Ophrys*. Ce n'est que lorsque les racines adventives libres du nouveau pseudo-tubercule sont infestées par les *Rhizoctonia* que se développe la pousse qui donnera le pseudo-tubercule de l'année suivante. Cette infestation se produit lorsque l'ancien tubercule, complètement vidé de ses réserves, pourrit et meurt : les *Rhizoctonia* migrent alors vers les racines saines (fig. 67).

Fig. 67. Mécanisme du développement chez les Orchidacées à pseudo-tubercules : *ax*, axe desséché de l'inflorescence au centre de la pousse aérienne et florifère de l'année; *psd₁*, pseudotubercule se gorgeant de réserves après la floraison et qui servira à la floraison de l'année suivante, *psd₂*; *r. a.*, racines adventives libres envahies par un champignon (mycorhize).



1. La technique moderne de micropropagation des Orchidacées consiste à faire des cultures *in vitro* des méristèmes, lesquels engendrent des bourgeons capables de s'enraciner et de redonner des plantes entières.

Exceptionnellement, l'orchidée ne synthétise plus de chlorophylle (les feuilles sont réduites à des écailles) et vit en parasite sur le champignon qui lui apporte des photosynthétats prélevés sur les arbres voisins : c'est le cas de la Néottie « Nid d'oiseau » (les racines du rhizome, enchevêtrées et légèrement tubérisées par la présence du champignon, simulent un nid d'oiseau).

Appareil reproducteur

Les fleurs

Presque toujours disposées en grappe ou en épi (parfois solitaires; ex. : Sabot de Vénus) les fleurs sont remarquables par leur forte entomophilie; elles attirent les insectes, voire les oiseaux, par leur couleur, leur parfum et leur nectar (de nombreux genres possèdent un éperon nectarifère différencié sur le labelle).

Elles comprennent (fig. 68 et 69) :

1. **Un périanthe de six (3 + 3) tépales pétaloïdes.** Le tépale interne supérieur est presque toujours converti en un **labelle**. Ce dernier est très différent des autres pièces périanthaires et, souvent, de forme compliquée; il comporte souvent à sa base une bosse (ex. : Ophrys) ou un éperon nectarifère (ex. : Orchis). Sa forme et sa coloration, caractéristiques, sont sans cesse évoquées pour la détermination des genres et des espèces.

Par sa forme, sa couleur, son parfum ou ses phéromones femelles, le labelle joue ainsi un *rôle attractif* pour les insectes (« l'appareil d'affichage ») mais – de plus – l'évolution lui fait jouer le rôle d'« *aire d'atterrissage* ». Primitivement, cette pièce est en haut de la fleur, donc impropre à fournir à l'insecte une plate-forme lui permettant de *visiter l'intérieur de la fleur*, où se trouvent pollen et stigmate à féconder. Aussi la fleur se tord sur elle-même de 180° :

— soit, le plus souvent, par torsion du pédicelle;

— soit, plus rarement, par torsion de l'ovaire : c'est le cas des Ophrys et des Orchis¹ dont les fleurs sont sessiles.

C'est la *résupination* : le labelle est devenu, en apparence, *inférieur*.

On trouve peu d'exceptions à cette règle : c'est le cas d'espèces malgaches pollinisées par des papillons de nuit qui aspirent le nectar, en vol, sans se poser; chez d'autres, l'évolution est poussée trop loin : au lieu d'une torsion de 180°, il s'est produit une rotation de 360° et le labelle est à nouveau supérieur!

2. **L'androcée est réduit aux trois étamines inférieures** (fig. 69) (mais du fait de la résupination, elles sont, en apparence supérieures), c'est-à-dire à l'étamine inférieure du rang externe et aux deux étamines inférieures internes. Les autres sont tout à fait virtuelles² (fusionnées au labelle?) ou représentées par des lobes ou par des glandes odorantes, d'interprétation discutable.

1. Dans ce cas, l'ovaire se remet droit après la fécondation, lors de sa transformation en fruit.

2. Quelques espèces archaïques ont encore 4 ou 5 étamines.

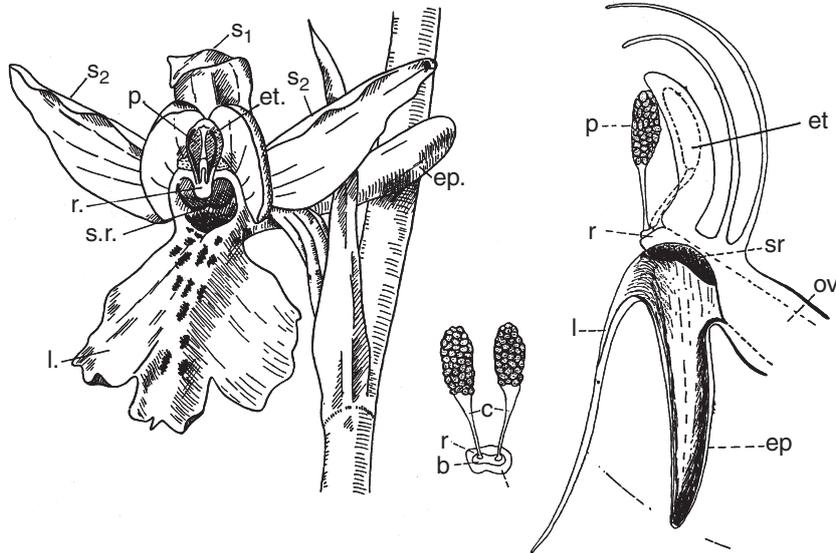


Fig. 68. Fleur d'Orchis. À gauche, une fleur vue de face; à droite, la même fleur, en coupe longitudinale; au centre, un détail de l'étamine - *s1*, tépale supérieur formant avec deux autres tépales le casque; *s2*, tépales latéraux formant deux ailes; *l*, labelle correspondant au limbe du troisième tépale; *ep*, éperon de ce pétale; *r*, correspondant à la partie supérieure de l'ovaire sur laquelle est soudée l'étamine unique, *et*; *sr*, surface réceptive du pistil. Même légende pour le dessin de droite, sur lequel on voit mieux le rostellum, l'étamine et les masses polliniques situées en avant de celle-ci. Le pollen est aggloméré en deux pollinies, *p*, chacune correspondant au contenu d'un sac pollinique; dans la fleur jeune ces pollinies sont disposées à l'intérieur des tissus de l'étamine, suivant le pointillé indiqué sur la figure de droite. Chacune d'elles porte à sa base un appendice ou caudicule, *c*, qui s'insère par un renflement glutineux dans une fossette du rostellum dite bursicule, *b*, ce qui est représenté au centre; *ov*, ovaire.

Chez les espèces les plus primitives, les trois étamines sont encore toutes trois fertiles et le pollen est normal.

— Chez le *Sabot de Vénus* et les genres voisins, les deux étamines latérales sont seules fertiles; le pollen est toujours normal. Quant à l'étamine inférieure, elle est réduite à une lame stérile appelée *staminode*.

— Chez les *Orchis*, les *Ophrys* et la plupart des autres espèces, donc dans le cas général, c'est au contraire l'étamine inférieure qui est la seule fertile. Les latérales sont réduites à des *staminodes* qui souvent se différencient en une petite cavité (la *bursicule*) laquelle secrète une pelote visqueuse ou *rétinacle* dont nous verrons le rôle en étudiant les particularités du pollen des Orchidacées.

De plus étamines et staminodes sont réunis, par leur filet, au style avec lequel ils forment un gynostème.

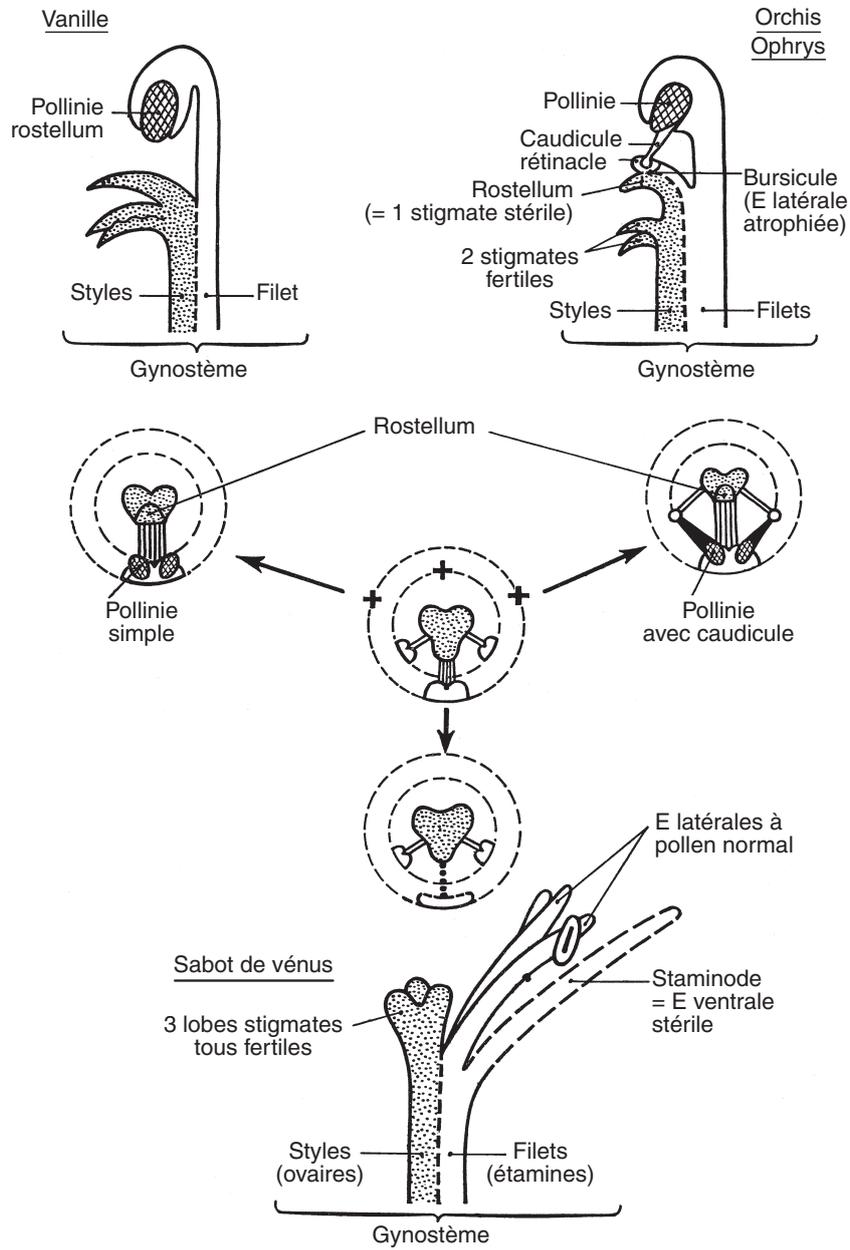


Fig. 69. Le gynostème chez les Orchidacées.

3. **Le gynécée** comprend trois carpelles formant un ovaire uniloculaire¹. De plus :

- le style est soudé aux filets des étamines (gynostème);
- les trois stigmates sont réceptifs chez les espèces les moins évoluées (groupe du Sabot de Vénus);
- chez les plus perfectionnées, le stigmate situé sous l'unique étamine se rabat vers l'avant et devient stérile : ce stigmate modifié ou *rostellum*² s'interpose ainsi entre l'étamine et les stigmates réceptifs : la *pollinisation directe est rendue impossible*.

Un cas célèbre est celui de la Vanille où le *rostellum* est très rabattu sur les stigmates. Chez cette plante, l'intervention d'un insecte est indispensable : généralement une abeille du genre *Mélipone*. La pollinisation ne se fait que dans les contrées où l'insecte existe (Mexique, Guyane). Ailleurs, si l'on cultive les Vanilliers, il faut polliniser leurs stigmates à la main.

4. **Le pollen** est formé de grains séparés (espèces primitives et Sabots de Vénus) ou bien (espèces à une seule étamine) :

- réuni en tétrades (Néottie);
- ou aggloméré en masses plus volumineuses appelées *pollinies*. Leur consistance est variable : granuleuse, cireuse ou gluante. C'est le cas de la plupart des Orchidacées.

L'intérêt des *pollinies* est de réaliser un transport groupé. Cela est rendu d'autant plus nécessaire que le nombre des ovules dans chaque ovaire est ici très élevé.

Chez quelques espèces, les *pollinies* – au nombre de deux, quatre, six ou huit – sont des masses globuleuses libres (ex. : les deux *pollinies* du Vanillier). Mais généralement ces *pollinies* sont au nombre de 2 (une par loge) et plus complexes, en forme de massue; chacune d'elles possède un pédicelle gommeux, le *caudicule*³, qui la rattache au *rostellum* par l'intermédiaire d'une masse gélatifiée, gluante, le *rétinacle*⁴ sécrété par les bursicules (qui sont, nous l'avons vu, des étamines latérales modifiées).

Quand un insecte visite la fleur, son front butte sur le *rostellum* et par suite sur les *rétinacles* des deux *pollinies* qui se collent à lui. De la sorte, il transporte les *pollinies* aux autres fleurs, ce qui assure une *pollinisation croisée*⁵.

Le fruit

Le fruit est une capsule à trois valves, délimitées par six fentes (deux par carpelle) situées de part et d'autre des placentas (fig. 70). On dit qu'on a une déhiscence *paraplacentaire*.

1. Chez les espèces les plus primitives, l'ovaire est encore trilobulaire.

2. Du latin *rostellum*, petit bec.

3. Du latin *cauda*, queue.

4. Du latin *retinaculum*, qui attache.

5. Cette pollinisation croisée est d'ailleurs parfois mise en défaut; ainsi, chez les *Orchis*, si aucun insecte n'a visité la fleur, les *pollinies* demeurent en place. En fanant le *caudicule* perd sa rigidité et tout en restant fixées au *rostellum* par leur *rétinacle*, les *pollinies* tombent sur les stigmates.

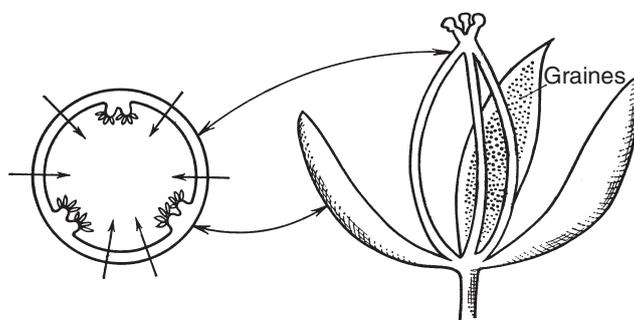


Fig. 70. Déhiscence paraplacentaire de la capsule d'Orchidacées; les fentes de déhiscence situées de part et d'autre de la ligne de suture des carpelles, au nombre de six, isolent un cadre formé par les nervures médianes des 3 carpelles; il se forme 3 valves portant de très nombreuses et très petites graines (à gauche, coupe transversale du fruit avant déhiscence; à droite la déhiscence de la capsule). Chez la Vanille, deux des six fentes de déhiscence fonctionnent : les deux valves résultant simulent une gousse.

Dans tous les cas, cette capsule émet des graines *extrêmement nombreuses*, mais très petites : nous en avons étudié la structure et la germination.

Principales plantes

Nous citerons :

- les Orchis, à éperon nectarifère;
- les Ophrys dont la fleur prend l'aspect d'un insecte d'où leur nom d'Ophrys mouche, -abeille ou -bourdon. Il s'agit d'un véritable mimétisme permettant d'assurer avec une très grande efficacité la pollinisation croisée : la fleur par ses couleurs, ses phéromones et sa pilosité leurre le mâle qui la prend pour une véritable femelle de son espèce;
- le Listère à feuilles ovales, qui avec les deux précédents est rencontré le plus fréquemment dans la région parisienne;
- le Vanillier utilisé pour ses « gousses »;
- les Sabot de Vénus, dont la seule espèce française est menacée par le vandalisme et protégée spécialement. *Toutes les Orchidées du monde sont protégées : elle figurent au moins sur l'Annexe II de la CITES. (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora – Convention internationale sur le commerce des espèces animales et végétales)*

Les Cattleyas, ainsi que de nombreuses autres Orchidacées, sont cultivées.

Les Orchidacées, famille récente à l'échelle géologique; continue d'évoluer sous nos yeux. Par exemple, chez les différents Orchis se cotoyant dans une même station, l'hybridation entre espèces peut conduire à des hybrides stables.

ASPARAGACÉES¹ (ASPARAGALES)

Cette famille remarquable par son appareil végétatif, est parfois décomposée en cinq familles, Asparagacées (Asperges) Agavacées (Agaves, Yuccas), Convallariacées (Muguet, Sceau de Salomon), Hyacinthacées (Jacinthe, Muscari, Scille) et Ruscacées (Fragon ou Petit houx et Dragonniers).

Appareil végétatif

Les Asparagacées sont des plantes généralement vivaces mais il existe également quelques formes « *arborescentes* », elles croissent alors dans les *pays chauds* et sont souvent limitées à certaines régions auxquelles elles donnent un caractère spécial; comme les Yuccas des déserts du Mexique et du sud des Etats-Unis ou les Dragonniers des îles Canaries, vieux de plusieurs centaines d'années, aux troncs pouvant atteindre de 5 mètres de large. Nous avons vu précédemment le mécanisme de cet accroissement de diamètre (fig. 59).

Les Asparagacées herbacées sont souvent rhizomateuses : le rhizome du Sceau de Salomon (fig. 71) est formé, tout comme le bulbe de Lis, de plusieurs pousses annuelles successives. Les Jacinthes, Muscaris, Scilles sont des espèces à bulbes tuniqueés (fig. 73).

Les feuilles portées par les rhizomes sont rudimentaires, réduites à des écailles et dépourvues de chlorophylle. *En réalité*, lorsque le rhizome est jeune, il porte également des feuilles aériennes complètes, qui sortent de terre pour s'épanouir : en effet, ces feuilles vertes sont nécessaires à son alimentation carbonée. Devenue adulte, la plante fleurit et la pousse florifère porte *de nombreuses feuilles vertes à la base*; celles-ci suffisent à alimenter le rhizome et même à mettre en réserve les substances nécessaires à la croissance de la pousse suivante : *le rhizome ne porte plus que des écailles*. Chez le Sceau de Salomon, le Muguet il n'y a qu'une seule pousse florifère par an et, plus rarement, plusieurs (cas de l'Asperge où un seul pied donne, par an, plusieurs jeunes pousses comestibles : les asperges). Exceptionnellement, la pousse florifère devient ligneuse et persiste plusieurs années (Petit houx).

Chez le Petit houx (fig. 72) et l'Asperge, les rameaux peuvent s'aplatir et simuler des « fausses feuilles » : ce sont des *cladodes* (du grec *klados*, rameau) et les vraies feuilles – alors sans utilité – disparaissent.

Ces « fausses feuilles » portent des fleurs, ce qui est la preuve que ce ne sont pas de vraies feuilles. En fait, chez ces espèces, la partie aérienne « cladodisée » n'est constituée que par l'inflorescence ce qui explique sa ramification (les axes végétatifs dressés des Monocots ne sont pas ramifiés).

1. Du grec, *sparassein*, déchirer; quelques espèces ont des épines.

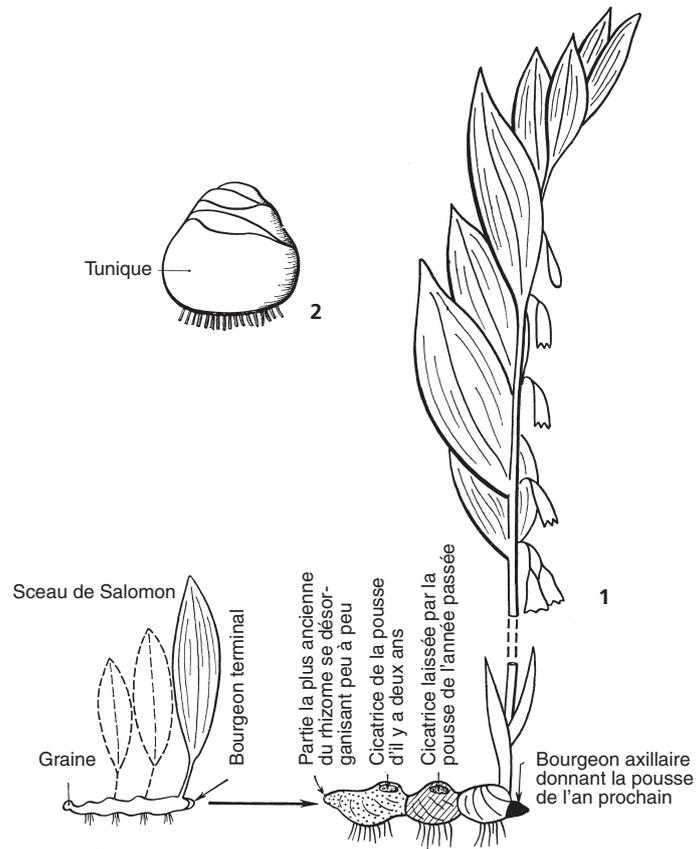


Fig. 71. En 1, Sceau de Salomon : rhizome sympodique. En 2, Jacinthe, bulbe tuniqué.

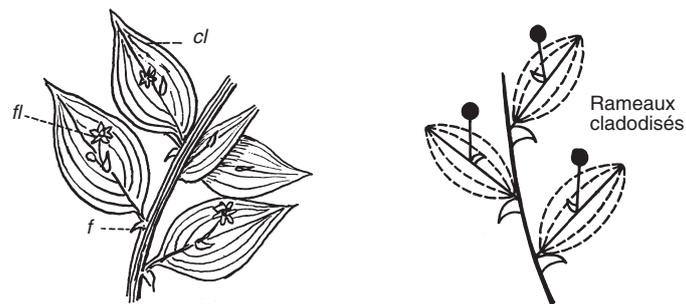


Fig. 72. Cladodes de Petit Houx; *cl*, cladodes; *f*, bractées axillant les rameaux cladodisés; *fl*, fleurs dont le pédicelle est lui-même axilé par une bractée; à droite, schéma théorique de l'inflorescence.

Appareil reproducteur

Les fleurs plus petites que chez les Liliacées, à tépales pouvant se souder en un tube plus ou moins long (Jacinthe, Sceau de Salomon, Muguet), sont souvent réunies en grappes à l'aisselle des feuilles ou en inflorescences plus complexes (Yuccas, Agaves); elles sont blanches pour les plus grandes (Muguet, Sceau de Salomon, Yucca), bleues en forme campanulée, en cloche, ou urcéolée, en grelot (les Jacinthes et alliées) ou verdâtres et assez petites (Dragonniers, Petit houx). On note aussi parfois une évolution de la trimérie vers la tétramérie chez la Parisette ($4 P + 4 T + 4+4 E + 4 C$) et vers la diécie (Asperge, Petit houx).

L'ovaire est en général supère (infère chez les Agavacées). Le fruit de type capsule évolue vers la baie chez de nombreux genres.

Utilisations

On utilise en pharmacie les fleurs de Muguet (tonicardiaque) et les rhizomes de Petit houx.

Les Asperges comportent une espèce alimentaire et des espèces ornementales (Asparagus des fleuristes). Le Muguet, symbole du 1^{er} mai, les Jacinthes, Scilles et Muscaris sont horticoles.

Les Agaves (300 espèces) et les Yuccas, tous deux originaires des régions sèches de l'Amérique sont fréquemment plantés en ornement. Le Sisal est une espèce d'Agave riche en fibres textiles (cordages, nattes...) et la fermentation des feuilles d'Agave produit la Tequila.

*

Les *Alliacées* (1 100 espèces) comportent notamment les Amaryllis, Narcisses, Jonquilles. Le genre Ail est le plus important. Ce sont des plantes vivaces bulbeuses comme les Liliacées. Chez les Ails, les bulbes, de vivaces (Poireau, Ciboulette), peuvent devenir *bisannuels* (Oignon, qui « monte » à fleurs seulement la deuxième année) ou *annuels* (Ail cultivé, fig. 73 à droite, Échalote). Généralement cette évolution régressive est compensée par des phénomènes de multiplication végétative : bulbilles (au niveau de l'inflorescence), caïeux assurant la survie de l'espèce. C'est le cas de l'Ail où les bourgeons axillaires du bulbe se transforment en caïeux, ici appelés « gousses », tandis que les tuniques du bulbe originel se dessèchent. L'ensemble forme la « tête d'ail ».

L'inflorescence en *ombelle* simple, est enfermée d'abord dans une *spathe*. L'ovaire est *infère* sauf chez les Ails et se transforme en capsule. Les Ails sont alimentaires : Ails (Ail, Oignon, Poireau, Ciboule, Échalote...), les Narcisses, Jonquilles, Perce-neige et Amaryllis sont utilisés en ornement (Narcisses, Amaryllis...).

Les *Xanthorrhacées* (900 espèces) réunissent des espèces à rhizomes (Asphodèles) ou plus ou moins « arbustives », à formations secondaires extrafasciculaires comme chez les Yuccas et les Dragonniers. Les Xanthorrhées, à tige unique, dressent leur silhouette souvent calcinée¹ par les incendies dans la brousse australiennes (les Asphodèles sont également des pyrophytes en Méditerranée). Les Aloès (*Aloe* en latin) sont aussi des végétaux à faciès particulier : ce sont d'arbustes à feuilles grasses, caractéristiques des

1. D'où leur surnom de « blackboys » donné par les Australiens.

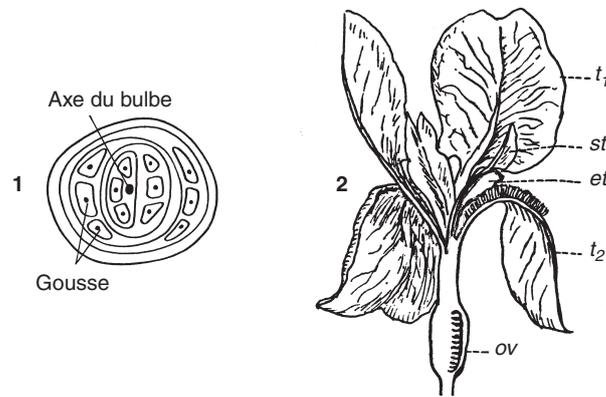


Fig. 73. En 1, Alliacées : bulbe d'ail, mettant en évidence les caïeux appelés gousse. En 2, Iridacées : coupe longitudinale de la fleur de l'Iris; t_1 , tépale interne dressé; t_2 , tépale externe rabattu et couvert d'une bande de poils jaunes collectant le pollen de l'étamine; et , placée juste au-dessus; sf , stigmate prolongé par une lame colorée obligeant l'insecte à la recherche du nectar à se barbouiller du pollen tombé sur la bande de poils, qu'il transportera ainsi sur le stigmate d'une autre fleur; la pollinisation est croisée; ov , ovaire infère.

brousses sud-africaines. On utilise en pharmacie le suc de divers Aloès (purgatif). La Scille maritime (*Drimia maritima*) est une Xanthorrhoeacée méditerranéenne utilisé comme diurétique (et raticide pour la variété rouge).

Les *Iridacées* (1 800 espèces dont les Iris, les Crocus, le Safran ou *Crocus sativus*) présentent un androcée limité par la perte du verticille interne d'étamines et l'apparition d'une légère zygomorphie chez certains genres (Glaïeuls, fig. 73-2); l'ovaire est infère. Ces caractères rappellent les Orchidacées.

| COMMÉLINIDÉES

Cet ensemble, d'environ 21 000 espèces, est caractérisé par un marqueur chimique, l'acide férulique, présent au niveau de la paroi pecto-cellulosique, des vaisseaux parfaits (alors que ces derniers sont absents ou présentent des ponctuations scalariformes chez les liliidées).

Les Commélinidées réunissent les Arécales, les Commélinales, les Poales et les Zingibérales, ordres qui ont diversement évolué en fonction de leur environnement.

Les Arécacées ou Palmiers (**Arécales**), apparus dès le Crétacé supérieur ont conquis les régions chaudes, humides et venteuses (ils résistent particulièrement bien aux cyclones), ce qui explique qu'on les rencontre dans les îles, les bords de mer, ainsi que dans les régions chaudes dépourvues de forêts denses : ils sont une des caractéristiques des paysages tropicaux (*cf.* ci-dessous).

Chez les **Commélinales** et les **Poales** on assiste à une adaptation progressive à la *pollinisation par le vent*. Ce sont des herbes occupant souvent de vastes espaces, à feuilles étroites et engainantes.

Chez les *Commelinacées*, famille tropicale encore peu évoluée, la pollinisation est encore assurée par les insectes, mais il n'y a pas de nectaires. Puis, progressivement, chez toute une série de petites familles tropicales, *les fleurs se réduisent tout en se regroupant* en inflorescence contractée : finalement, le périanthe est réduit à des pièces écailleuses chez les Cypéracées (*cf.* ci-dessous) et Poacées (*idem*), familles cosmopolites surévoluées, adaptées aussi bien aux régions chaudes que froides.

Les **Zingibérales** sont de grandes herbacées tropicales (environ 3 800 espèces) adaptées aux régions humides et généralement peu venteuses. Cette adaptation permet la réalisation de plantes herbacées à port arborescent et à grandes feuilles comme les Bananiers.

ARÉCACÉES OU PALMIERS (ARÉCALES) _____

Avec plus de 3 000 espèces, c'est une des plus importantes familles de Monocots.

Bien que fondamentalement de structure herbacée (p. 87), ils ont développé un port arborescent grâce à des astuces diverses (multiplication des faisceaux conducteurs de sève; tissus de remplissage pouvant présenter la dureté de l'acier...) qui permettent une structure de «tronc» appelée stipe. Toutefois l'absence d'écorce protectrice les rend sensibles au gel et, à quelques exceptions près, les Palmiers ne dépassent pas le 44 degré de latitude Nord.

La protection des fleurs d'une même inflorescence est réalisée par une *spathe* (fig. 74). Les nombreuses fleurs ainsi protégées se simplifient : les tépales sont souvent réduits à des écailles et les fleurs généralement unisexuées. La pollinisation est le plus souvent anémophile.



Fig. 74. Arécacées. À droite, port avec stipe; à gauche : spathe ligneuse enveloppant le spadice ramifié.

De façon générale, deux des trois carpelles, uniovulés, avortent et le fruit est monosperme, ce qui peut s'expliquer par la grande densité des inflorescences.

À titre d'exemple citons : le Palmier dattier (dont le fruit est une baie monosperme), le Cocotier (dont le fruit, la noix de coco, est une drupe à enveloppe fibreuse), les Palmiers à huile, l'Aréquier dont le fruit ou noix d'arec, riche en arécoline, est utilisé en pharmacie. Les *Calamus* ou « Palmiers joncs », lianescents (les sièges et les meubles en rotin proviennent de *C. rotang*)...

POACÉES¹ OU GRAMINÉES (POALES)

Caractères généraux

C'est la famille du Blé, de l'Avoine, du Riz, du Maïs, des céréales² en général.

1. Du genre *Poa*, Pâturin. Selon les règles modernes de la nomenclature, le nom des taxons supérieurs doit être tiré d'un nom de genre mais l'usage du terme Graminées persiste.

2. À l'exception du Blé noir ou Sarrasin qui est une Polygonacée (cf. p. 196)

Cette famille, parmi toutes celles du règne végétal, *occupe une place à part*, non seulement par le nombre de ses espèces, 9 000 mais encore par son ubiquité, sa répartition et son intérêt humain, historique comme économique.

Sur des zones entières du globe, les Poacées constituent l'élément dominant de la flore : *prairie, savanne, steppe, pampa, jungle à bambous*; ajoutons-y les pelouses alpines, les rizières, les champs de céréales; sans conteste cette famille est la *première* par les espaces qu'elle couvre.

De plus, les Poacées fournissent les éléments indispensables à la nourriture des hommes, soit directement par leurs céréales, leurs espèces sucrières, soit indirectement par les espèces fourragères apportant, par le biais de l'animal, les protéines dont nous avons besoin.

C'est d'ailleurs l'invention de l'agriculture, quelque part sur les collines dominant la Mésopotamie, il y a environ 8 000 ans, qui permit aux populations dispersées et essentiellement nomades de l'homme paléolithique de parvenir aux groupements sédentaires et denses du néolithique, c'est-à-dire finalement à la civilisation.

Le Prix Nobel de la Paix attribué en 1970 pour la première fois à un scientifique, l'agronome Norman Ernest Borlaug pour ses travaux sur la sélection de nouvelles races de Blé à haut rendement, traduit l'importance considérable des graminées dans la vie des hommes de tous les temps. Les travaux de Borlaug, étendus à d'autres céréales (Riz, Maïs...) ont modifié les données du problème alimentaire de nombreux pays en voie de développement (Mexique, Inde, Pakistan...) et furent à la base d'une véritable mutation agricole appelée « révolution verte ».

Dans l'avenir, l'obtention de symbiose procaryotes fixateurs d'azote-céréales ou encore le transfert de l'opéron « nif » responsable de la fixation de N₂ dans le génome des Poacées permettraient de nouveaux progrès dans le domaine alimentaire.

En ce qui concerne le métabolisme du carbone, les Poacées sont la famille qui, de loin, possède le plus d'espèces dites en C₄ (*cf. Biochimie végétale*, p. 144).

Ces *espèces*, qui différencient deux types de chloroplastes, fixent le CO₂ avec un rendement 4 à 5 fois supérieur à la moyenne. La plupart des céréales tropicales (Maïs, Sorgho, Mil...) et la Canne à sucre appartiennent à ce type.

Sous l'angle plus strictement botanique, cette famille – très évoluée – est *remarquable par l'extrême spécialisation de tous ses organes*; spécialisation de l'appareil végétatif caractérisé par le chaume; spécialisation de l'inflorescence et de la fleur, tout à fait typique; spécialisation du fruit et de l'embryon.

Il en résulte qu'une Poacée ne ressemble à rien d'autre et se reconnaît facilement, mais qu'inversement rien ne ressemble plus à une Poacée qu'une autre Poacée : les botanistes débutants le savent bien !

Appareil végétatif

— Les Poacées sont des plantes herbacées et généralement de faible dimension :

- annuelles, celles-ci sont pourvues de *nombreuses racines*, dites fasciculées vu leur forme en faisceaux, qui prennent naissance à la base de la tige (ex. : Blé);
- vivaces, elles présentent une souche ou un rhizome qui, souvent, se ramifie¹ et, chaque année, donne naissance à de nouvelles tiges aériennes (ex. : Chiendent).

— La tige porte le nom de *chaume*; elle est *creuse et cylindrique*; sa cavité est interrompue régulièrement, au niveau des nœuds, par des *diaphragmes*. La tige présente cependant à l'état jeune, une moelle formée d'un tissu lâche. Dans quelques genres, cette moelle persiste et s'accroît en même temps que la tige s'agrandit : c'est le cas de la Canne à sucre où elle est sucrée.

La partie végétative du chaume se ramifie fréquemment à la base. Cette « ramification » résulte d'un mécanisme de multiplication végétative : au niveau des nœuds, au contact du sol, apparaissent des bourgeons et des racines engendrant un nouvel axe feuillé. Ce phénomène est très marqué chez les espèces gazonnantes; chez les céréales, on en accroît encore l'importance par le roulage. Au-dessus de chaque nœud se trouve un méristème dit intercalaire qui assure la montaison des chaumes, précèdent l'épiaison et permet également aux tiges versées par la pluie ou piétinées de se redresser.

Les chaumes, généralement de taille réduite, prennent une particulière importance chez les Bambous.

Les feuilles sont distiques (fig. 79), c'est-à-dire qu'elles s'insèrent suivant deux génératrices opposées. Elles naissent de toute la circonférence des nœuds et forment à leur base une lame *fendue en avant*, c'est-à-dire que les bords ne se soudent pas l'un à l'autre.

À la jonction du faux limbe rubanné et de la gaine, se différencie une ligule, petite expansion membraneuse qui empêche la pluie de pénétrer dans la gaine. Chez les Bambous, un faux pétiole s'individualise.

Chez les espèces prairiales les feuilles conservent, à la base du faux limbe, une zone méristématique qui leur permet de repousser après avoir été broutées (ou tondues!).

Appareil reproducteur

Inflorescence

L'inflorescence élémentaire des Poacées est *l'épillet*.

L'épillet comprend un axe très court (fig. 75) :

— protégé à sa base par deux bractées ou feuilles modifiées, les *glumes* (ex. : la « balle d'avoine »). Celles-ci sont de taille inégale : l'une est dite inférieure, l'autre supérieure;

1. Dès lors que les axes ne sont plus aériens (*cf.* fig. 88) mais portés par le sol, les ramifications sont mécaniquement possibles.

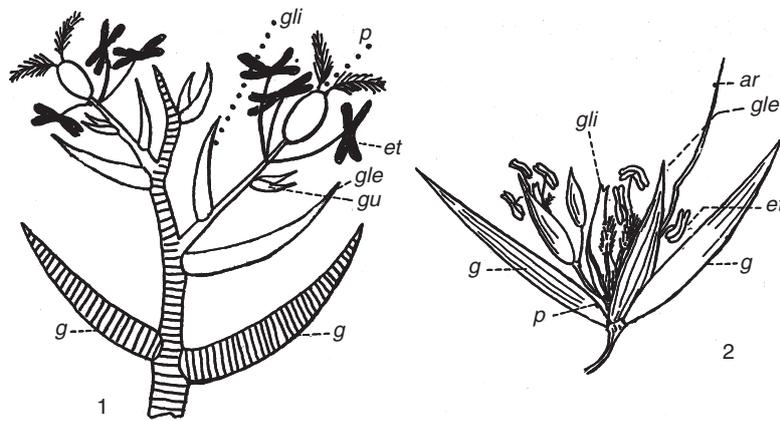


Fig. 75. En 1, schéma d'un épillet (la longueur des pédicelles et des pédoncules a été exagérée pour mieux montrer les rapports existant entre les différentes bractées); *g*, glumes; *gli*, glumelle interne; *gle*, glumelle externe; *gu*, glumellules; *p*, pistil surmonté de ses deux stigmates plumeux; *et*, étamines. – En 2, épillet triflore de l'Avoine (deux fleurs seulement sont fertiles). Comparer avec le schéma théorique en 1 (*ar*, arêtes).

— sur son axe sont insérées les fleurs, en nombre variable, de 1 à 15 selon les espèces; chaque fleur est, en outre, entourée de deux bractées, les *glumelles*.

L'inflorescence des Poacées présente *deux types bien tranchés* (fig. 76) :

— *dans l'un*, les épillets sont sessiles et directement portés sur un axe commun¹ : ils sont alors groupés en *épi*, insérés en nombre variable sur les « dents » de l'axe ou *rachis*, d'où le terme abusif « d'épi » donné à l'ensemble. Chez l'Orge, les épillets sont groupés par 3 sur chaque dent; chez le Blé et le Seigle, ils sont solitaires.

— *dans l'autre* (le plus fréquent) ils sont *pédicellés et portés par des pédoncules ramifiés à plusieurs degrés* (grappe, cyme...) formant une *grappe composée* à laquelle on donne le nom de *panicule* (ex. : Avoine)

La fleur

Chaque fleur (fig. 75), toujours de dimension très réduite, est entourée de deux bractées (ou feuilles modifiées) :

— *une glumelle externe dite inférieure*, en forme de carène et qui recouvre entièrement la fleur. Elle présente une nervure médiane qui se prolonge fréquemment en une arête (glumelle aristée);

1. La bractée qui devrait axiller l'épillet est très rarement marquée (ex. : Maïs).



Fig. 76. Inflorescences de Poacées. À gauche « épi » (épi d'épillets) de Blé; à droite panicule d'Avoine.

— une *glumelle interne dite supérieure*. Elle ne possède pas de nervure médiane, mais deux nervures latérales, qui lui confèrent une forme bicarénée. Plus réduite que la glumelle inférieure, elle tend à avorter.

Viennent ensuite :

— deux petites pièces, les *glumellules*, qui en se gonflant, lors de l'épanouissement de la fleur, contribuent à écarter les glumelles, ce qui permet la sortie des anthères et des stigmates;

— un *verticille de trois étamines* dont les filets s'allongent fortement quand le pollen approche de la maturité. Les filets passent ainsi entre les deux glumelles et font pendre à l'extérieur de l'épillet, les anthères qui sont *médifixes*¹. La position des anthères et le fait qu'elles oscillent aisément à l'extrémité du filet facilitent l'entraînement du pollen par les courants atmosphériques. La pollinisation, *anémophile*, se prête parfaitement à la fécondation d'individus dont les espèces couvrent de vastes étendues (prairies, steppes...); l'abondance du pollen des graminées est à l'origine d'allergies de type « rhume des foins », fréquentes en juin, au moment de la floraison et de la fauche de nombreuses prairies;

— un *ovaire uniloculaire*, surmonté de deux stigmates plumeux qui retiennent aisément les grains de pollen, ne renfermant qu'un seul ovule.

La fleur ainsi décrite est bien singulière : elle porte la marque d'une spécialisation poussée (notamment due à l'anémogamie). On peut cependant la ramener au type classique des Monocots :

$$(3+3) T + (3+3) E + 3 C$$

En effet :

— La structure anatomique de l'ovaire uniloculaire montre que 3C le constituent (cela se décèle par le nombre des faisceaux cribro-vasculaires), d'ailleurs les Bambous ont trois stigmates.

1. Le filet de l'étamine s'insère dans ce cas sur le dos de l'anthère, en son milieu.

— Chez les Bambous, le Riz, il y a deux verticilles d'étamines, donc bien (3+3) E.

— Les deux glumellules représentent le verticille interne du périanthe. De plus toujours chez les Bambous qui sont des Poacées primitives, on trouve trois glumellules.

— Le verticille externe du périanthe est représenté par les glumelles primitivement au nombre de trois. La glumelle inférieure est demeurée isolée, tandis que les deux autres glumelles se sont soudées pour donner la glumelle supérieure, qui effectivement possède deux nervures. L'étude des homologues des gènes MADS de l'Arabette confirme cette interprétation (cf. p. 65).

Le fruit et la graine

Le fruit des Poacées est typique : c'est un *caryopse*, c'est-à-dire un akène dont l'enveloppe est intimement soudée au tégument de la graine¹.

La graine contient un *albumen amylicé* très abondant (broyé, il donne la farine) et limité extérieurement par une assise à gluten (de nature protéique).

L'*embryon* (fig. 77) est situé sur le côté et non au centre de la graine, comme il l'est en général; il est dit « *extraire* ».

On y retrouve les parties fondamentales de l'*embryon* des Monocots mais ici très modifiées :

— Le point végétatif est un véritable bourgeon contenant plusieurs feuilles. La première feuille forme un étui pratiquement clos, ouvert au sommet par une petite fente, c'est le coléoptile, bien connu des physiologistes et à l'origine de la découverte des substances de croissance du groupe de l'*auxine*. La deuxième, la troisième et la quatrième sont normales et réduites à l'état d'*ébauches* dans le bourgeon.

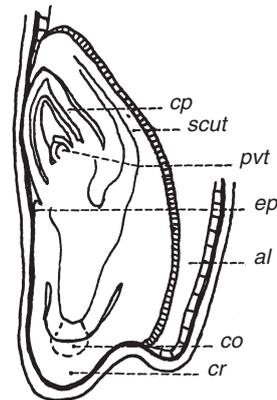


Fig. 77. Embryon des Poacées : cp, coléoptile; scut, scutellum; pvt, point végétatif; ep, épiblaste dépendance ventrale du scutellum; co, coiffe; cr, coléorhize; al, albumen; ag, assise à gluten.

1. Les glumelles adhèrent parfois également au péricarpe (ex. : Orge, Riz). On dit que les « grains sont vêtus ».

— La partie radulaire de l'embryon est également très modifiée. La véritable racine de l'embryon est devenue non fonctionnelle : elle se réduit à une sorte de capuchon, la coléorhize, qui entoure une racine adventive née sur la base de la tige et qui, physiologiquement, joue le rôle de la vraie racine.

Classification et plantes principales

Les Poacées sont très homogènes et leur division est basée sur des caractères trop particuliers pour en faire état ici¹.

Nous citerons :

1. **Les céréales alimentaires** : les Blé, Orge, Seigle chez lesquels les épillets s'insèrent directement sur l'axe de l'inflorescence.

Un débutant les confond souvent : chez l'Orge, il y a trois épillets par dent, mais ces épillets ne comptent qu'une fleur, chez le Blé et le Seigle, il n'y a qu'un épillet par dent, mais plusieurs fleurs par épillets (deux, chez le Seigle; 1, 2, 3, chez le Blé) ce qui donne dans tous les cas un aspect assez voisin. Pour voir s'il y a trois épillets de une fleur ou épillet de trois fleurs, il faut une certaine habitude et, si la fleur est petite, l'usage d'une loupe. Cela dit, un agriculteur, sans rien savoir de ces précisions botaniques, reconnaîtra facilement les céréales... à la couleur plus ou moins foncée des feuilles, à la forme générale de l'épi, étroit ou ventru...

L'Avoine a des épillets longuement pédicellés.

Le Sorgho et le Mil sont originaires d'Afrique; le Riz d'Asie; le Maïs, espèce à inflorescences unisexuées, de l'Amérique Centrale. Les pratiques culturales et le jeu de la sélection ont considérablement modifié l'épi femelle des Maïs, ou « panouille ».

À côté des céréales alimentaires, nous placerons la Canne à sucre, dont la moëlle du chaume est sucrée (sucre de canne, rhum).

2. Nous citerons également : les Bambous aux usages multiples [construction, meubles, aliment (jeunes pousses)]; le Stipa avec lequel on fait le papier d'alfa...

Enfin les Poacées constituent le fond des gazons, prairies, pâturages, alpages, steppes et savanes herbeuses.

En herborisation, on rencontre les Pâturins (*Poa*), les Bromes mous et stériles, le Dactyle, le Ray-grass, l'Avoine élevée, l'Orge des Rats, le Roseau...

3. En pharmacie, on utilise couramment les rhizomes de Chiendent pour leurs vertus dépuratives et la poudre des chaumes de bambous, riche en silice organique et reminéralisante.

1. Il est cependant intéressant de noter que tout un groupe a ses substances de réserves constituées de saccharose tandis que tout un autre est caractérisé par des fructosanes (polymères du fructose).

CYPÉRACÉES (POALES)

Les Cypéracées (4 000 espèces) sont la famille des Laïches (genre *Carex*, le plus nombreux en France avec 110 espèces) et des Souchets (genre *Cyperus*, nombreux sous les tropiques). Leur aspect est voisin de ceux des Poacées auxquels on les compare généralement (fig. 79). Il y a là un phénomène de *convergence* et non une filiation directe entre les deux groupes qui, au sein des Commélinidées, correspondent à deux voies évolutives différentes.

— Les Cypéracées ont dans l'ensemble un *port graminéoïde*.

— Les fleurs sont groupées en inflorescences qui ont l'*aspect d'épillets*; la pollinisation est *anémophile*.

— Ces fleurs sont également *nues ou à périanthe réduit* à des soies ou à des écailles (que l'on peut comparer aux glumellules), ou encore entourées d'un *utricule* (fig. 78), petite écaille en forme d'outre (que l'on peut comparer à une glumelle)

— De même il y a 3 E et 3 C; *l'ovaire est uniloculaire*; le fruit est sec et indéhiscent : c'est un *akène* et la *graine* qu'il contient possède un albumen riche en amidon.

Mais ces ressemblances sont trompeuses.

En regardant de plus près, on observe que les structures des Cypéracées sont proches du type monocotyloïde normal et qu'elles ne possèdent aucune des spécialisations des Poacées, telles que le chaume, l'épillet, le caryopse...

En effet :

— Les tiges ont la structure classique des Monocots.

— Les *feuilles* s'insèrent sur trois génératrices. Il s'ensuit que la tige a une section triangulaire. Ces feuilles ont, de plus, une gaine non fendue et sans ligule.

— Les *inflorescences*, improprement appelées «épillets», ont la structure classique de grappe très contractée, c'est-à-dire d'un épi.

— Les écailles, soies, ou utricules de certaines fleurs femelles s'interprètent comme dérivant du périanthe classique à (3+3) T.

— Le fruit a la structure classique d'un fruit sec indéhiscent, c'est un akène.

— L'embryon est typique des Monocots : petit, sans spécialisation particulière et situé au centre de la graine (embryon intraire).

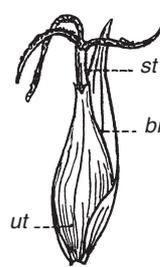


Fig. 78. Fleur femelle de *Carex* avec sa bractée, *br*; utricule, *ut* (st, stigmate).

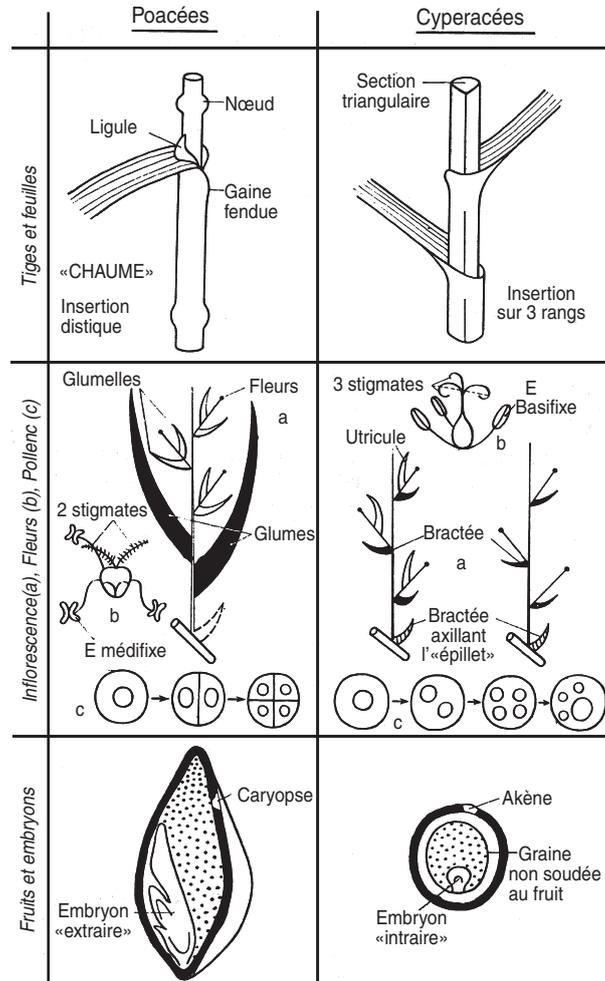


Fig. 79. Les Poacées et les Cyperacées. Tableau comparatif faisant ressortir les principales différences que l'on peut trouver entre ces deux familles – a, inflorescences; b, fleurs; c, différenciations des grains de pollen : simultanée à gauche et successive à droite.

Nous ajouterons accessoirement :

- que les étamines sont classiques, non médifixes;
- les fleurs (et par suite souvent les «épillets») sont devenues secondairement unisexuées, phénomène courant dès lors que le regroupement des fleurs en inflorescences entraîne leur réduction.

Nous avons donc bien une convergence. La morphologie comparée de ces deux familles vient de nous le montrer. Des caractères encore plus fins comme le mode de formation des grains de pollen (successif chez les Poacées, simultané chez les Cypéracées), ou celui de l'embryon (différent dans les deux cas) le montre également.

Les Cypéracées sont des plantes des lieux humides; leurs feuilles, riches en silice, sont coupantes et ne peuvent être consommées par le bétail; leurs fruits, bien qu'amylacés, sont trop petits pour servir de nourriture à l'homme : seuls les oiseaux les consomment.

Ainsi les Cypéracées n'ont pratiquement aucun intérêt économique (la Laïche des sables – *Carex arenaria* – sert à fixer les sols sablonneux; la tige du *Cyperus papyrus* servait à fabriquer le papier (d'où le nom) qu'utilisaient, dans l'Antiquité, Égyptiens, Grecs et Romains.

*

Les Joncs (*Joncacées*) et les Massettes (*Typhacées*) sont proches des Cypéracées ainsi que l'indiquent les caractères embryogéniques.

Les *Broméliacées* (**Poales**), avec 2 000 espèces originaires de l'Amérique tropicale, sont généralement épiphytes mais quelques espèces sont terrestres comme l'Ananas, dont la pharmacie utilise les tiges dans les régimes amaigrissants; son fruit est en fait une *infrutescence* : il correspond aux baies de l'inflorescence soudées entre elles, à leurs bractées et à l'axe central.

Dans l'ordre des **Commélinales**, citons – les *Commélinacées*, famille tropicale d'environ 600 espèces dont certaines sont cultivées comme plantes d'ornement (*Tradescantia* ou « Misère »), – les *Pontédériacées*, également tropicales (une trentaine d'espèces aquatiques dont l'envahissante Jacinthe d'eau).

MUSACÉES (ZINGIBÉRALES)

Musacées et familles affines comprennent près de 2 000 espèces tropicales. Ce sont des herbes géantes d'aspect arborescent. Les feuilles, de grande taille, ont acquis une nervation élaborée de type parallélinopennée, les courses des faisceaux étant regroupées au niveau d'une pseudonervure centrale (fig. 80).

Les fleurs, les plus évoluées des Monocots avec celles des Orchidacées, sont *zygomorphes*, à ovaire *infère* pluriloculaire; voyantes et de grandes tailles, leur pollinisation est souvent assurée par de petits vertébrés (chauves-souris, oiseaux); une ou plusieurs des étamines peuvent être transformées en staminode(s).

Les Bananiers (*Musacées*), fig. 80, sont cultivés dans les régions tropicales.

*

Les *Canna* ou Balisiers (*Cannacées*), les *Strelitzia* ou Oiseaux de paradis (*Strélitziacées*) sont des espèces ornementales souvent plantées dans les parcs et jardins. Chez ces dernières, les deux tépales internes soudés en forme de flèche miment un oiseau (appareil d'affichage pour l'ornithogamie).

Le Gingembre (*Zingibéracées*) est un condiment apprécié des Orientaux; il entre dans la composition de « l'indian tonic ». D'autres Zingibéracées, comme le Curcuma, servent à composer des currys.

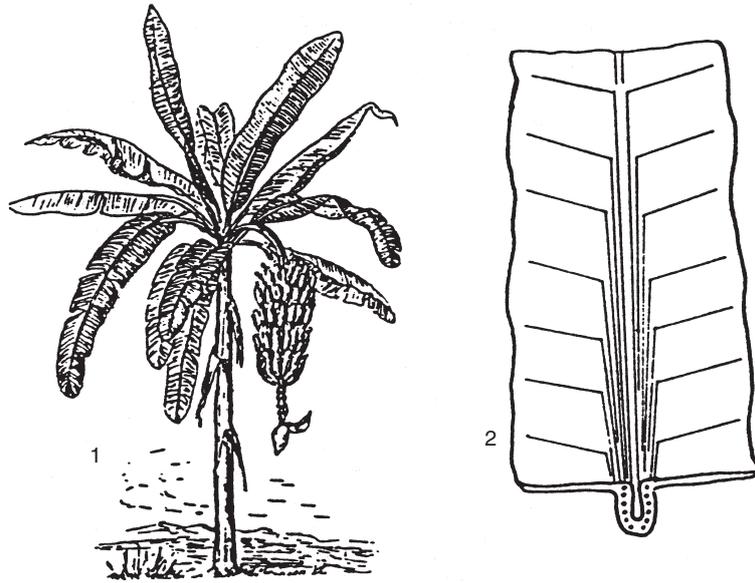


Fig. 80. *Bananier*, plante herbacée à port arborescent. L'ensemble des fruits issus d'une inflorescence forme un « régime ». À droite détail de la nervation; les sept nervures représentées de chaque côté ont une course parallèle (7 + 7 faisceaux) dans l'épaisseur de la nervure, laquelle devient de plus en plus saillante vers le bas de la feuille.

| MAGNOLIIDÉES

Les Magnoliidées sont un groupe monophylétique (fig. 81).

Cet ensemble archaïque, d'environ 4 700 espèces essentiellement des régions chaudes, est issu du stock ancestral à l'origine des Plantes à ovaires : il est représenté par une vingtaine de familles, réparties en quatre ordres, **Pipérales**, **Canellales**, **Laurales** et **Magnoliales**... Seules les Annonacées (1 200 espèces), les Lauracées (2 500 espèces), les Pipéracées (3 000 espèces) sont numériquement importantes. Certaines familles, comme les Dégénériacées, peuvent être réduites à une ou deux espèces à caractère relictuel.

De nombreux caractères attestent de l'ancienneté du groupe au niveau de l'anatomie (présence de trachéïdes) ou de la structure florale (certaines espèces, comme les *Degeneria* possèdent des carpelles qui, à leur extrémité supérieure, sont fermés par des sécrétions mucilagineuses et non par un épiderme comme chez les protoangiospermes).

Les feuilles sont généralement simples et sans stipules.

Les fleurs, parfois de grande taille (Magnolias) ont les pièces florales disposées *en hélice* sur un réceptacle allongé (fig. 82), ce qui rappelle le cône mâle des Conifères :

$$\infty T + \infty E + \infty C$$

La disposition hélicoïdale des pièces florales fait que *leur nombre n'est pas fixe* (l'hélice n'est pas une structure finie comme un cercle), que des termes de *passage* s'observent entre les pièces florales et que les carpelles sont *indépendants*.

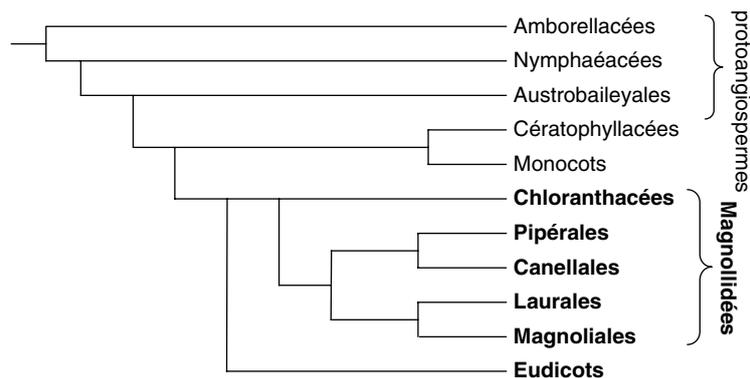


Fig. 81. Position des Magnoliidées au sein du cladogramme des Angiospermes.

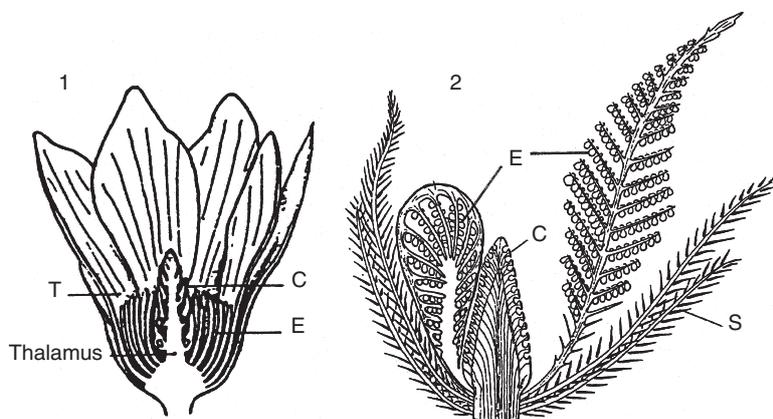


Fig. 82. Coupes de la fleur de *Magnolia* (1) et de *Cycadeoidea dacotensis* (2), Gymnosperme archaïque fossile (Bennettitales), dont les organes sexuels sont disposés en une « fleur primitive » préfigurant celle des Magnoliales. – C, carpelles; E, étamines; T, tépales. La fleur de *C. dacotensis* est de grande taille (12 cm) : les sépales ont gardé la forme des feuilles pennées caractéristiques des *Cycas*; les étamines sont portées par une douzaine de feuilles à allure de fronde comme chez les Fougères; les ovules sont enchâssés dans des écailles ovulifères disposées en forme de cône et communiquent avec l'extérieur par un simple pore.

Toutefois chez les espèces évoluées, l'hélice *se rompt* en verticilles, ce qui *stabilise* le nombre des pièces situées sur chaque verticille et entraîne au niveau des carpelles, leur soudure en un ovaire syncarpé; parallèlement, le réceptacle floral s'aplatit.

La *cyclisation* de la fleur se fait alors sur un mode trimère et avec un grand nombre de verticilles. Par exemple, 7 chez le Cannelier : 3 T + 3 T + 3 E + 3 E + 3 E + 3 E + 1 C.

Le cloisonnement du pollen est généralement de type *successif* (cf. fig. 79, à gauche) et les grains de pollen sont *monoaperturés*.

Les *Chloranthacées* (65 espèces tropicales herbacées ou ligneuses) sont à la « racine » des Magnoliidées. Elles s'en distinguent par leurs feuilles *opposées* et leurs fleurs très réduites.

Les Magnoliidées réunissent des arbres et arbustes, ainsi que des herbes des régions chaudes.

Les **Canellales**, **Magnoliales** et **Laurales** sont des ligneux. Un appareil sécréteur de dérivés aromatiques et terpéniques, toxiques pour les herbivores est fréquent dans cet ensemble riche en aromates ou en espèces odorantes.

Citons :

— le Boldo (*Monimiacées*, 450 espèces) originaire du Chili, à propriétés cholagogues;

— le Muscadier (*Myristicacées*, 380 espèces), originaire des Moluques et dont la graine condimentaire appelée noix de muscade est pourvue d'une arille orangé vif;

— les *Lauracées* (2 200 espèces tropicales et subtropicales) avec les Camphrier et Cannelier originaires de l'Asie, l'Avocatier de l'Amérique (son fruit, l'avocat, est riche en vitamine A et B); seul le Laurier-sauce ou Laurier commun est adapté à nos climats;

— les *Canellacées*, (17 espèces), ligneux tropicaux à propriétés aromatiques (ne pas confondre avec les Canneliers *cf.* ci-dessus);

— les Magnolias (*Magnoliacées*, 220 espèces) qui présentent de nombreux caractères primitifs : les fibres du bois présentent des ponctuations aréolées; celles des vaisseaux sont de type scalariforme. Les fleurs (fig. 82), de grande taille, comportent un réceptacle fortement convexe sur lequel s'insèrent en hélice les nombreuses pièces florales : tépales pétaloïdes, étamines lamellaires (c'est-à-dire mal différenciées en filet et anthères), carpelles. Les fruits sont des follicules.

Les **Pipérales** sont des plantes herbacées, des arbustes ou des lianes des régions chaudes.

Citons deux familles importantes :

— les *Aristolochiacées* qui comprennent des arbustes, herbes ou lianes des régions chaudes (600 espèces). Certaines, comme l'Aristolochie clématite, se sont adaptées aux régions tempérées. Le périanthe est en forme de trompe relevée.

— les *Pipéracées* (Pipérales) qui sont des arbustes ou des herbes tropicales (2 500 espèces) riches en essence (Poivrier). L'évolution du groupe se caractérise par le regroupement des fleurs trimères en épis condensés, ce qui amène, secondairement, la disparition des tépales.

*

Les *Rafflésiacées* sont des plantes tropicales et subtropicales (500 espèces) dont la position systématique est encore très discutée (clade frère des *Aristolochiacées*? *Malpighiales régressées*?). Leur appareil végétatif, très dégradé, se présente sous forme de filaments comparables au « mycélium des champignons ». Ces filaments se propagent dans le cambium de la plante parasitée. Les fleurs s'épanouissent généralement au ras du sol et peuvent atteindre un mètre de diamètre chez les *Rafflesia*.

| EUDICOTS

Les Eudicots sont les plantes à fleurs pourvues de 2 cotylédons et d'un pollen à 3 apertures.

APPAREIL VÉGÉTATIF

Extrêmement varié, il présente tous les types possibles de l'arbre à l'herbe en passant par les formes lianescentes, succulentes, xérophytes...

Comme chez les Magnoliidées :

Les formes arborescentes existent grâce au fonctionnement des méristèmes secondaires : on a de véritables troncs. Les troncs sont limités par une couche de liège, matériau isotherme et protecteur. Ainsi les Eudicots, grâce à la forme ligneuse ont pu coloniser les régions tempérées et froides et y constituer de vastes peuplements (forêt caducifoliée...). La racine principale s'allonge généralement en une *racine pivotante* pourvue de nombreuses racines secondaires. La feuille n'est pas réduite au pétiole mais comprend également un limbe à nervation *pennée ou palmée*.

Mais contrairement aux Magnoliidées :

Le bois des Eudicots est plus évolué : si quelques ponctuations de type archaïque se rencontrent ici et là, les vaisseaux sont désormais parfaits.

De plus, le type herbacé, issu de formes arborescentes est très répandu : le cycle végétatif court (*cf.* p. 60), favorise l'individualisation de nouvelles combinaisons génétiques : c'est un progrès.

Par ailleurs les herbes des régions tempérées, au lieu de bénéficier des conditions constamment favorables des régions tropicales (nuits et jours humides et chauds tout au long de l'année) doivent s'adapter à des conditions climatiques variables qui, elles aussi, concourent à l'apparition d'espèces présentant des dispositifs adaptatifs évolués.

De plus la présence de *stipules* à la base du pétiole est fréquente ainsi que la division du limbe en *folioles* (fig. 83).

APPAREIL REPRODUCTEUR

Les fleurs des Eudicots, étonnamment diverses, se caractérisent par :

— l'apparition de sépales, pièces périnthaires généralement vertes à rôle protecteur. Leur initiation et leur différenciation dépendent des gènes de la fonction A du modèle ABC (fig. 40);

— la pentamérisation.

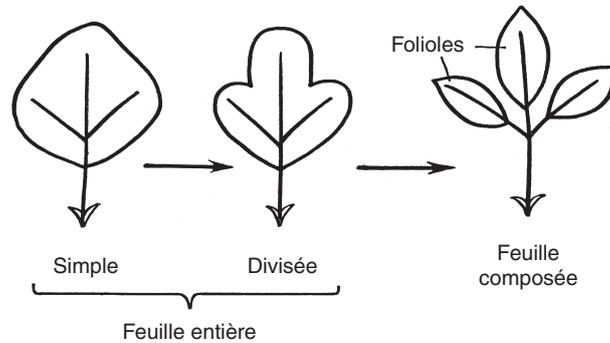


Fig. 83. Feuille entière (simple, divisée) et feuille composée. Le limbe peut être plus ou moins divisé; à la limite, les divisions intéressent les nervures secondaires : la feuille, découpée en plusieurs lames ou folioles, devient composée.

1. Les tépales prennent alors le nom de **pétales**; très généralement vivement colorés, ils ont un rôle d'affichage vis-à-vis des insectes.

Désormais, étamines et carpelles sont entourés par deux enveloppes périantaires, le *calice*, ensemble des sépales et la *corolle*, ensemble des pétales (fig. 38).

S'il y a soudure des pièces périantaires, celle-ci se fait soit entre sépales, soit entre pétales.

Dans le cas de pétales indépendants la fleur est dite *dialypétale*; dans celui de pétales soudés entre eux *gamopétale* ou *sympétale*.

2. Le mécanisme de la **pentamérisation** par fusion de 2 cycles trimères en une courte hélice dont les pièces ont une préfloraison quinconce est étudié chez les Polygonacées (fig. 128).

La trimérisie de certains verticilles s'observe chez des espèces encore peu évoluées : Sarrasin (fig. 127), Millepertuis (fig. 98)...

La coexistence de cycles trimères et pentamères au niveau de la corolle est le témoin du mécanisme de la pentamérisation : pièces florales suivant la série de Fibonacci chez les Renonculacées (p. 132), présence de 8 pétales chez la Dryade (*Dryas octopetala*)...

La tétramérisie, observée ici et là, correspond à une réduction du type 5 (par soudure, avortement...).

La fleur se stabilise le plus souvent à 5 cycles (fig. 84, en haut) :

$$5S + 5P + (5+5)E + 5C$$

Chez les plus évoluées, on ne trouve plus que 4 cycles, par disparition d'un des verticilles d'étamines (fig. 84 à droite).

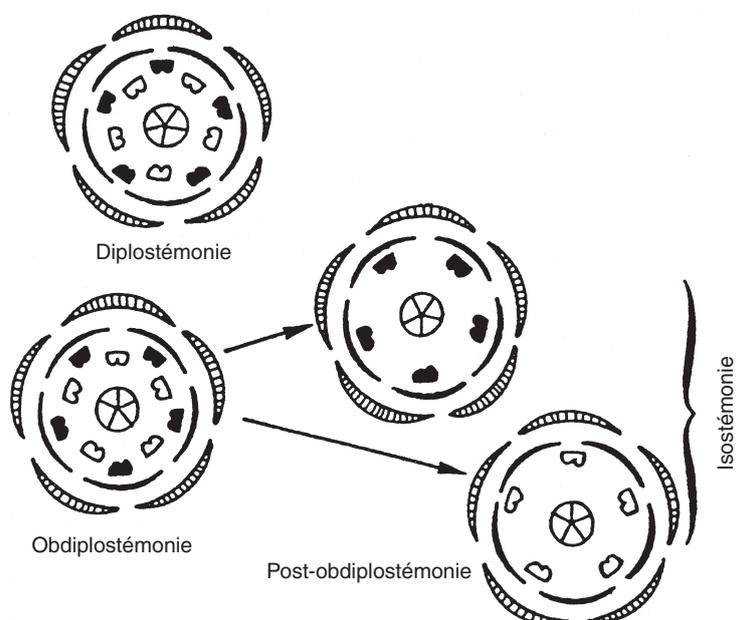


Fig. 84. De l'obdiplostémonie à la post-obdiplostémonie. Les raisons de l'obdiplostémonie ne sont pas parfaitement comprises. On remarquera que certaines fleurs primitives possèdent des verticilles supplémentaires de pétales. Par exemple des plantes tropicales comme le Sapotillier (Sapotacées) ont un verticille de pétalules entre pétales et étamines : l'avortement des pétalules conduit à l'obdiplostémonie. Cette dernière s'observe dans des clades présentant la survivance de caractères primitifs : Caryophyllales, Saxifragales, Géraniales, Malpighiales, Éricales; on la trouve encore chez les Sapindales.

PERTINENCE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

Les Eudicots sont l'ensemble *le plus nombreux* (environ 170 000 espèces, 350 à 400 familles) et *le plus diversifié* des Plantes à ovaires. C'est on s'en doute, le plus difficile à décrire. Mises à part les Nymphéales, les Monocots et quelques Pipéracées, les Angiospermes herbacées sont toutes des Eudicots. Certaines familles sont entièrement herbacées (Caryophyllacées, Primulacées), d'autres uniquement ligneuses (Bétulacées, Fagacées) enfin plusieurs sont mixtes (Rosacées, Fabacées etc...).

La systématique moléculaire montre que des caractères partagés en commun et utilisés pour réunir les espèces d'un ensemble ne sont souvent que des convergences (= *homoplasie* ou analogie). De même que l'appareil végétatif reflète plus l'adaptation au milieu que le génome (présence de la succulence chez des familles aussi éloignées que les Crassulacées, les Euphorbiacées, les Apocynacées, les Astéracées), l'appareil reproducteur apparaît également des

plus malléables : par exemple la multiplication des étamines par méristémonie (cf. p. 138), correspond beaucoup plus à une adaptation aux conditions de pollinisation qu'à un caractère fixé. Là encore, il y a opposition entre un modèle génétique unique, le modèle ABC (fig. 40) et la grande variation observée dans l'organisation florale.

L'ovaire infère traduit un progrès (fig. 52) dans la protection des organes sexuels, mais ce caractère a été *plusieurs fois réinventé* au cours de l'évolution et n'est pas hérité d'un ancêtre commun. C'est également le cas de la structure « ouverte » des carpelles (fig. 42) ou encore de la sympétalie.

De même, la présence d'une seule enveloppe périanthaire a une valeur différente suivant les groupes : l'asépale (ou absence de calice) est *originelle* chez certaines Eudicots archaïques à tépales, comme elle l'était chez les protoangiospermes, les Monocots et les Magnoliidées; l'apétalie est *secondaire* chez les espèces moyennes et évoluées : elle résulte de la condensation des fleurs, dont la structure doit être simplifiée en inflorescences attractives, ou encore du retour à une pollinisation anémophile qui enlève tout intérêt sélectif aux pétales...

La fleur cyclique *type* (fig. 84, en haut) correspond à une fleur pentacyclique possédant 2 verticilles d'étamines alternant *entre elles et avec les pétales* (*diplostémonie*, du grec *diploos*, deux et *stamen*, étamine).

Toutefois chez de nombreuses espèces on observe une superposition du verticille externe des étamines avec celui des pétales : c'est l'*obdiplostémonie* (du grec *ob*, devant) : fig. 84 en bas. Par perte de l'un des verticilles staminiaux, on passe à l'*isostémonie* (avec un cycle d'étamines toujours superposé) ou à la *post-obdiplostémonie*, laquelle rétablit l'alternance des verticilles. Cette *post-obdiplostémonie* sera la règle chez les Astéridées.

La présence d'un gène commun lors de la différenciation des pétales et des étamines dans le modèle ABC explique par ailleurs les relations fréquentes observées entre ces deux organes. On notera par exemple chez certaines espèces comme les Pivoines ou les Roses horticoles la transformation des étamines les plus externes en pétales.

CLASSIFICATION

Nous venons de voir combien les caractères morphologiques peuvent prêter à discussion. La systématique moléculaire apparaît une nouvelle approche, mais là aussi les convergences ne sont pas exclues. Les caractères chimiotaxinomiques seront également utilisés. Dans leur lutte contre les prédateurs on notera que les plantes ont essayé successivement toute une gamme de substances toxiques ou désagréables de plus en plus sophistiquées (phagodétendants, inappétants, *repellents* des anglo-saxons); (cf. *Biochimie végétale*, p. 156, 176, 203).

On peut subdiviser les Eudicots en 3 ensembles (fig. 85) :

— les eudicots basales chez lesquelles la fleur est encore fréquemment à tépales;

128 *Eudicots*

- les eudicots moyennes souvent dialypétales comprenant les prérosidées, les Rosidées et les préastéridées ;
- les eudicots évoluées sympétales ou Astéridées qui forment un clade.

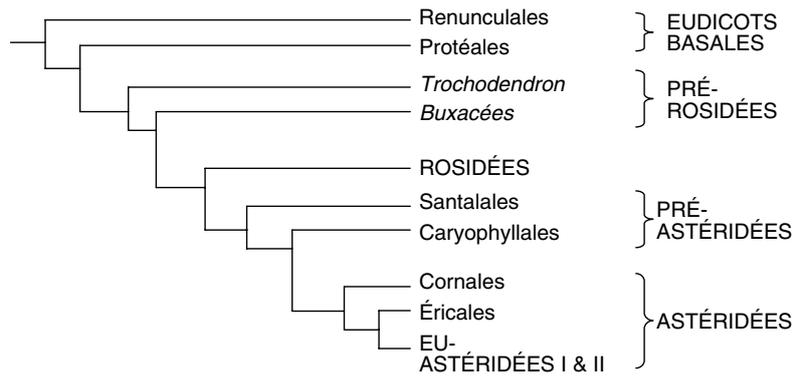


Fig. 85. *Cladogramme des Eudicots* (d'après l'APG, simplifié). Les eudicots moyennes comprennent les prérosidées, les Rosidées et les préastéridées.

| EUDICOTS BASALES

Ce taxon, d'environ 4 600 espèces, réunit des espèces encore proches du stock ancestral angiospermien comme l'atteste les fleurs parfois *trimères* et à *carpelles indépendants*; on assiste toutefois au passage des fleurs à tépales dont les pièces sont disposées *en hélice* aux fleurs cyclisées à périanthe différencié en calice et corolle et à carpelles soudés entre eux. Nous étudierons notamment l'évolution de la fleur chez les Renonculacées, les Papavéracées...

Les eudicots basales forment un ensemble hétérogène, paraphylétique. Le cladogramme des Eudicots (fig. 85) montre l'ancienneté des Renunculales et des Protéales par rapport aux autres ordres plus proches des eudicots moyennes.

Les **Renunculales** (3 000 espèces, dont les *Renonculacées* et les *Papavéracées*) sont *des plantes herbacées des régions tempérées*. La lutte contre les herbivores est assurée par des *alcaloïdes* de type isoquinoléine (ex. : la papavérine, la morphine...).

RENONCULACÉES (RENUNCULALES)

Généralités

La famille des Renonculacées¹ renferme environ 1 800 espèces dont la majorité sont des vivaces des régions tempérées et froides de l'hémisphère Nord (la Renoncule des glaciers atteint 4 000 mètres en Europe).

Plusieurs espèces attirent l'attention par leur floraison printanière, au moment où les autres fleurs manquent. Qui ne connaît les Anémones des bois, les Renoncules (fig. 86) ou Boutons d'or, la Ficaire ?

C'est le type de la famille par enchaînement : les espèces à structure primitive diffèrent fortement des espèces de type évolué, *mais sont reliées entre elles par de nombreux intermédiaires*. Aussi, les Renonculacées forment un groupe bien « enchaîné » assez facile à delimitier mais qui, inversement, ne présente que peu de caractères communs à tous les genres. Le seul véritablement commun – embryon de petite taille entouré d'un albumen charnu – fait justement partie de ces caractères qui, dans cet abrégé, sont généralement omis.

Appareil végétatif

Exceptée la Clématite (fig. 89), encore appelée Herbe aux gueux, qui est une plante grimpante et ligneuse, à feuilles opposées, les Renonculacées sont

1. Du genre *Ranunculus* : *Renoncule*, qui vient du latin *rana* (grenouille) ce qui évoque l'habitat aquatique de nombreuses espèces.



Fig. 86. *Ranuncule bulbosus*. 1, port de la plante; 2, fleur; *gl*, pétale portant à sa base une glande nectarifère.

presque toujours des *herbes à feuilles isolées* dont le limbe est souvent très découpé¹ et qui s'insèrent sur la tige par une *gaine élargie*.

Ce dernier caractère est rare chez les Eudicots. Ceci, ajouté à une trimérie fréquente de la fleur, à des formations secondaires discrètes ou nulles, à un habitat aquatique... rappelle les Monocots, mais n'est qu'une convergence.

Appareil reproducteur

La fleur

C'est surtout au niveau de la fleur que les Renonculacées peuvent être qualifiées de famille par enchaînement (fig. 87) :

1. Ce caractère est très accentué chez les espèces aquatiques.

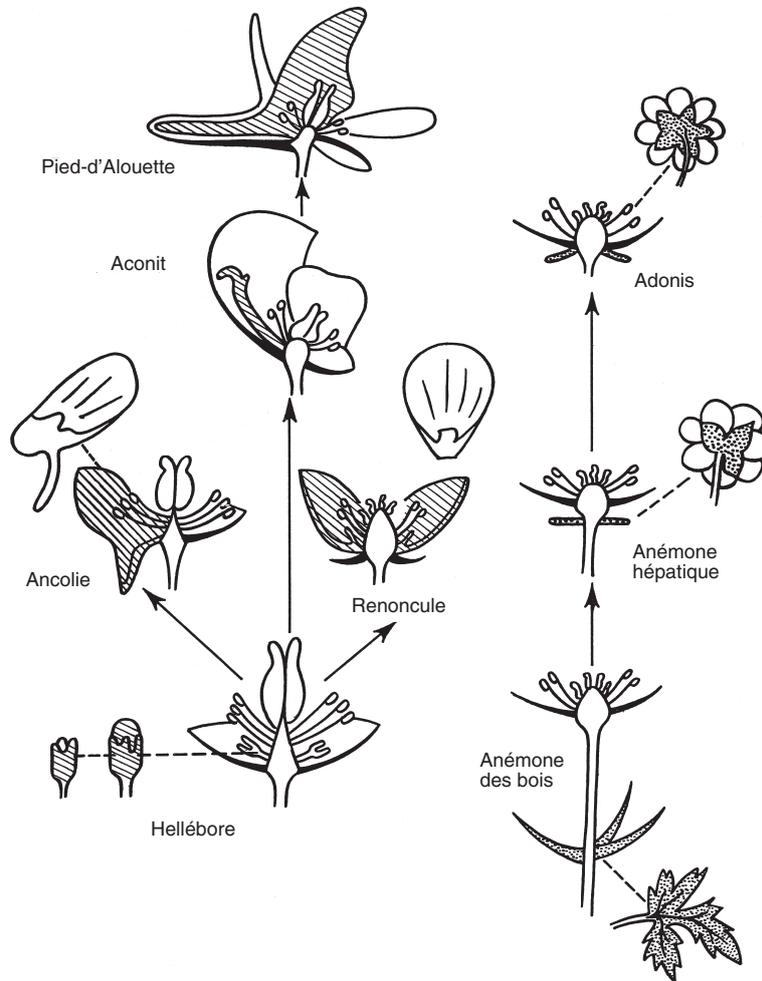


Fig. 87. La fleur chez les Renonculacées. À droite, mécanisme de la sépalisation chez les Anémone-Adonis; à gauche, fleurs à pétales nectarifères.

1. *La fleur primitive* des Renonculacées peut être décrite ainsi : sur un réceptacle bombé¹, les pièces florales s'insèrent en hélice, d'abord les tépales, puis de nombreuses étamines² et de nombreux carpelles.

1. Le genre *Myosurus* (du grec *mys*, rat et *oura*, queue) doit son nom à son réceptacle très allongé en forme de queue.
 2. L'androcée est dit polystémone (voir la définition précise p. 138).

C'est une fleur à tépales comme chez les Magnoliidées (voir p. 121).

On peut prendre comme exemple la fleur de certaines Anémones dont les tépales pétaloïdes de couleur vive (blanche, rouge, bleue...) et en nombre variable – de 4 à 10 suivant les espèces (mais se stabilisant généralement autour de 6) – sont suivis de très nombreuses étamines et de nombreux carpelles.

2. Dans un second temps, **la fleur va, tout à la fois, se cycliser et acquérir une seconde enveloppe.**

— Premièrement, se cycliser :

La fleur devient en partie cyclique, c'est-à-dire que l'évolution tend à fragmenter l'hélice en cercles généralement en commençant par les pièces les plus externes : *ainsi le nombre de tépales se stabilise* et seuls les étamines et les carpelles restent en nombre indéterminé.

La cyclisation se fait d'abord sur une base trimère (par exemple chez l'Anémone des bois) mais rapidement entre deux cycles trimères une concrescence réalise une pentamérisation (ex., Renoncule); cette pentamérisation conduit à une disposition quiconciale des pièces¹. Son mécanisme sera précisé lors de l'étude des Polygonacées (voir p. 194).

Chez les espèces très évoluées, comme l'Ancolie, toutes les pièces sont cyclisées, étamines et carpelles compris.

— **Deuxièmement, acquérir une seconde enveloppe florale** (fig. 87) par *sépalisation* des feuilles situées sous la fleur, lesquelles, se simplifiant et se réunissant, forment un *calice*.

Cette mise en place s'observe chez les Anémones et les Adonis :

- chez l'*Anémone des bois*, le pédicelle floral porte trois feuilles simplifiées situées à un même niveau mais encore assez éloignées de la fleur;
- chez l'*Anémone hépatique*, ces trois feuilles sont disposées tout contre les tépales, étamines et carpelles, avec lesquels elles forment une spire continue mais, en raison de leur aspect encore foliaire, on ne parle pas de sépales ;
- on le fait chez les *Adonis*, où ces pièces sont réduites à un limbe élargi : les tépales pétaloïdes (de couleur rouge vif) primitifs *sont alors appelés* pétales et la formule florale s'écrit :

$$5 S + 6 \text{ à } 8 P + \infty E + \infty C$$

Chez les Hellébore, Ficaire, Renoncules, Ancolies..., la *sépalisation est acquise*. Les pétales de ces espèces présentent, en outre, des nectaires, organes à l'origine d'une sécrétion sucrée, le nectar, dont abeilles et bourdons notamment sont friands :

- l'*Hellébore fétide* (fig. 87) comprend 5 S verts bordés de rouge (blancs chez l'espèce dite Rose de Noël), 10 à 15 P (13 le plus souvent, voir note de bas de page) réduits aux *nectaires* en forme de cornet, puis ∞E et ∞C :

1. L'alternance de cycles trimère et pentamère conduit aux séries de Fibonacci. Par exemple : $5S + 8 (=5+3)P + 13 (=8+5)E...$

$$5 S + 10 \text{ à } 15 P + E + \infty C$$

• la *Ficaire* présente 3 S verts, 3 à 8 P à limbe jaune bien développé pourvus à leur base d'un nectaire en forme de fossette, puis ∞E et ∞C ; chez les Renonculacées (fig. 86 et 87), espèces plus évoluées, on retrouve les P nectarifères jaune d'or mais, ici, le périanthe est pentamérisé :

$$5 S + 5 P + \infty E + \infty C$$

• chez l'*Ancolie* (fig. 87), entièrement cyclisée et pentamérisée, les 5 S sont bleus, comme les 5 P en forme de cornet évasé; chacun de ces derniers est prolongé par un important éperon nectarifère; les 50 E sont situées sur 10 cycles pentamères et les 5 C sur un cycle :

$$5 S + 5 P + 10 \times 5 E + 5 C$$

• chez la *Nigelle de Damas*, les 5 sépales internes, bleus, sont entourés par 5 pièces qui ont conservé un aspect foliaire; ces dernières persistent sur le fruit. Les 5 à 8 P sont en forme de cornet prolongé par deux lèvres dont l'extérieure divisée en deux. Les 5 C, cyclisés, se soudent latéralement, amorçant un ovaire syncarpé.

3. Dans un *troisième temps*, la fleur de certaines des espèces à pétales nectarifères peut devenir zygomorphe :

• ainsi la *fleur d'Aconit* (fig. 88) comprend : 5 S pétaloïdes et zygomorphes (l'un en forme de casque¹; 2 latéraux, recouvrant les 2 antérieurs); 8 pétales (2 réduits à des nectaires longuement pédicellés, 6 autres à peine visibles, réduits à des languettes courtes); de nombreuses étamines disposées en spirale; un à 3 carpelles;

• chez le *Pied d'Alouette*, la structure est fondamentalement identique quoique un peu plus complexe; le sépale supérieur est en forme d'éperon (au lieu d'être en casque) : les deux pétales nectarifères développés sont bien visibles : bleus et munis chacun d'un éperon s'engageant dans celui des sépales.

Dans tous les cas, nous avons des fleurs très nettement attractives. Les insectes sont attirés, soit par la couleur vive des sépales et des étamines soit par le groupement des fleurs en vaste inflorescence, ou bien encore par la présence d'un appareil nectarifère.

Les fruits

Les fruits² résultent de la transformation de carpelles pluriiovulés et insérés en grand nombre sur une hélice.

Tout d'abord, il convient de remarquer qu'il y a peu de place au sommet du réceptacle floral : cette place suffit quand les carpelles sont jeunes : mais une fois fécondés, ces derniers s'accroissent beaucoup en volume à la fructification : beaucoup de fruits polyspermes ne peuvent coexister.

1. L'Aconit napel est aussi appelé Casque de Jupiter.

2. Dans une fleur pluricarpellée où les carpelles sont indépendants, chacun d'eux donne un fruit au sens strict, l'ensemble des fruits provenant d'une même fleur forment un « fruit ». Pour éviter l'ambiguïté, dans le cas où les fruits élémentaires sont des akènes, on lui donne souvent le nom de polyakène.



Fig. 88. *Aconit*. 1, inflorescence; 2, coupe longitudinale de la fleur (comparer au schéma de la figure 86); *gl*, glande nectarifère présentant un début de pétalisation; *s*, sépale.

Dans la nature ce problème d'encombrement s'est résolu de deux façons :

— Dans chaque carpelle, les ovules avortent sauf un : *les fruits sont des akènes* donc de petite taille (ex. : Anémone, Clématite, fig. 89). Parfois d'ailleurs, l'évolution fait l'économie de ces avortements en ne développant au départ qu'un seul ovule (ex. : Renoncules).

— Une autre solution est de diminuer le nombre des carpelles au centre de la fleur : on en compte alors de 3 à 5 et ceux-ci, au lieu de continuer l'hélice des étamines comme dans le cas où ils sont nombreux, se disposent sur un cercle¹. Dès lors, l'encombrement étant moindre, tous les ovules peuvent devenir fertiles. Les fruits secs, pluriséminés, déhiscent s'ouvrent par leur ligne de suture (ventrale)² : ce sont des *follicules* (ex. : Aconit, Ancolie).

1. Exceptionnellement (Nigelle de Damas), les carpelles peuvent même se souder par leurs parois latérales (voir p. précédente).

2. Cette ouverture ventrale est primitive : elle réalise l'inverse de la soudure de la feuille carpellaire repliée sur elle-même.



Fig. 89. Clématite, fragment d'un rameau florifère. Noter deux caractères exceptionnels chez les Renonculacées : les feuilles opposées et le périanthe de type 4.

La première solution se rencontre chez des Renonculacées à fleurs apétales et chez les Renoncules.

La seconde correspond à l'Hellébore, à l'Ancolie et aux espèces à fleurs zygomorphes : Aconit, Pied d'alouette...

Principales espèces

Nous rencontrerons surtout en herborisation les Renoncules dont nous apprendrons à reconnaître plusieurs espèces (Renoncule âcre, Renoncule rampante...) et la Clématite des haies.

On cultive fréquemment dans les jardins : l'Ancolie, le Pied d'Alouette, l'Aconit, l'Anémone, l'Adonis, la Rose de Noël.

L'*Aconit napel* qui pousse dans les bois et les prés humides des montagnes est, par ses alcaloïdes (aconitine), la plante la plus toxique de la flore de France; on utilise sa teinture contre les névralgies faciales; l'Adonis est employé comme cardiotonique. l'Anémone, comme sédatif utérin.

*

Les *Berberidacées* (600 espèces) comprennent des herbes souvent à rhizome (Podophylle et Hydrastis de l'Amérique du Nord) et des arbrisseaux (Berbéris, Mahonia). L'Épine-vinette (*Berberis vulgaris*) est l'un des hôtes de la Rouille du blé. Les dérivés des épipodophyllines, principes actifs des Podophylles, sont utilisés comme antitumoraux.

Les *Ménispermacées* (350 espèces) sont des plantes tropicales généralement lianescentes. Les *Chondrodendrons* fournissent des curares : la Coque du Levant contient un principe amer, la picrotoxine, antidote des barbituriques.

PAPAVÉRACÉES¹ (RENUNCULALES)

Généralités

Cette famille comprend 300 espèces réparties dans l'hémisphère Nord tempéré : à la suite de la rupture des ponts continentaux entre l'Europe et l'Amérique, les genres ont évolué séparément et les *Papavéracées européennes* sont assez différentes d'aspect des *Papavéracées américaines*.

C'est la famille des Pavots (fig. 90), des Coquelicots et des Fumeterres.

Pour le Pharmacien, cette famille est particulièrement importante : les alcaloïdes retirés du suc, ou *opium*, du Pavot blanc sont des stupéfiants.

Les Papavéracées ont, de plus l'intérêt de montrer comment, au début de l'évolution, un ovaire syncarpé uniloculaire résulte de la soudure de carpelles encore pratiquement « fermés » sur eux-mêmes (fig. 91).

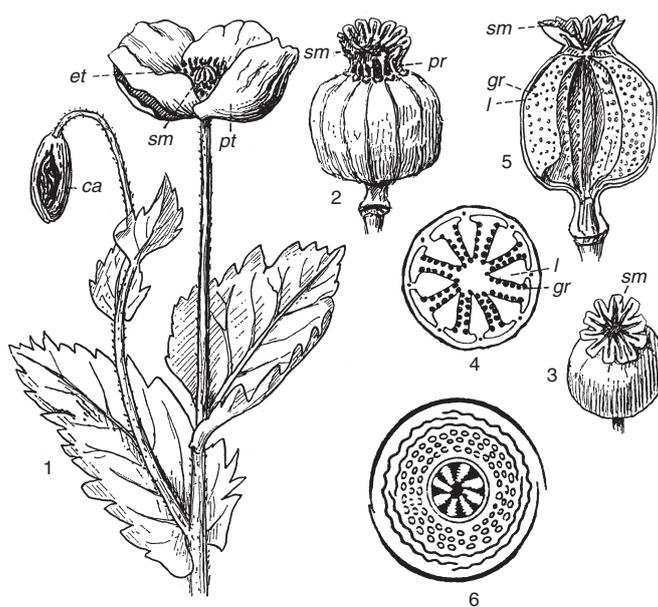


Fig. 90. *Pavot somnifère*. 1, tige fleurie *ca*, calice; *pt*, pétales; *et*, étamines; 2, capsule de la variété à œillette; on voit le plateau stigmatique, *sm* et les pores de déhiscence, *pr*; 3, capsule aveugle de la variété à opium montrant le plateau stigmatique; 4, coupe transversale de la capsule mettant en évidence les lames placentaires et les graines, *gr*; 5, coupe longitudinale de la capsule; 6, diagramme floral.

1. Du genre *Papaver*, Pavot (du mot celtique *papa*, bouillie : en effet, on mélangeait le suc de la plante à la bouillie des enfants pour les faire dormir).

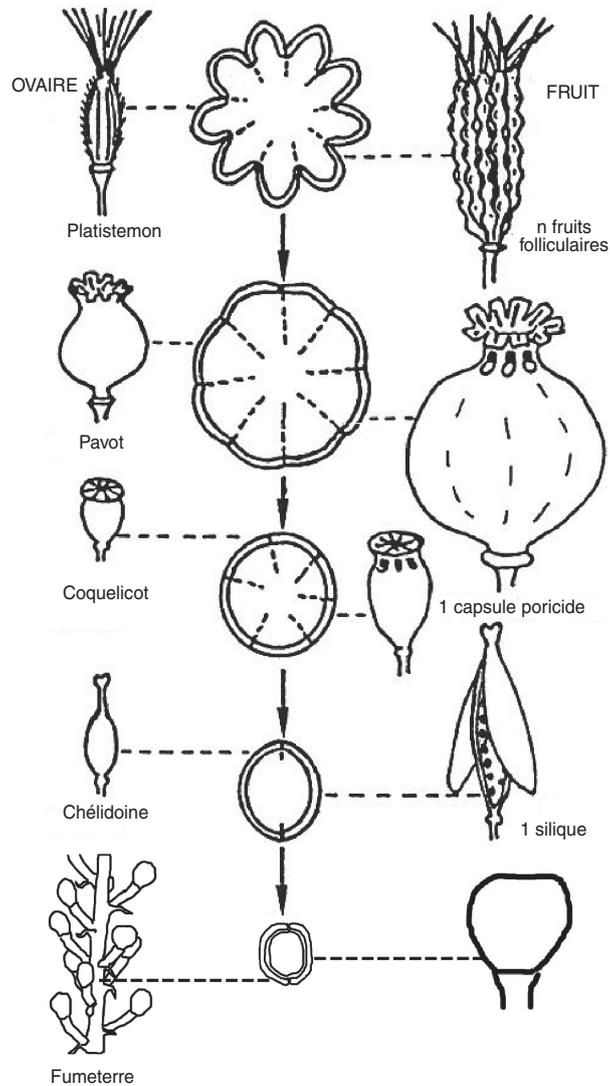


Fig. 91. Formation de l'ovaire des Papavéracées. Chez *Platystemon*, espèce californienne, un sillon profond délimite les nombreux carpelles encore presque « fermés » sur eux-mêmes et juste soudés par leurs bords dans l'ovaire jeune; à maturité, ils redeviennent libres, formant autant de fruits (folliculaires) indépendants. Chez le Pavot, les sillons sont à peine marqués. Chez le Coquelicot, ils ne sont plus visibles. Chez la Chélidoine et la Fumeterre il n'y a plus que deux carpelles; chez cette dernière, le fruit, monosperme et indéhiscent, devient une akène et la monospermie du fruit est compensée par la multiflorie de l'inflorescence. En pointillé, les placentas plus ou moins développés selon les cas.

Appareil végétatif

Les Papavéracées sont des *herbes* à feuilles isolées, sans stipules, souvent très découpées et d'aspect glauque (car recouvertes de cire). Les Papavéracées sont toujours pourvues d'un *appareil sécréteur à latex* (= émulsion complexe à base de polyterpènes) souvent riche en alcaloïdes (morphine du Pavot...). Lorsque l'on casse la plante, le latex, contenu dans des cellules spéciales, les laticifères, peut s'écouler : il est jaune dans le cas de la Chélidoine, ; blanc chez le Pavot, incolore chez les coquelicots, rouge chez la Sanguinaire.

Appareil reproducteur

La fleur

La fleur, isolée ou en cyme bipare, est *entièrement et typiquement dimère* (trimère chez les espèces américaines) :

$$2 S + (2+2) P + (n + n) E + n C$$

Cette coexistence de type 3 et 2, au sein d'une même famille, montre que le type 2 est une variante du type 3.

— La dimérie permet la zygomorphie de la fleur, peu apparente chez les Pavots mais très marquée chez les Fumeterres.

— La fleur a acquis des *sépales*, mais ceux-ci sont *caducs* : ils tombent au moment où s'ouvre le bouton floral.

— *Les pétales sont plissés et comme chiffonnés* avant l'épanouissement de la fleur. Chez le Bocconia, espèce arbustive américaine, la fleur est encore apétale.

— *Les étamines* primitivement très nombreuses, diminuent en nombre chez les espèces les plus évoluées : ainsi il y a moins d'étamines dans une fleur de Chélidoine que dans une fleur de Pavot ; chez les Fumeterres, les fleurs sont petites (et nombreuses), ce qui entraîne une réduction de l'androcée à deux étamines trifurquées.

Leur structure est d'ailleurs différente de celle des Renunculales :

- les nombreuses étamines des Renunculacées correspondent aux pièces staminales disposées en nombre élevé et indéterminé sur une hélice ;
- ici, les nombreuses étamines résultent de la subdivision (par n dédoublements) de pièces staminales situées en nombre fixe et restreint sur deux verticilles.

Dans le premier cas, on dit que l'on a un androcée polystémone (de *polus*, nombreux et *stamen*, étamine) et l'on écrit : ∞E .

Dans le second cas, on a un androcée méristémone (du grec *merus*, action de diviser) et l'on écrit : nE .

— Les carpelles (fig. 91), nombreux à l'origine, sont *réduits à deux* chez les espèces les plus évoluées. Les ovules, portés par des placentas plus ou moins hypertrophiés, sont situés sur les bords des feuilles carpellaires : la placentation est dite pariétale. Les styles, *libres à l'origine*, peuvent se souder : c'est le cas du Coquelicot où les styles et leurs stigmates forment un plateau stigmatique.

Chez le Pavot (8 à 10 carpelles), les placentas importants portent de très nombreux ovules¹; chez la Chélidoine, où il n'y a plus que deux carpelles, les placentas, réduits, portent de chaque côté, deux rangées d'ovules. Les Fumeterres, à deux carpelles également, n'ont plus qu'un seul ovule.

Le fruit

Le fruit est sec, capsulaire (fig. 92). L'ouverture se fait par des valves de chaque côté des placentas : la *déhiscence est paraplacentaire* (fig. 42 et fig. 92).

— Chez les *Pavots* et les *Coquelicots*, les fentes qui devraient limiter les valves ne se forment qu'en haut du fruit (capsule poricide).

— Chez le *Pavot* à opium, ces valves ne se forment plus; la capsule devenue indéhiscente est dite « aveugle ».

— Chez la *Chélidoine*, les fentes intéressent toute la longueur du fruit et isolent un cadre placentaire portant les graines; un tel fruit, provenant de deux carpelles, est appelé silique.

— Chez les *Fumeterres*, le fruit, à une seule graine, ne s'ouvre plus : c'est un akène.

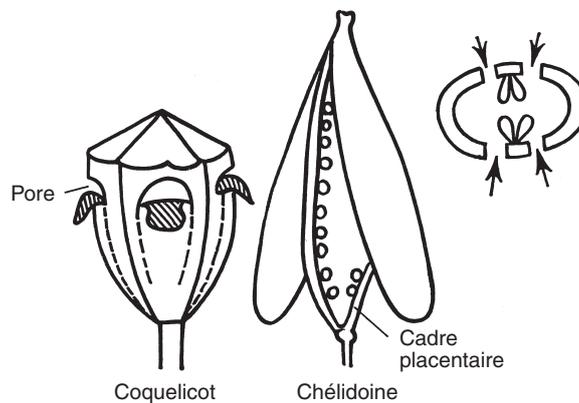


Fig. 92. La déhiscence des fruits de Papavéracées. À gauche, capsule s'ouvrant par des pores; à droite, silique. Un schéma d'une coupe transversale de ce dernier fruit permet de préciser la position des fentes de déhiscence.

1. Ces placentas paraissent insérés au niveau des nervures dorsales des n carpelles, ce qui est en désaccord avec la placentation pariétale. En fait l'ovaire des Papavéracées est formé de $2n$ carpelles : n carpelles d'allure normale (les seuls extérieurement visibles) mais stériles (sans placentas) alternent avec n carpelles fertiles (portant les placentas très étroits, réduits pratiquement à leur nervure dorsale. Les n stigmates proviennent tantôt des carpelles fertiles, tantôt des carpelles stériles ce qui explique qu'ils soient superposés aux placentas (Pavot) ou en alternance (Chélidoine).

Principales espèces

— La *Chélidoine* se rencontre fréquemment en herborisation. Son latex orangé est irritant.

— Les *Pavots* aux fleurs ornementales sont souvent plantés dans les jardins. Une variété donne l'huile d'Œillette; une autre, cultivée en Orient, produit l'opium.

— Les *Coquelicots* et les *Fumeterres* se raréfient dans les champs depuis l'emploi des herbicides.

*

Les **Protéales** comprennent trois familles au faciès très différent :

les *Protéacées* (62 genres, un millier d'espèces diversifiées dans les zones méditerranéennes de l'hémisphère sud, excepté les Platanes appartenant à l'hémisphère nord). Ce sont des arbres et arbustes à fleurs apétales et à carpelles indépendants, réunies en inflorescences voyantes (épis, grappes, capitules). Les Platanes (1 genre, 6-7 espèces) sont couramment plantés en France; *Platanus orientalis* (fig. 93), est originaire de l'Asie mineure, *P. occidentalis* de l'Amérique du Nord.; *P. x acerifolia*, le Platane commun, est leur hybride.

les *Nelumbonacées*, 1 genre, 2 espèces à habitat aquatique dont le Lotus sacré de l'Inde *Nelumbo* (fig. 94) qui ne doit pas être confondu avec un Nénuphar.

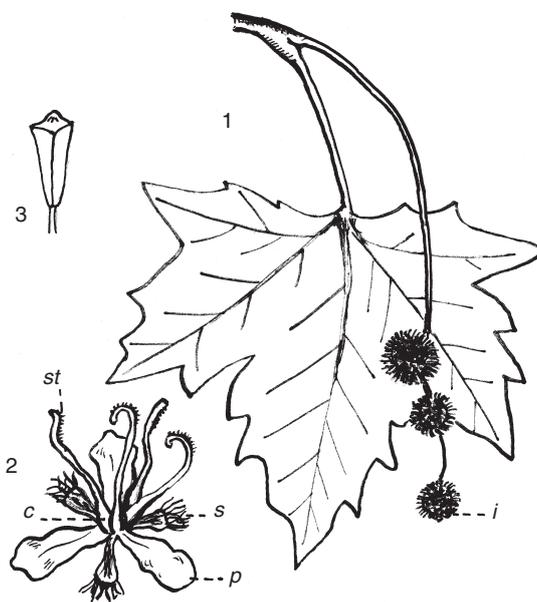


Fig. 93. *Platane*. — En 1, feuilles alternes et inflorescence en capitule sphérique, *i*.; en 2, fleurs femelles (3 à 8 tépales réduits à des écailles velues, *s*; 3 à 8 tépales spatulés, *p*; 3 à 9 carpelles séparés, *c*). La fleur mâle (non représentée) possède 3 à 8 étamines; en 3, akène.

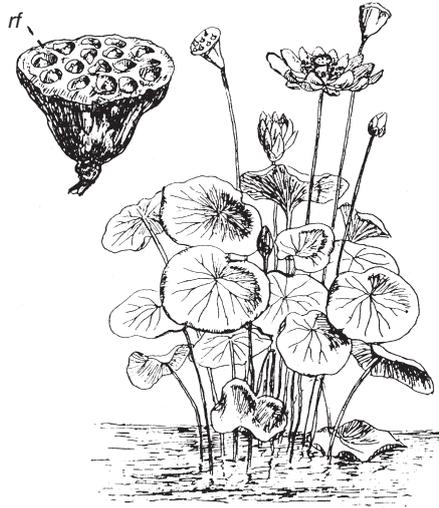


Fig. 94. *Lotus sacré*. La fleur comprend 4-5 $T + \infty P + \infty E + \infty C$ (enchassés dans le réceptacle floral, *rf*).

| PRÉROSIDÉES

La systématique moléculaire (fig. 85) classe les *Trochodendracées*, les *Buxacées* (jusqu'alors placées avec les Magnolias) et l'ordre des Saxifragales successivement comme familles sœurs du reste des Eudicots. Chez ces 2 familles le pollen présente une *structure striée-réticulée*.

Les *Trochodendracées* sont réduites à une espèce japonaise. La fleur apérianthée comprend de nombreuses étamines et 6 carpelles indépendants à l'origine de follicules : le bois est archaïque.

Les *Buxacées* comprennent 4-5 genres avec une centaine d'espèces dont le Buis. Les fleurs à tépales sont unisexuées avec soit 4 à 10 étamines, soit 3 carpelles soudés se transformant en un fruit capsulaire.

| ROSIDÉES

Avec plus de 90 000 espèces connues, c'est le groupe le plus nombreux des Plantes à ovaires. Rosidées + préastéridées + Astéridées *forment le clade majeur des Angiospermes*, appelé parfois Core-Eudicots, traduit par « Noyau central » des Eudicots. Les Rosidées sont le groupe le plus difficile à classifier, en particulier la position des Géraniales et des Myrtales est incertaine.

Chez les Rosidées, la fleur est typiquement *dialypétale, pentacyclique et à carpelles généralement indépendants*, mais de nombreuses variations se produisent par adaptation à l'environnement : méristémonie, perte des pétales et des sépales, soudure des pétales entre eux et avec la coupe florale, condensation en inflorescences compactes... Plusieurs caractères primitifs s'y observent : présence de cycles trimères, par exemple 5 + 3 P chez la Dryade à 8 pétales (Rosacées); de même, la préfloraison quinconciale (Millepertuis, fig. 98, et Rosier, fig. 110), issue de la condensation de 2 cycles trimères (fig. 81) est fréquente au niveau du calice et de la corolle.

On peut distinguer les rosidées basales et les Eurosidées I et II (fig. 95).

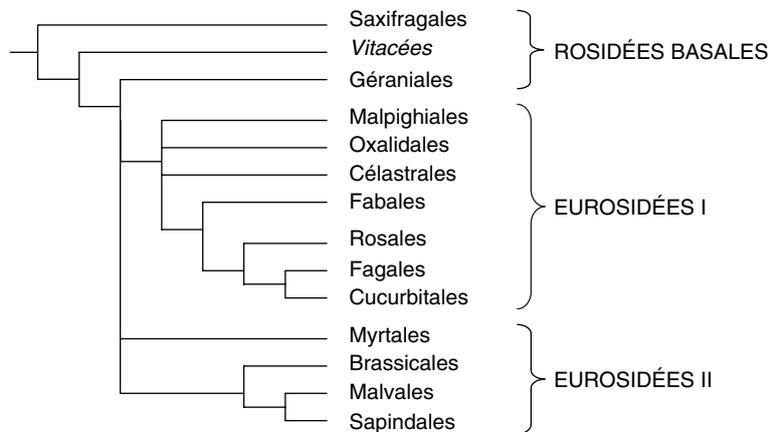


Fig. 95. Cladogramme des Rosidées (d'après l'APG, modifié).

| ROSIDÉES BASALES

Cet ensemble paraphylétique comprend notamment les Vitacées, les Saxifragales et les Géraniales.

Les **Saxifragales** regroupent des espèces encore primitives proches du stock à l'origine des Renunculales. Par exemple les caractères embryogéniques des Saxifragacées, des Crassulacées et des Renonculacées sont proches. C'est un ensemble modeste réunissant des plantes d'aspect variable.

Les *Crassulacées* (1 500 espèces dont les Sédums) sont des herbes ou des arbustes succulents encore appelées plantes grasses (*cf.* p. 263) adaptées à des biotopes secs. Le métabolisme du carbone y est du type CAM¹ comme pour les Cactacées. L'androcée est obdiplostémone. Les carpelles libres, mais plus ou moins soudés à la base, sont restés pluriovulés et les fruits sont des follicules.

Chez les *Saxifragacées* (1 250 espèces dont plusieurs adaptées aux montagnes), également obdiplostémones, les carpelles sont généralement partiellement soudés (Saxifrages); parfois concrescents avec la coupe florale (Groseillier). Le fruit, pluriséminé est capsulaire, charnu chez la groseille (baie).

Les *Péoniacées*, limitées aux Pivoines, sont des plantes d'ornement (30 espèces) présentant 5 sépales, 5 à 10 pétales vivement colorés; les fruits sont représentés par 3 à 5 follicules.

Les *Hamamélidacées* (environ 100 espèces) sont des arbres ou arbustes (*Hamamelis virginiana* est appelé le Noisetier de Virginie). Les fleurs, uni- ou bisexuées, généralement à périanthe réduit et réunies en inflorescences, présentent 4 longs pétales chez les Hamamélis (*fig.* 96). Chez cette famille, on assiste à la formation d'inflorescences plus ou moins denses avec réduction des fleurs qui perdent les pétales, puis les sépales et deviennent unisexuées (*cf.* l'évolution des Euphorbiacées, *fig.* 102). Parallèlement la pollinisation d'entomophile devient anémophile (*cf.* l'évolution des Fagales, p. 170).

Les *Vitacées* (700 espèces tropicales et subtropicales, généralement lianescentes) seraient sœur de l'ensemble des Rosidées. La Vigne (*Vitis vinifera*) est originaire du Caucase (*fig.* 97).

Les **Géraniales** se limitent à 6 familles dont la plus connue est celle des Géraniacées.

Les *Géraniacées* (750 espèces dont les Géraniums, herbacées, cosmopolites et tempérées, les Pélargoniums, arbustifs, originaires de l'Afrique du Sud...) sont des herbes des régions tempérées et subtropicales. La fleur présente un androcée obdiplostémone et des glandes nectarifères : les fruits sont des méricarpes (*cf.* note p. 187). L'essence de Géranium est tirée d'un Pélargonium hybride appelée parfois Citronnelle à cause de son odeur (nom ambigu!), autrefois très cultivé à La Réunion; il passe pour repousser les moustiques...

1. CAM est un acronyme anglais signifiant Métabolisme Acide des Crassulacées.

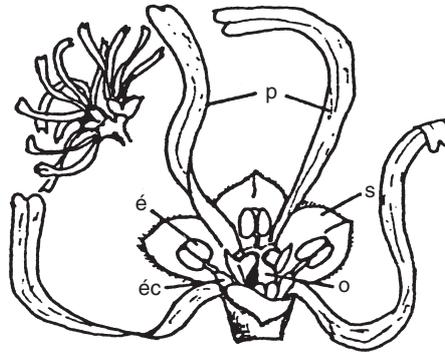


Fig. 96. Fleur hermaphrodite et pourvue de pétales de l'Hamamélis. é, étamines; éc, écailles représentant un deuxième verticille d'étamines; p, pétales; a, ovaire bicarpellé à l'origine d'une capsule; s, sépales. À gauche, cyme de trois fleurs.

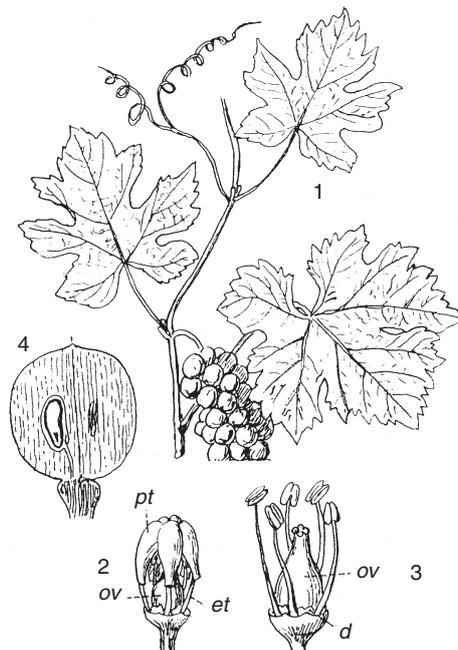


Fig. 97. La Vigne. En 1, rameau; en 2, fleur avec sa corolle (les 5 pétales tombent d'une pièce quand la fleur s'épanouit) et en 3, sans. Les sépales sont petits, soudés à la coupe florale; et, étamine superposée au pétale; d, disque nectarifère; ov, ovaire bicarpellé à l'origine d'une baie, le grain de raisin (en 4).

| EUROSIDÉES I

Les Eurosidiées I comprennent 7 ordres : Malpighiales, Oxalidales, Célas-
trales, Fabales, Rosales, Cucurbitales, Fagales. La place de quelques familles,
comme les *Zygothylacées-Kramériacées* (300 espèces tropicales dont le bois
de Gaïac, le Ratanhia officinal), reste à préciser.

Les **Malpighiales** (32 familles) comprennent notamment :

— les *Malpighiacées* (800 espèces tropicales), les *Erythroxylacées*
(260 espèces tropicales dont le Cocaier, arbuste du Pérou et de la Bolivie; ses
feuilles contiennent un alcaloïde à propriétés anesthésique et stupéfiante, la
cocaïne), les *Rhizophoracées* (120 espèces typiques des mangroves), les *Lina-
cées* (300 espèces dont le Lin), les *Hypéricacées* et *Clusiacées* (1 000 espèces
cosmopolites dont le Millepertuis : fig. 98). Les *Podostémacées* (45 espèces
très modifiées par leur habitat aquatique au point de ressembler à des
Mousses).

Dans tout cet ensemble les fleurs sont obdiplostémones (il peut y avoir des
avortements ou des multiplications par méristémonie).

— les *Violacées* (cf. ci-dessous) et famille apparentées, *Salicacées* et *Passiflo-
racées*, qui ont acquis des carpelles « ouverts ».

— les *Euphorbiacées* (cf. ci-dessous) vaste famille des régions chaudes.

Les feuilles des Malpighiales sont généralement simples : l'ovaire est très
fréquemment trilobulaire à styles libres; présence de glandes ou de disques
nectarifères.

Les **Oxalidales** (6 familles). Les *Oxalidacées* (900 espèces des régions
chaudes dont les Oxalis acclimatés à nos régions) sont également
obdiplostémones.

Les **Célastrales** (4 familles). Les *Célastracées* (850 espèces) sont postobdi-
plostémones. Ce sont des arbres ou des arbustes, comme le Fusain d'Europe
(Bonnet d'évêque), le *Catha edulis* (Qat ou Kat ou encore thé des Arabes),
riche en caféine.

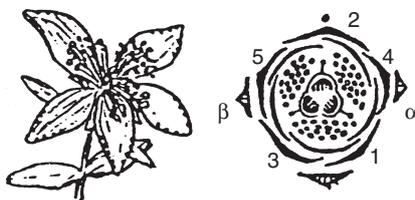


Fig. 98. Fleur et diagramme floral du Millepertuis montrant la coexistence d'une
préfloraison quinconce (calice) et d'une préfloraison tordue (corolle), de cycle
pentamère et trimère (trois carpelles, trois faisceaux d'étamines); α et β ,
préfeuilles de la fleur.

Les **Fabales** (17 000 espèces) comprennent les *Mimosacées-Césalpiniacées-Fabacées* et les *Polygalacées* (cf. ci-dessous), les *Quillajacées*.

Les **Rosales** en dehors des Rosacées (cf. ci-dessous) regroupent les *Rhamnacées*, les *Urticacées-Ulmacées-Moracées-Cannabacées* (souvent réunies dans un ordre, celui des Urticales), les *Eléagnacées*...

Les Fabales et Rosales ont conservé des carpelles très généralement indépendants; les feuilles sont souvent composées pennées (fig. 106 et 110).

Les **Fagales** arborescentes et les **Cucurbitales** lianescentes, bien que très différentes d'aspect, constituent un clade frère des Rosales. Ils ont en commun l'absence d'albumen, les fleurs unisexuées, l'ovaire infère et la présence d'acide férulique. Les Fagales comprennent les *Bétulacées-Fagacées* (cf. ci-dessous) et les familles affines, *Juglandacées*...

Les **Cucurbitales** (*Cucurbitacées, Bégoniacées*..., cf. ci-dessous) ont acquis des carpelles « ouverts »..

La plupart des Fabales et quelques genres appartenant aux *Bétulacées, Coriariacées, Rhamnacées, Eléagnacées* et *Rosacées*, fixent l'azote de l'air *via* la symbiose avec des procaryotes.

Les Fabales, les Rosales et certaines Fagales sont particulièrement riches en tannins.

VIOLACÉES (MALPIGHIALES)

Les Violacées¹ forment une petite famille d'un millier d'espèces (dont 400 espèces de Violettes) répandues dans le monde entier.

Nous limiterons notre étude aux Violettes².

La Violette odorante (fig. 99), par exemple, est une petite herbe vivace par un rhizome et que l'on rencontre dans les bois.

Les fleurs, d'un beau bleu-violet, sont très particulières et pentamères sauf au niveau des carpelles réduits à trois (d'autres espèces de la famille, plus primitives, en ont encore cinq); donc ici la trimérie est secondaire, évoluée et non primitive) :

- les 5 sépales se prolongent à leur base par un talon membraneux;
- la corolle est nettement zygomorphe;
- le pétale inférieur est éperonné;
- les deux pétales supérieurs sont redressés.

1. Du genre *Viola*, Violette; historiquement, le premier indicateur coloré utilisé en chimie fut extrait des Violettes.

2. La plupart des autres espèces sont sud-américaines et peuvent être des arbres ou arbustes, à fleurs presque régulières.

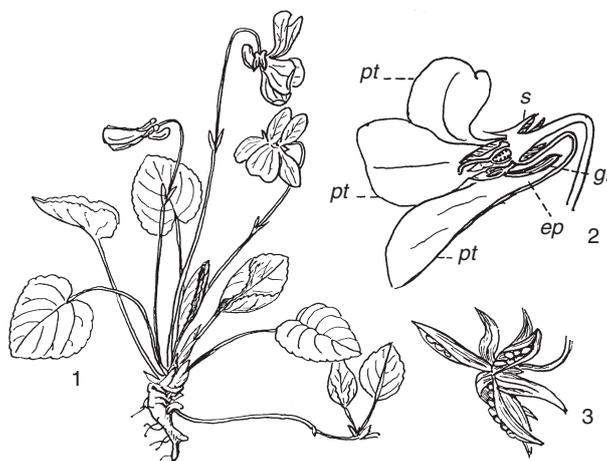


Fig. 99. *Violette odorante*. 1, port de la plante; 2, coupe de la fleur; 3, capsule déhiscente (pt, pétale; s, sépale; ep, éperon; gl, glande nectarifère).

— Les 5 étamines ont leurs anthères appliquées contre le style; les deux inférieures portent un appendice nectarifère, qui se loge dans l'éperon du pétale inférieur, qui joue ainsi le rôle de collecteur de nectar.

— Les 3 carpelles « ouverts », à stigmates soudés globuleux, donnent un fruit capsulaire s'ouvrant par trois fentes dorsales

— La graine est dispersée par les fourmis (cf. p. 77)

La *floraison et la fructification* des Violettes dépendent des longueurs relatives du jour et de la nuit. Au printemps où les jours sont courts, apparaissent les fleurs bleu-violet décrites ci-dessus; elles sont stériles et avortent. *Quand les jours deviennent longs*, ces fleurs sont remplacées par d'autres, petites, qui restent enterrées et ne s'épanouissent pas : on les appelle fleurs cléistogames (du grec *kleistos*, fermé). Les étamines étant appliquées contre le stigmate, l'autopollinisation est très facile : ces fleurs sont fertiles et donnent les graines.

On distingue deux groupes dans les Violettes : les Violettes proprement dites, comme la *Violette odorante*; les Pensées où les quatre pétales latéraux sont redressés. On les cultive fréquemment dans les jardins.

*

Les Salicacées (2 800 espèces) largement répandues, comprennent notamment les Saules et les Peupliers des régions froides (1600 espèces), à fleurs apétales disposées en « chatons » unisexués. Ces derniers, encore dressés et pourvus de nectaires chez les Saules, sont pollinisés par les insectes; pendants chez les Peupliers, leur pollinisation est anémophile. D'autres genres de Salicacées des régions chaudes, autrefois regroupés dans une famille à part, font le lien avec les Violacées. Tels les *Chaulmoogra* (*Hydnocarpus*) aux graines riches en une huile à propriétés antilépreuses.

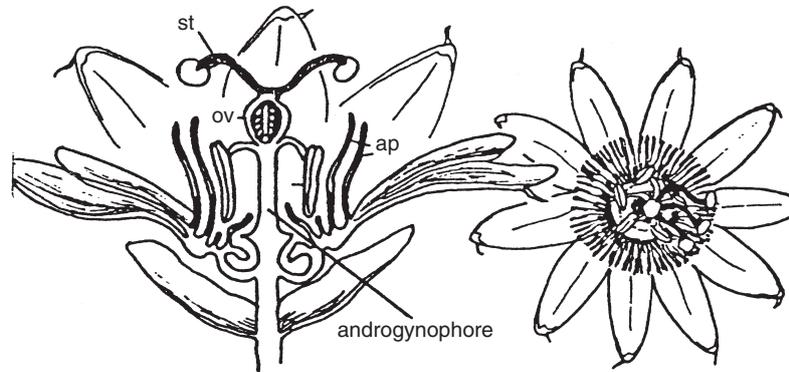


Fig. 100. La fleur de *Passiflore*, exemple type de fleurs tropicales surévoluées mais dont le modèle n'a pas été retenu par l'évolution. Dans cette fleur de la Passion, les appendices corollins, *ap*, sont la couronne d'épines du Christ, les étamines et les carpelles, *é*, les marteaux et les stigmates, *st*, les clous; *ov*, ovaire porté par l'androgyne.

Les *Passifloracées* comprennent 600 espèces souvent lianescentes. Les *Passiflores* ont des fleurs très sophistiquées avec un *androgyne* (colonne centrale portant les étamines et les carpelles), des *appendices corollins* (fig. 100)... On utilise les feuilles de *Passiflore incarnate* en pharmacie et on consomme le jus de la *Passiflore comestible*. La *Passiflore bleue* est une plante grimpante des jardins.

EUPHORBIACÉES¹ (MALPIGHIALES)

Avec plus de 10 000 espèces, c'est une des plus grandes familles des Plantes à ovaires, venant après les Astéracées, les Orchidacées et les « Légumineuses ». Les trois genres *Euphorbe*, *Croton* et *Phyllanthus*² couvrent à eux seuls près de la moitié des espèces.

C'est une famille *cosmopolite*, mais surtout bien représentée dans les zones *tropicales et subtropicales*.

En France on rencontre surtout les *Mercuriales* et les *Euphorbes* (fig. 101).

L'appareil végétatif et la fleur sont, chez cette famille, *exceptionnellement variables*, mais une *Euphorbiacée* se reconnaît à deux caractères constants :

- les fleurs sont *unisexuées*;
- le fruit est une capsule à déhiscence *tricoque*.

1. Du genre *Euphorbia*, *Euphorbe*, dédié au médecin du même nom.

2. Les *Phyllanthus* sont élevés au rang de famille indépendante, les *Phyllanthacées* (APG II).

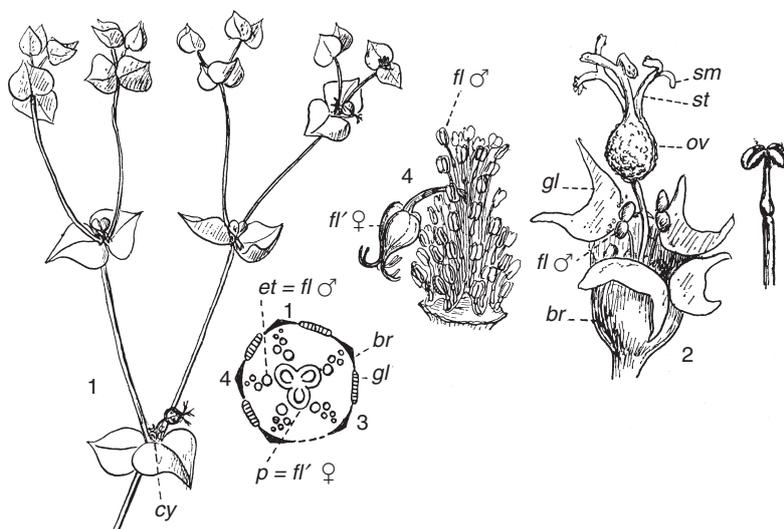


Fig. 101. *Euphorbe* 1, cyme bipare; 2, cyathe ou cyathium (cy); 3, diagramme floral de l'inflorescence; 4, cyathium débarrassé de l'involucre de bractées; fleur mâle, réduite à une étamine (et), fleur femelle (fl') réduite au pistil (p) (gl, glandes; br, bractées; ov, ovaire; st, style; sm, stigmate).

Appareil végétatif

Aucune autre famille ne présente, parmi les Plantes à fleurs, *plus de diversité!*
Ce sont :

- des arbres comme les caoutchoucs (Hévéa);
- des *arbustes* dont les rameaux sont parfois aplatis en forme de feuilles analogues aux *cladodes* (cf. p. 105);
- des *plantes cactiformes* en forme de cierge ou de sphère;
- des *herbes vivaces* comme la Mercuriale des bois;
- des *herbes annuelles* comme la Mercuriale des jardins;
- voire des herbes flottantes...

Le feuillage est également des plus variés. Le plus souvent simples, entières et alternes, les feuilles peuvent être aussi composées, palmées comme chez le Manioc; entières mais plus ou moins découpées, souvent palmées (Ricin); parfois opposées comme chez les Mercuriales.

Appareil reproducteur

La fleur et l'évolution florale

Les fleurs (fig. 102) ont également une structure très variée, mais sont généralement groupées en inflorescences (cymes unipares, multipares, grappes de

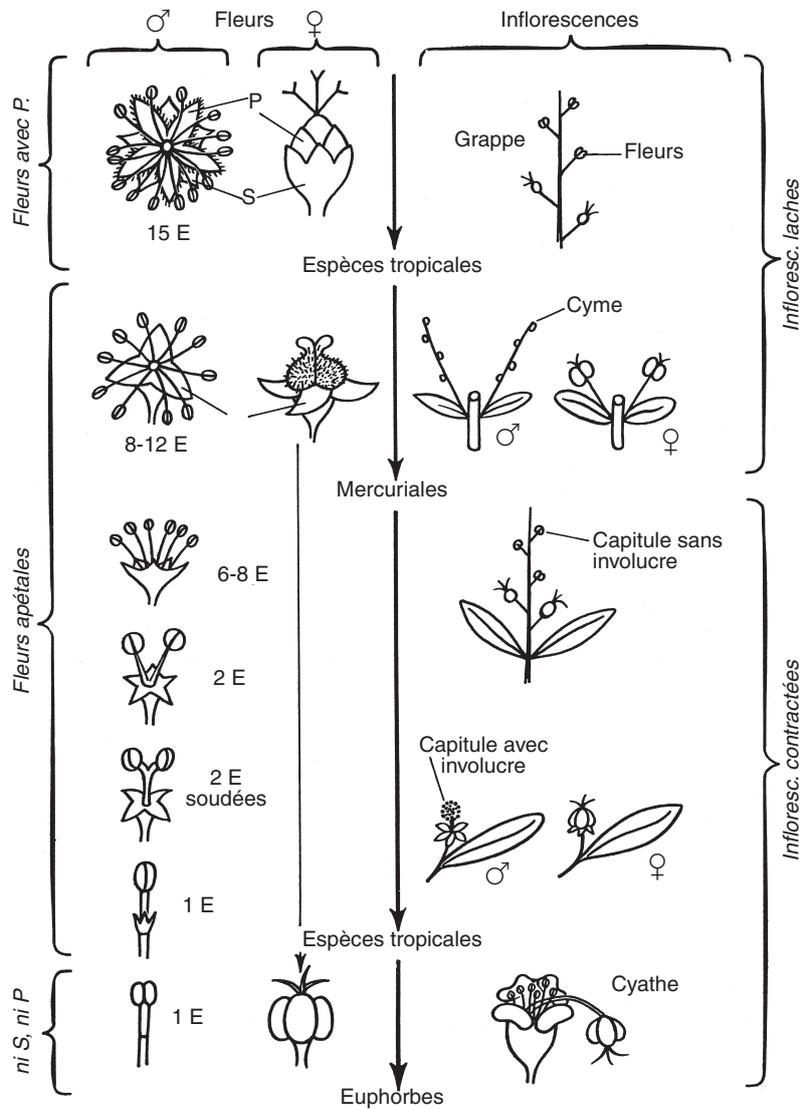


Fig. 102. Les inflorescences et les fleurs chez les Euphorbiacées. Schémas traduisant l'évolution parallèle des inflorescences à droite et des fleurs à gauche.

cymes) et toujours unisexuées. Les inflorescences mâles et femelles sont rarement portées par des pieds différents, comme chez les Mercuriales, espèces dioïques, mais le plus souvent groupées sur le même pied (espèces monoïques). Fréquemment, d'ailleurs, les inflorescences sont mixtes, comprenant des fleurs mâles et des fleurs femelles.

1. *Les espèces les moins évoluées ont des fleurs possédant un périanthe complet avec sépales et pétales; les étamines sont nombreuses (jusqu'à 250, chez les *Mallotus*), souvent soudées entre elles en faisceaux, parfois même, en tube staminal. De plus, ces fleurs sont portées par des inflorescences lâches : grappe, cyme.*

2. *À partir de ce type de fleurs et d'inflorescences, les Euphorbiacées réalisent une évolution orientée dans deux voies complémentaires.*

— Réduction du nombre de pièces florales :

Ainsi :

- les pétales disparaissent,
- les étamines deviennent moins nombreuses par avortement et condescence,
- puis les sépales disparaissent à leur tour.

— Condensation des inflorescences.

Ces deux voies sont, en effet, complémentaires car pour réaliser des inflorescences contractées, contenant de nombreuses fleurs, ces dernières doivent être petites, ce qui s'obtient le plus facilement en réduisant le nombre des pièces florales.

Cette évolution touche surtout les fleurs mâles : le gynécée tricarpellé des fleurs femelles n'est pratiquement pas compressible (chez quelques espèces comme les *Mercuriales*, la tricoque se réduit à une *bicoque* mais cette transformation est assez exceptionnelle). Aussi les fleurs femelles restent-elles en inflorescence lâche, qui d'ailleurs se limite souvent à quelques fleurs, voire à une seule.

Illustrons ces considérations théoriques par quelques exemples :

— *Primitivement, nous avons des fleurs avec des pétales, mais encore en inflorescence lâche.*

Chez le Ricin, les étamines sont très nombreuses et disposées en arbuscules ramifiés ou phalanges.

Chez les *Mercuriales*, l'androcée des fleurs mâles n'a qu'un petit nombre d'étamines, 8 à 12, très légèrement soudées à la base en trois faisceaux; le gynécée des fleurs femelles est réduit à une bicoque, mais dans une population il existe toujours quelques rares pieds à fleurs tricoques. Les fleurs mâles sont disposées en deux longs épis de glomérules (petites cymes) : les fleurs femelles sont situées seulement par une ou deux à l'aisselle des feuilles.

— Puis, *chez plusieurs espèces tropicales*, on assiste à une réduction et à une condescence des étamines (fig. 102). Chez une certaine espèce, on peut même trouver, selon les fleurs, de dix à deux et même une seule, étamines.

Parallèlement, tandis que les fleurs femelles restent en inflorescences lâches ou isolées, les fleurs mâles se rapprochent en inflorescences contractées (souvent elles-mêmes associées en inflorescence lâche), ressemblant à un capitule, d'abord *nu*, puis *entouré* d'une ou plusieurs bractées formant un involucre.

— Enfin, chez les *Euphorbes*, les fleurs mâles sont groupées en inflorescences très *contractées* (en cyme unipare hélicoïde de 4 à 8 fleurs) et pourvues à la base d'une bractée.

Mais ici :

- *Chaque fleur est réduite à une seule étamine sans calice.* Le filet se distingue du pédoncule par une légère articulation à la limite de l'organe (chez un genre voisin tropical, l'étamine est encore entourée par un petit calice rudimentaire).
- Les cinq inflorescences mâles sont situées de telle façon qu'elles entourent une inflorescence femelle réduite à une seule fleur réduite elle-même à son gynécée. L'ensemble est appelé *cyathe*. Les bractées situées à la base de chaque inflorescence mâle se soudent en un *involucre appelé péricyathe*. En outre, les stipules de ces bractées s'unissent pour former quatre (ou cinq) glandes nectarifères en croissant, qui, chez certaines espèces, s'accroissent et forment des lobes pétaloïdes (*Euphorbia fulgens* du Mexique).
- De plus, les cyathes sont à leur tour groupés en inflorescences complexes. Ce sont généralement des cymes de cyathes chez les Euphorbes et même chez les espèces exotiques des *incyathescences* : plusieurs cyathes devenus exclusivement mâles par avortement de la fleur femelle entourent un cyathe femelle réduit à la fleur femelle, le tout très condensé et protégé par des bractées (*Anthostema*).
- Enfin, chez certaines autres espèces américaines on observe la présence d'un cyathe zygomorphe, ce qui est un caractère tout à fait remarquable et exceptionnel au niveau de l'inflorescence.

Il faut particulièrement souligner que le cyathe, inflorescence complexe, a l'aspect d'une fleur bisexuée, apétale : les bractées du péricyathe simulent cinq sépales, les cinq inflorescences de fleurs mâles, cinq phalanges d'étamines, l'inflorescence femelle, un ovaire tricoque. Au point que de nombreux auteurs anciens y reconnaissaient la fleur complète et primitive (car apétale) des Euphorbiacées. *Ces auteurs auraient dû remarquer* :

- que les étamines se développent ici de l'intérieur vers l'extérieur, ce qui est l'ordre inverse d'une fleur où les étamines du centre sont d'abord moins épanouies que celles du pourtour,
- que les étamines sont articulées sur le pédoncule, ce qui est anormal et qui, nous l'avons vu, s'explique par l'anatomie comparée.

Mais il ne convient pas de les critiquer trop vite. Nous décrivons sans doute, encore, certaines fleurs comme telles, alors qu'elles ne sont que des inflorescences très contractées.

L'intérêt de l'étude de la fleur et de l'inflorescence chez les Euphorbiacées est de nous montrer le type d'une *évolution pseudocyclique* : partant d'un organe donné (la fleur), par transformations successives, on retrouve un organe ressemblant morphologiquement au premier (le cyathe), mais dont la structure est différente.

Le gynécée et le fruit

L'unité des Euphorbiacées est due à son gynécée très particulier, qui, à maturité, donne naissance à un fruit tout à fait typique.

— Le gynécée est formé de trois carpelles « fermés » à parois coccoïdes et à styles et stigmates séparés. Chaque carpelle contient un seul ovule¹.

— Le fruit est une capsule, dite *tricoque* (fig. 103), à déhiscence triple; à maturité, il se divise en trois coques, par déhiscence septicide et septifrage, les trois coques s'ouvrant elles-mêmes dorsalement par déhiscence loculicide.

Ce fruit est très constant. Nous avons vu qu'il pouvait se réduire à une capsule bicoque chez la *Mercuriale*. Exceptionnellement il peut y avoir subdivision des carpelles (*Sablier*).

— Les graines sont à réserves oléagineuses (huile de Ricin) et fréquemment pourvues d'une excroissance tégumentaire ou *caroncule*.

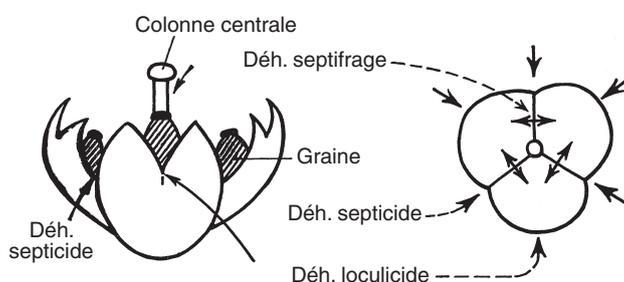


Fig. 103. La « tricoque » des Euphorbiacées.

Principales espèces

On rencontre les *Mercuriales* et plusieurs *Euphorbes*.

Les *Hévée*, originaires du Brésil et cultivés dans de nombreuses régions tropicales, sont la source la plus importante de caoutchouc naturel.

Le *tapioca* vient des tubercules de *Manioc*. C'est l'aliment de base de la plupart des populations africaines des régions forestières.

Le *Ricin* donne une huile plus guère utilisée comme purgatif.

Chez les fleuristes, on peut voir les *Poinsettia*, Euphorbes décoratives par les bractées rouges entourant les cyathes.

1. Cet ovule est généralement recouvert par une excroissance du placenta : l'obturateur. Il y a deux ovules chez les *Phyllanthus*.

FABACÉES (FABALES)

Généralités

Les Fabacées ou Légumineuses, avec 17 000 espèces répandues dans le monde entier, sont après les Astéracées la seconde « famille » des Eudicots.

Les *formes arborescentes* prédominent dans les pays chauds; les *formes herbacées* dans les régions tempérées.

Seul un carpelle persiste : il est à l'origine d'une gousse appelée « légume » par les premiers botanistes.

L'évolution des Fabacées se traduit par :

- la réduction du nombre des étamines,
- et surtout la création d'une fleur *zygomorphe*.

Ces tendances évolutives, plus ou moins synchrones, conduisent à de très nombreux types floraux, des plus archaïques aux plus évolués.

Les Fabacées peuvent être subdivisées en quatre sous-familles :

- les *Bauhinioïdées* comprenant les arbres à orchidées (*Bauhinia*) et les arbres de Judée¹ (*Cercis*);
- les *Césalpinioïdées* et les *Mimosoïdées* qui comprennent surtout des arbres des pays chauds : *Mimosa*², *Acacia*, *Cassia*³;
- Les *Faboïdées* (du genre *Faba*, Fève), autrefois appelées Papilionacées, en raison de la forme de la corolle en « papillon », voir plus bas comprennent de nombreux représentants de nos régions : les Trèfles, les Pois, les Haricots...

Les Mimosoïdées encore proches des Rosacées primitives, ont un périanthe régulier et réduit mais des étamines généralement très nombreuses.

Chez les Césalpinioïdées et les Faboïdées, le nombre des étamines se réduit en général à 10. Ce nombre, encore sujet à variations chez les Césalpinioïdées, est constant chez les Faboïdées et surtout la fleur acquiert une corolle zygomorphe.

On distingue alors :

- un pétale supérieur, appelé *étendard* (ou vexillum);
- deux pétales latéraux, les *ailles* :
- deux pétales inférieurs, plus ou moins appliqués l'un contre l'autre et qui forment la *carène*.

Mais cette zygomorphie n'est pas réalisée de la même façon chez les deux familles (fig. 104).

Chez les Césalpinioïdées, l'étendard est assez discret recouvert par les pétales latéraux eux-mêmes recouverts par les pétales de la carène.

1. L'arbre de Judée, très décoratif, est cultivé dans les parcs.

2. Le Mimosa « des fleuristes » appartient en fait au genre *Acacia* (*Mimosoïdées*), dont, en outre, certaines espèces ont un intérêt pharmaceutique, par exemple l'*Acacia verek*, qui fournit la gomme arabique.

3. Diverses espèces de *Cassia*, autres représentants des *Césalpinioïdées*, fournissent une drogue laxative, le Séné. Les Flamboyants (*Delonix regia*) sont la parure des tropiques.

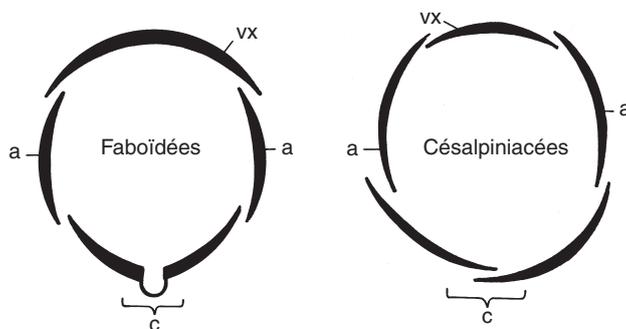


Fig. 104. Préfloraison descendante des Faboïdées et ascendante des Césalpinioïdées (vx, étendard ou vexillum; a, ailes; c, carène).

Chez les Faboïdées, l'étendard est très grand et il recouvre les pétales latéraux ou ailes, qui à leur tour recouvrent les pétales de la carène.

Nous limiterons notre étude aux Faboïdées, seule sous-famille dont les représentants sont nombreux dans nos régions.

Les Faboïdées, avec 10 000 espèces représentent d'ailleurs la plus grande partie des « Légumineuses ».

On y trouve des arbres, la plupart exotiques, voire des *lianes*, mais surtout de nombreuses *espèces herbacées* vivaces ou annuelles. Le Pois cultivé (fig. 105) en est un bon exemple. Certaines Faboïdées sont cosmopolites; comme le Lotier corniculé; d'autres couvrent à elles seules de vastes étendues: landes à Ajoncs, steppes à Astragales...

C'est une famille exceptionnellement *homogène*, très reconnaissable à l'aspect de ses feuilles alternes, stipulées et composées pennées, à celui de ses fleurs, à corolles dites « en papillon » et par ses fruits ou gousses.

Appareil végétatif

Nous insisterons sur deux points: la particularité biologique des racines et l'évolution foliaire.

1. Les racines présentent des renflements ou *nodosités*. Ce sont des radicelles déformées à la suite d'une infestation par des bactéries, les *Rhizobium*, dont il existe plusieurs variétés ou espèces suivant la Fabacée atteinte. Il s'établit une symbiose entre cette dernière et la bactérie¹.

1. Les nodosités, présentes chez 90 % des espèces de Faboïdées, le sont également chez les Mimosoïdées (même pourcentage) et les Césalpinioïdées (1/3 des espèces), ce qui est une preuve supplémentaire de l'unicité des Fabales. L'enrichissement du sol en azote par les Trèfles, Luzernes... était déjà connu des Romains qui avaient mis au point la technique de rotation des cultures.

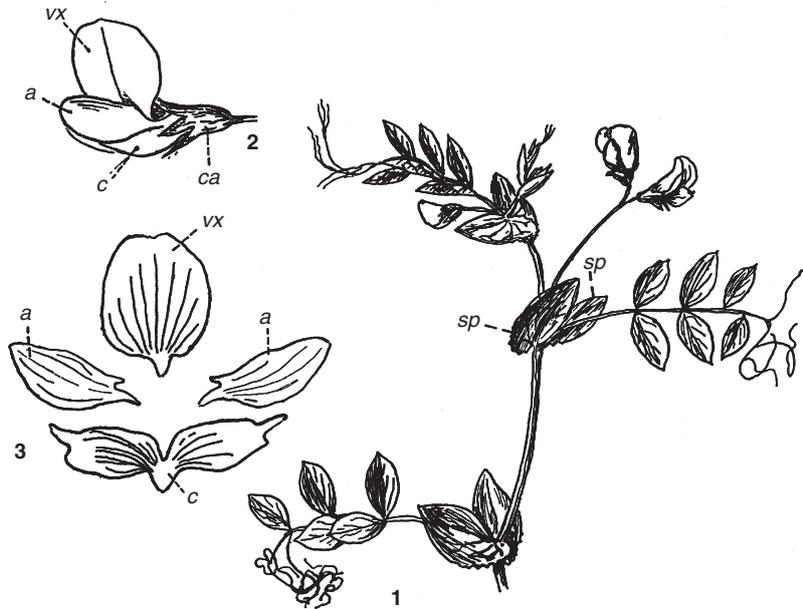


Fig. 105. *Pois*, 1, fragment de la tige florifère : *sp*, stipule; 2, fleur; 3, diverses pièces de la corolle : *ca*, calice; *vx*, étendard ou vexillum; *a*, ailes; *c*, carène.

Celle-ci fixe l'azote atmosphérique, empruntant l'énergie nécessaire dans les sucres formés par la plante. *En retour*, cette dernière utilise la majeure partie de l' NH_3 synthétisée par la bactérie (cf. *Biochimie végétale*, p. 59).

2. Les feuilles, primitivement alternes, composées-imparipennées et stipulées, peuvent évoluer vers une feuille simple, ou vers une feuille composée-pennée (fig. 106); en particulier, la foliole terminale se transforme souvent en vrille et les stipules peuvent devenir plus importantes que les feuilles, voire les remplacer.

Ainsi, à partir de une feuille à folioles imparipennées (Sainfoin, Réglisse), il peut y avoir :

- disparition de la foliole terminale (Fève);
- ou sa transformation en vrille (Vesce). Les folioles latérales peuvent alors se réduire à deux ou même totalement disparaître, tandis que, par compensation, les stipules acquièrent la taille de folioles (Gesse);
- réduction à trois folioles (Trèfle, Lotier; chez ce dernier, les stipules sont très importantes et simulent une feuille à cinq folioles); suite à une mutation, certaines feuilles de Trèfle sont à « quatre feuilles »;
- ou même à la seule foliole terminale (ex. : les feuilles de l'extrémité des rameaux chez le Genêt à balais);
- transformation des stipules en épines (Robinier faux-acacia);

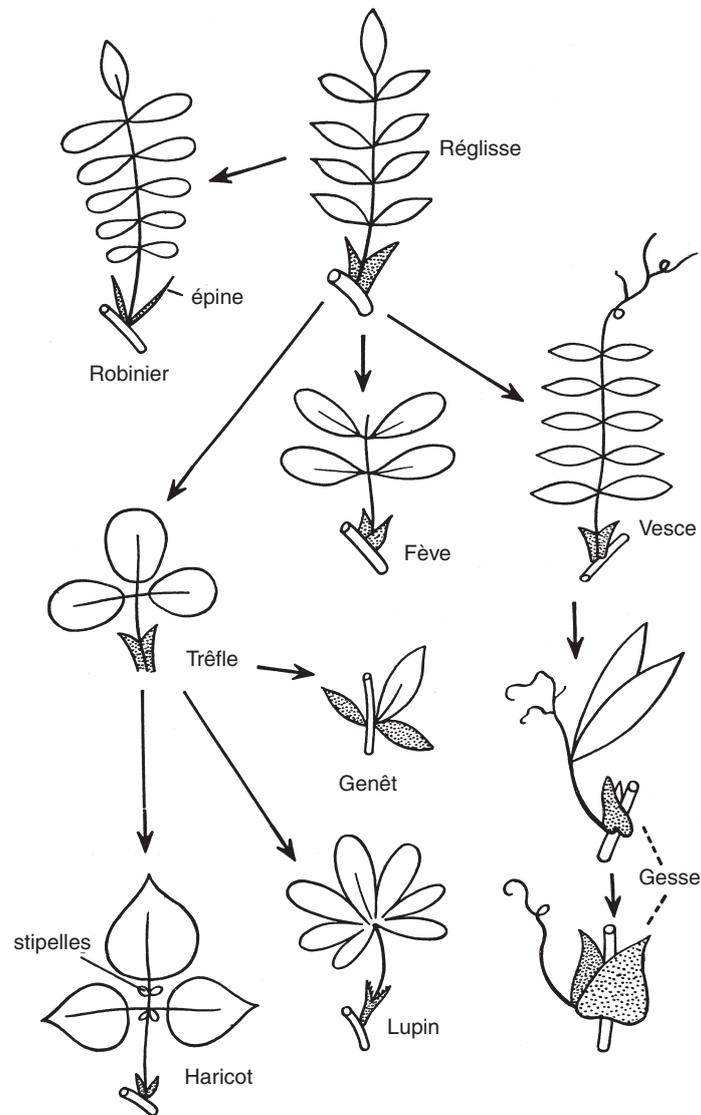


Fig. 106. Divers types de feuilles chez les Faboïdées (en pointillé, les stipules). Comparer à la fig. 110 relative aux Rosacées.

- ultérieurement, par surévolution, subdivision des deux folioles latérales (Lupin);
- et toujours par surévolution, développement de *petites stipules* au niveau des folioles, ce sont les *stipelles* (Haricot).

Appareil reproducteur

La fleur

Les fleurs sont groupées en grappes plus ou moins allongées.

– La coupe florale est peu marquée, presque plane.

– *Le calice*, gamosépale, a cinq dents, qui se groupent parfois en deux lèvres (Genêt).

– *La corolle*, très zygomorphe, est dite « papilionacée ». Nous avons vu que le pétale supérieur est très important : c'est l'étendard. Il recouvre les deux pétales latéraux ou ailes, qui recouvrent eux-mêmes ceux de la carène. Ces derniers comprimés par les autres pétales ont d'ailleurs tendance à se souder plus ou moins longuement par leurs bords communs.

– Chez les Trèfles, où les fleurs sont très serrées dans l'inflorescence, l'ensemble des pétales peut se souder; la corolle devient gamopétale. Chez quelques espèces tropicales, seul l'étendard persiste.

– *L'androcée* compte dix étamines¹ qui peuvent être *libres* chez les espèces les plus primitives, soudées entre elles par leur filet, sauf une, comme chez le Haricot (cas le plus fréquent) ou *toutes soudées* comme chez les Genêts (fig. 107).

– *Le gynécée* est représenté par un carpelle allongé, pluriovulé et surmonté d'un style de forme variable.

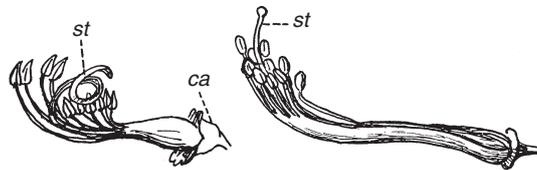


Fig. 107. Exemples d'androcées de Faboïdées présentant divers modes de soudure des pièces : à gauche, les dix étamines sont soudées (Genêt à balais); à droite, neuf étamines sont soudées, une restant libre; st, stigmate; ca, calice.

Le fruit

Nous avons vu qu'il caractérisait l'ensemble des Fabales. La *gousse* ou *légume* est un fruit sec défini par une double ouverture : ventrale (le long de la ligne de suture du carpelle, comme pour une follicule) et dorsale (au niveau de la nervure principale de la feuille carpellaire).

La gousse peut, chez quelques espèces, *se transformer secondairement*. Ces variations sont analogues à celles que nous décrirons chez les Brassicoïdées pour les siliques.

1. Disposées primitivement en deux verticilles de cinq pièces; on distingue généralement cinq grandes étamines (verticille externe) et cinq petites (dont une est le plus souvent libre).

Ainsi (fig. 108) :

— La gousse peut devenir pauciséminée (et alors généralement indéhiscente). Le fruit de l'Arachide ou cacahuète contient encore deux à quatre graines : le fruit du Sainfoin ne contient plus qu'une seule graine et devient un akène.

— La gousse, bien que pluriséminée, peut perdre ses déhiscences dorsales et centrales. Elle devient lomentacée. Dans les cas les plus primitifs, les graines sont libérées par pourriture du fruit (Sophora), mais également la gousse acquiert une désarticulation secondaire en segments akénoïdes (Coronille).

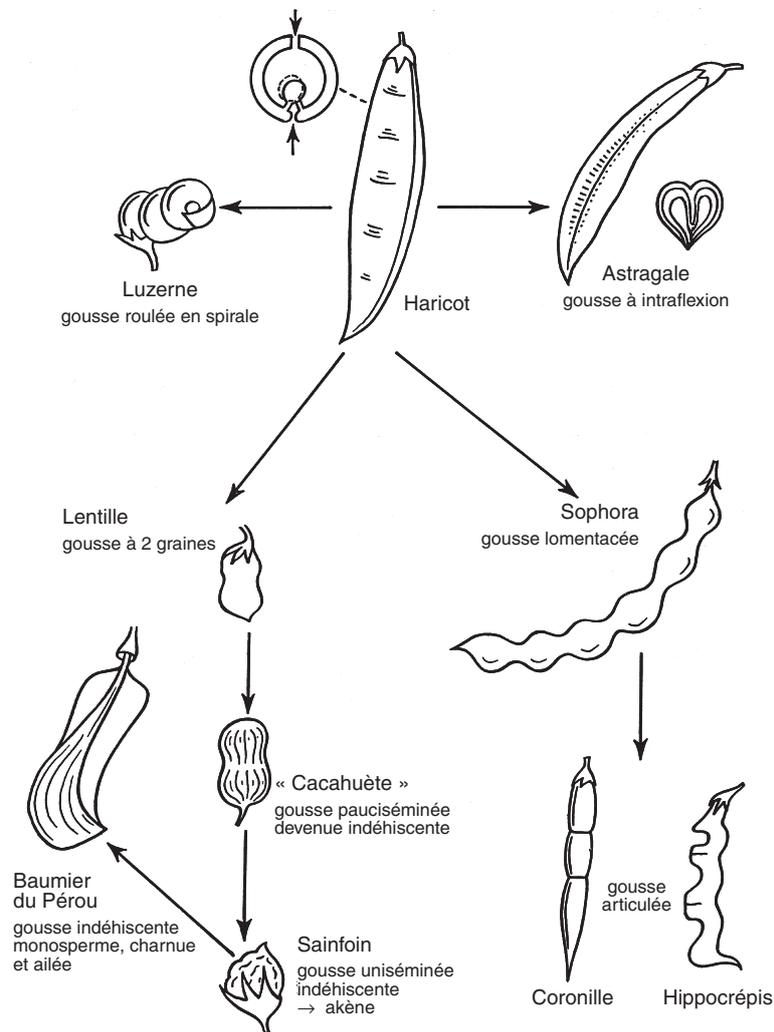


Fig. 108. La gousse chez les Faboïdées : principales variations. Comparer à la fig. 121.

— La gousse peut prendre également une fausse cloison longitudinale par introflexion (Astragale).

— Enfin les gousses peuvent devenir spiralées ou arquées (Luzerne), vésiculeuse (Bagueaudier), ailées ou charnues (Caroubier)...

Les graines, résultant d'un ovule courbe, sont *elles-mêmes arquées*. Elles sont exalbuminées et riches en amidon, matières protéiques¹ (*aleurone*) et huile; selon les genres, c'est l'une ou l'autre de ces réserves qui domine (ex. : amidon chez les Pois, Haricot, Fève, Lentille : huile chez l'Arachide; protéines chez le Soja).

Principales espèces

Plusieurs Faboïdées sont rencontrées fréquemment : Trèfle des prés, Trèfle blanc, Vesce. Lotier, Mélilot, Genêt à balais...

Nous venons de voir que bon nombre produisaient des graines *alimentaires* Pois, Haricot, Fenugrec qui était utilisé dans les harems pour arrondir les formes féminines... De nombreuses Faboïdées sont aussi utilisées pour l'alimentation du bétail, sous forme de fourrage : Luzerne, Sainfoin, Trèfle...

Le Soja est utilisé sur une large échelle dans l'élevage industriel. D'autres sont *ornementales* : Robinier faux-acacia, Cytise, Glycine...

On extrait la *spartéine* du Genêt à balais, l'*ésérine* de la Fève de Calabar, les *baumes de Tolu et du Pérou* des *Myroxylon*, les *roténones* insecticides des *Derris* et des *Lonchocarpus*, le *suc de réglisse* des racines de Réglisse, la *gomme adragante* des Astragales...

*

Les *Polygalacées* (2 000 espèces dont 1 000 appartenant au genre *Polygala*) sont des herbes ou de petits arbres cosmopolites à fleurs zygomorphes en papillon : 2 des 5 sépales sont en forme d'aile et pétaloïdes : la corolle est réduite à 3 pièces dont la médiane en forme de carène se termine par des appendices laciniés; les 8 étamines sont soudées par leur filet et à la corolle; les anthères sont poricides : le fruit à 2 carpelles uniovulés est une capsule loculicide.

Les *Quillajacées* (4 espèces de Quillaja) sont des arbres de l'Amérique du sud, dont le bois dit « de Panama » est riche en saponine.

ROSACÉES (ROSALES)²

Généralités

Les Rosacées constituent une importante famille tant par le nombre des espèces (plus de 3 000) que par la *diversité* végétative et florale de ses représentants.

Aussi une Rosacée peut ne pas se reconnaître de prime abord; celles-ci nous fournissent un nouvel exemple de famille par enchaînement.

1. Cette richesse en protéines est une des conséquences de la symbiose avec les *Rhizobium*.

2. Du genre *Rosa*, Rose.

Elles habitent sensiblement *toutes les contrées du monde* mais sont surtout abondantes dans les régions tempérées de l'hémisphère Nord. La flore de France en compte de nombreux représentants. On peut considérer les Rosacées comme un excellent *type moyen* d'Eudicots.

Cette famille est enfin remarquable par la grande *diversité* du fruit. Elle occupe une large place au rayon des fruits alimentaires.

Appareil végétatif

Les Rosacées comprennent toutes les formes végétatives possibles : certaines sont herbacées comme les Fraisiers (fig. 111), remarquables par leurs *tiges rampantes ou stolons*; d'autres sont des arbustes comme les Rosiers, les Ronces, les Framboisiers. Leurs poils épidermiques, massifs et lignifiés, sont transformés en aiguillons crochus et piquants. Cette nature épidermique est facilement vérifiable : les aiguillons se détachent facilement de la tige, en entraînant souvent des lambeaux d'épiderme.

Enfin, beaucoup de Rosacées sont des arbres, tels les Cerisiers, Pruniers (dont une espèce, le *Prunus laurocerasus* ou Laurier-cerise (fig. 109), est utilisée en pharmacie), Pêchers, Pommiers, Poiriers. Ces arbres fournissent les principaux fruits des régions tempérées. Certains de leurs *rameaux* se transforment fréquemment en *épines*.

Les *feuilles* sont toujours *alternes* et *stipulées*. Primitivement, elles sont composées, imparipennées, avec des folioles dentées (parfois, alternativement grandes et petites : Reine de prés, Aigremoine).



Fig. 109. *Laurier-cerise*, fragment de rameau florifère; au dessus, rameau avec fruits.

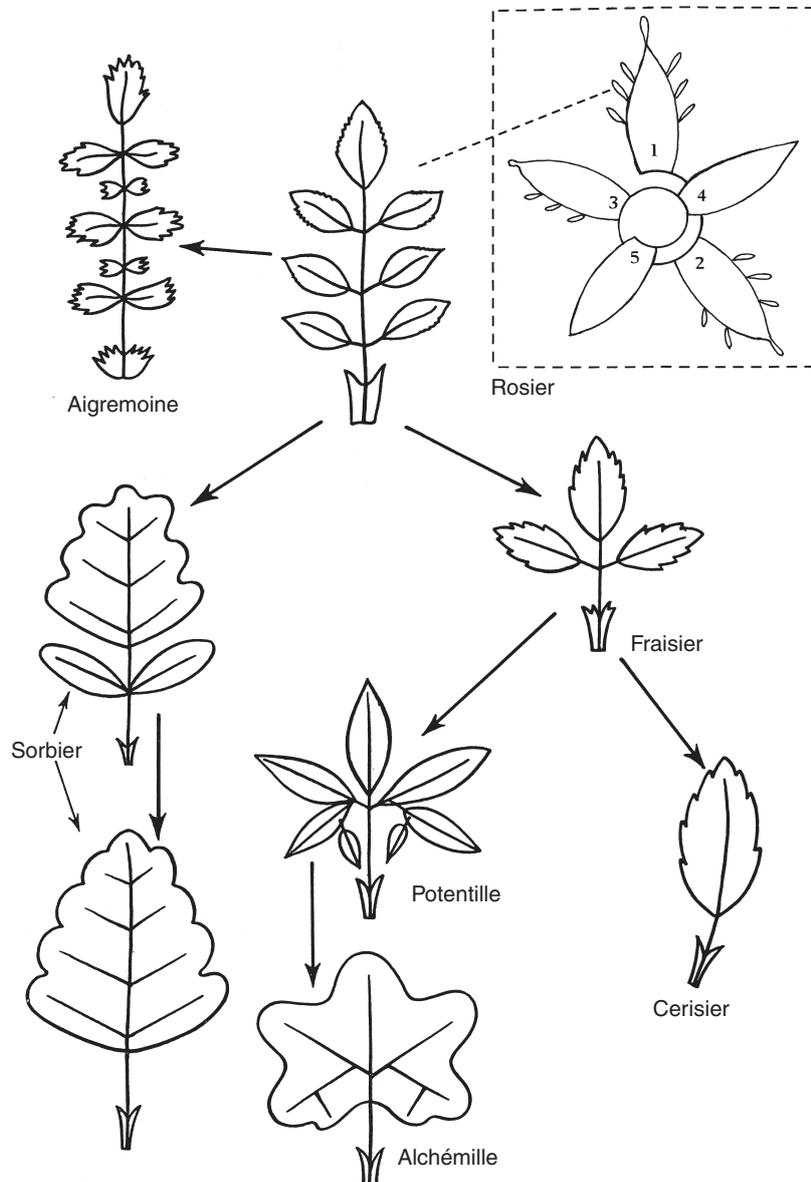


Fig. 110. La feuille chez les Rosacées. Schémas traduisant l'évolution. On connaît une mutation du Fraisier, *Fragaria vesca* var. *monophylla*, qui ne possède plus qu'une foliole. En médaillon, les sépales de la fleur des Rosiers à préfloraison quinconciale : les sépales 1, 2 et 3, les plus externes possèdent encore des « barbules », vestiges des folioles latérales.

Puis deux évolutions sont possibles (fig. 110) :

– *confluence des folioles entre elles*. Ce cas est très net chez les Sorbiers où l'on assiste à cette transformation d'espèce en espèce ou parfois chez une même espèce;

– *réduction à trois folioles*, comme chez le Fraisier, ou même à une, comme chez la majorité des arbres fruitiers : Prunier, Cerisier, Pommier.

Par *surévolution* des folioles de 3^e et 4^e ordre peuvent naître sur les deux folioles latérales; conduisant à une disposition digitée (Potentille) qui peut d'ailleurs devenir ultérieurement gamofoliolée (Alchémille).

Appareil reproducteur

La fleur

Elles sont disposées en grappes, ou en formes dérivées de la grappe comme l'épi des Aigremaines, ou le corymbe des Poiriers et des Pommiers.

Leur formule est :

$$5 S + 5 P + n \times 5 E + 5 C \text{ indépendants}$$

L'*origine quinconciale du calice* est bien visible chez les Églantiers; la présence de barbules (fig. 110) montre qu'il y a eu sépalisation des bractées.

Au calice s'adjoint souvent un second calice ou calicule (ex. : Fraisier, fig. 111).



Fig. 111. *Fraisier*. 1, port de la plante; 2, face inférieure de la fleur montrant le calicule, *cal*; les sépales, *s* et les pétales, *p*; 3, style gynobasique, *st* (*ov*, ovaire proprement dit). Chez les Malvacées, nous verrons aussi un calicule, formé de 3, 6, 9 pièces : nous l'expliquerons par la sépalisation des bractées les plus proches de la fleur. *Ici*, les sépalules sont toujours en même nombre que les sépales et l'origine de ce calicule est stipulaire : les 10 stipules des sépales se soudent deux à deux.

— *La corolle*, régulière, est de type rosacé.

— *Les étamines* sont assez souvent au nombre de vingt (chez les Pommiers, Poiriers, Pruniers, par exemple), mais peuvent être, *par surévolution*, plus nombreuses *comme chez la majorité des Rosacées* (environ 40 chez les Cerisiers, 100 chez les Rosiers...).

— Les carpelles sont primitivement au nombre de 5 et pluriovulés, *mais le réceptacle floral*, soit en se creusant (il forme ainsi une coupe profonde), soit en se bombant en thalamus entraîne une augmentation du nombre des carpelles, qui occupent toute la place offerte au gynécée (fig. 82).

Parallèlement à l'augmentation de leur nombre, les carpelles deviennent pauciovulés (un ou deux ovules); les fruits qui en proviennent seront *des akènes ou des drupes* [dans le cas où il y a deux ovules, comme chez les arbres à noyaux (Cerisiers, Amandiers...), un seul ovule est fertile¹].

De plus, par surévolution, chez quelques groupes, les carpelles peuvent :

— prendre une forme très *courte, ramassée*, dite à style gynobasique (ex. : Fraisiers, fig. 111),

— ou se souder à la coupe florale par un passage à l'ovaire infère : les carpelles, alors peu nombreux (cinq en général), deviennent *plus ou moins concrescents* entre eux (chez les Poiriers, les styles sont encore libres; ils sont soudés chez les Pommiers).

Enfin, tout un ensemble d'espèces est caractérisé par la tendance au groupement des fleurs en grappe ou épis, très serrés, simulant parfois des capitules (Aigremoine, Pimprenelle...). Ce phénomène s'accompagne alors – tout comme ce que nous avons vu chez les Euphorbiacées de la réduction des pièces florales² : perte des pétales; étamines réduites à 15, 10, 5, 4 (dans ce cas la fleur devient tétramère), voire à une; carpelles réduits à deux ou un.

Le fruit

La nature du fruit *dépend étroitement de la structure du réceptacle floral* (fig. 112).

1. ***Le réceptacle est plan ou légèrement concave*** – Les cinq carpelles, pluriovulés, engendrent à maturité cinq follicules. C'est le cas des Spirées et alliées.

Chez la *Reine des prés*, espèce de nos régions, les carpelles ne contiennent que deux ovules dont un avorte : les fruits, uniséminés, sont des akènes contournés en spirale. On observe ainsi une augmentation du nombre des carpelles (on en trouve de 5 à 9) *compensant* la diminution de celui des graines.

Cette évolution se confirme chez les autres groupes où le fruit est soit un akène, soit une drupe³.

1. Chez l'Amandier, lorsque l'avortement n'a pas lieu, on trouve des amandes jumelles à l'origine du jeu « Bonjour Philippine ».

2. Chez les Alchémilles et les Sanguisorbes, à l'apétalie s'ajoute la tétramérie des fleurs.

3. Ces fruits sont très voisins, l'un sec, l'autre charnu (*cf.* généralités sur les fruits).

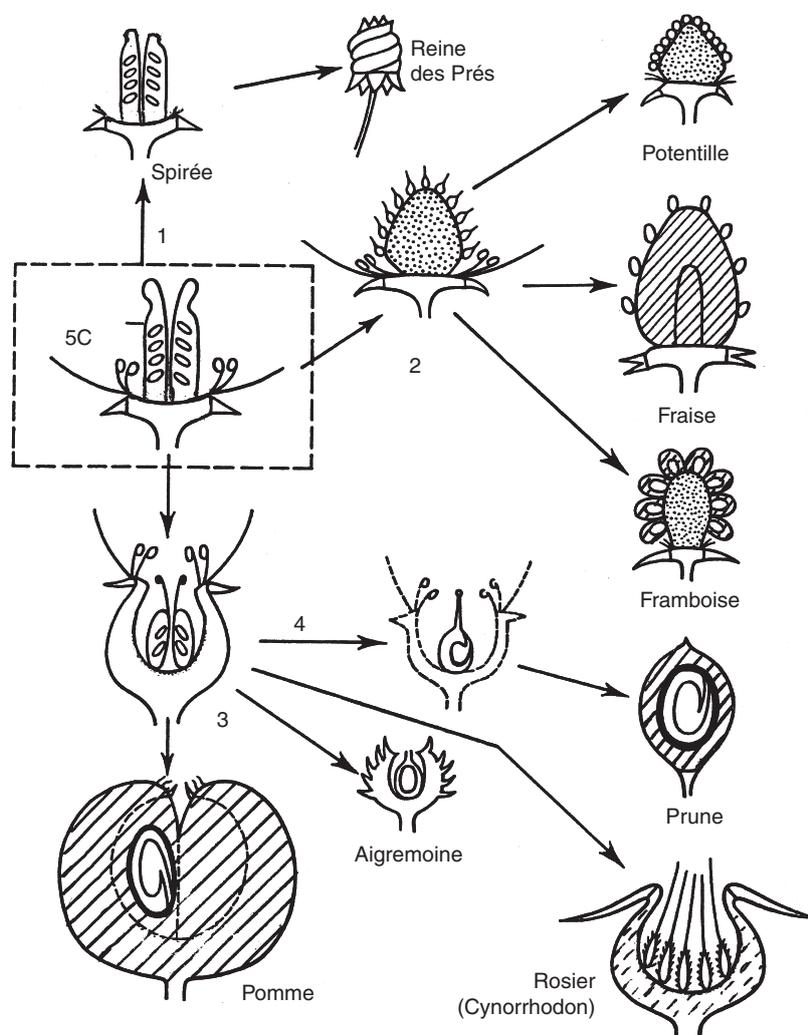


Fig. 112. La fleur et le fruit chez les Rosacées. Le thalamus est figuré en pointillés; les traits obliques indiquent la succulence; les chiffres renvoient au texte.

2. Le réceptacle se bombe en thalamus

• Les fruits sont des akènes. Le thalamus reste sec chez les Potentilles, la Benoîte, il devient charnu dans le cas des Fraisiers¹.

1. Le «fruit», appelé fraise est formé par un volumineux thalamus charnu portant de nombreux akènes.

- *Les fruits sont des petites drupes ou drupéoles*

- c'est le cas du Framboisier

- le thalamus reste sec : c'est l'ensemble des drupéoles ici plus ou moins concrescentes entre elles qui est comestible (chez le Roncier, la soudure des drupéoles est encore imparfaite).

3. *Le réceptacle est creusé en coupe*

- Les fruits sont des akènes : poilus et très nombreux chez les Églantiers où le réceptacle devient charnu et rouge (cynorrhodon), peu nombreux chez l'Aigremoine où le réceptacle, réduit, reste membraneux

- Les fruits sont des drupes : ils seront donc volumineux à maturité et le nombre des carpelles est réduit.

Chez les Pommiers et les Poiriers, les 5 drupes proviennent de 5 carpelles, plus ou moins soudés latéralement et concrescents au réceptacle; elles sont donc, elles aussi, soudées entre elles et avec le réceptacle : les parties comestibles de la pomme et de la poire sont formées par la partie externe et charnue des drupes et surtout par le réceptacle devenu également charnu (au sommet du « fruit », on retrouve les restes, fanés, des sépales, pétales et étamines).

Les noyaux sont rarement ligneux, comme chez le Néflier ou l'Aubépine, mais, généralement, simplement parcheminés et les parties les plus dures du fruit correspondent aux téguments des graines appelées ici communément «pépins¹».

4. *La coupe devient caduque chez les Pruniers* et, de façon générale, chez les Rosacées à noyau dont la fleur ne comporte qu'un seul carpelle. La drupe est *nue à maturité* et, au sommet d'une pêche, d'une cerise, on ne retrouve pas les restes des sépales, pétales et étamines, mais simplement la trace de l'insertion du style. La dépression longitudinale de ces fruits correspond à la ligne de suture du carpelle. La drupe à maturité est parfois très peu charnue comme chez les Amandiers.

Principales espèces

Nous avons déjà cité les principales espèces au cours de notre étude. De nombreuses espèces sont cultivées comme plante d'ornement (Rosiers, Cotonéasters, Corète)... et surtout comme arbres fruitiers.

Le *Prunus africana*, une des rares Rosacées tropicales, est utilisé dans l'adénome de la prostate.

L'huile extraite des graines de l'Amandier (huile d'amandes douces) et celle obtenue à partir de plusieurs Rosacées à noyaux (huile de noyaux), sont inscrites à la pharmacopée.

*

Les *Rhamnacees* comprennent 900 espèces. Le Nerprun (*Rhamnus cathartica*) intéresse le pharmacien pour les propriétés laxatives des «baies» – en réalité des drupes – il en est de même de l'écorce de Bourdaine (*Frangula alnus*).

1. Le terme «pépin» est généralement réservé aux graines contenues dans des baies (ex. : pépins de raisin, pépins d'orange...); celui d'amande aux graines contenues dans un noyau. À l'origine, les pépinières semaient surtout des arbres à pépins.

Les *Urticacées* (1 000 espèces), *Moracées-Cannabacées* (3 000 espèces), *Ulmacées* (2 000 espèces) forment un ensemble homogène. Certaines espèces se sont adaptées aux régions tempérées, comme les Ormes, Orties, Chanvre, Houblon... mais la majorité appartiennent aux régions chaudes : Figuier, Arbre à pain, Chanvre indien (= variété *indica* du Chanvre).

Les espèces sont dioïques (Ortie, Chanvre, Houblon) ou monoïques. Les fleurs, apétales, souvent tétramères (4 S, 4 E), sont *groupées en inflorescences condensées* facilitant la pollinisation par le vent; l'ovaire, formé de deux ou un seul carpelle est toujours uniloculaire et uniovulé; le fruit est un *akène* (une samare chez l'Orme), plus rarement une petite drupe (Mûrier). Chez les *Moracées*, les fruits d'une même inflorescence *s'agrègent souvent entre eux* et avec les axes floraux épaissis en forme de massue (mûre du Mûrier¹, fruit de l'Arbre à pain) ou en forme d'urne (figue) pour former une infrutescence.

Le genre *Ficus* comprend plus de 600 espèces. Le Figuier, indigène des régions méditerranéennes, produit les figues, riches en vitamines A, B et C. Le Figuier étrangleur, asiatique, par le biais de racines adventives développées à partir des branches, est un terrible envahisseur.

Les feuilles du Mûrier blanc (dont les parenchymes foliaire peuvent être cultivée *in vitro*) servent à l'élevage des vers à soie.

Le Chanvre (*Cannabis sativa*), une *Cannabacée*, est utilisée pour ses fibres libériennes textiles et ses graines, le chènevis; le Chanvre indien produit une résine à propriétés stupéfiantes : haschich, marihuana, cannabis... La Ramie, une *Urticacée*, est également employée pour ses fibres textiles.

Le Houblon, herbe à tige volubile proche du Chanvre donne son amertume à la bière.

Les *Eléagnacées* (50 espèces des lieux arides) comprennent les Argousiers aux fruits riches en vitamine C et dont les racines fixent l'azote atmosphérique par une symbiose avec des Actinomycètes.

FAGACÉES-BÉTULACÉES (FAGALES)

Généralités

Les *Fagacées*²-*Bétulacées* (14 genres, 1 200 espèces) regroupent les espèces dominantes des *forêts américaines et eurasiennes des régions tempérées et froides* : Chênes, *Nothofagus*³, Hêtres. Châtaigniers, Charmes, Bouleaux, Noisetiers, Aulnes... Pour les forestiers ils constituent la plupart⁴ des feuillus,

1. La mûre Mûrier résulte d'une inflorescence alors que celle du Roncier provient d'une seule fleur.

2. Du grec *phago*, je mange. Les faînes, fruits du hêtre, sont comestibles.

3. Les *Nothofagus* ou hêtres antarctiques, forment maintenant une famille séparée, les *Nothofagacées*.

4. Les Merisiers (*Rosacées*), les Tilleuls (*Malvacées*) et les Érables (*Sapindacées*) sont des exemples de feuillus n'appartenant pas aux *Fagacées*.

arbres à feuilles isolées et caduques¹ par opposition aux résineux à feuillage persistant. Leur biomasse est à peine inférieure à celle des conifères.

Des fossiles de Fagacées ont été trouvés depuis le milieu du Crétacé, soit il y a 90 millions d'années. Apparues sous un climat plus chaud qu'aujourd'hui, à proximité de l'équateur, les Fagacées ont migré ensuite vers les pôles. Leurs racines forment des ectomycorhizes avec des champignons à hyphes. Les Aulnes fixent l'azote atmosphérique par symbiose avec un Actinomycète. Leur ancienneté explique certains traits archaïques :

- lors de la fécondation, le tube pollinique n'entre pas dans l'ovule par son sommet (ce qui est le cas général) mais latéralement ou même à sa base;
- les éléments du bois possèdent encore des perforations de type scalariforme;
- les fleurs sont construites sur un type 3 (ou 2);
- leurs graines, comme celles des pays tropicaux, ne supportent pas la dessiccation.

Appareil reproducteur

Les fleurs unisexuées ont un périanthe nul ou réduit, entouré de bractées sépaloides. Les fleurs mâles ont 2 à 4 étamines, parfois plus (jusqu'à 40 par multiplication secondaire, liée à l'anémogamie²); les fleurs femelles ont 2 à 6 carpelles soudés formant un ovaire infère.

Les fleurs sont regroupées en inflorescences composées ou chatons. Le chaton est un épi portant des fleurs sessiles unisexuées (fig. 113) :

Ces fleurs sont chez les Fagales groupées en cymes bipares triflores très contractées (fig. 114).

Trois points sont aussitôt à retenir :

1. Faute de place, les fleurs de rang (3) n'apparaissent jamais. Leur emplacement est cependant marqué par 4 bractées. La cyme entière comprend donc 3 fleurs et 7 bractées mais très souvent :

les bractées de rang (3) avortent;

la cyme est réduite soit à la fleur centrale (Chêne...) soit aux deux fleurs latérales (Noisetier...).

2. Les chatons mâles comprennent un très grand nombre de fleurs et ont ainsi l'aspect d'épi cylindrique souple et pendant très favorable à la pollinisation par le vent. Les chatons femelles sont souvent à une (Chêne) ou quelques fleurs (Noisetier) et très contractés (fig. 113). Les inflorescences apparaissent avant les feuilles, lesquelles gêneraient la pollinisation par le vent.

1. Certaines espèces gardent leurs feuilles en hiver, comme les Chênes verts des régions méditerranéennes.

2. Les espèces anémophiles produisent beaucoup de pollen. Les pollinoses sont des allergies respiratoires dues aux pollens anémophiles.



Fig. 113. Exemples de chatons (encore appelés amentums) chez les Fagacées (Chêne rouvre) et chez les Bétulacées (Noisetier). En 1, rameau mâle (à gauche) et femelle (à droite) du Chêne et détail des fleurs mâles et femelles; en 2, chatons mâles à deux stades d'épanouissement du Noisetier et détail de la cyme mâle et du chaton femelle constitué de deux fleurs femelles (seulement visibles par leurs stigmates, *st*, et protégées par les différentes bractées; en *b*, celle axillant la cyme).

Chez le Châtaignier, les chatons dressés, odorants, entomogames, souvent androgynes, à tépales colorés en blanc, sont les témoins de la pollinisation primitivement entomophile de la famille.

3. Après la fécondation, les bractées des chatons femelles, peuvent persister, s'accroître et devenir :

- soit des *écailles qui restent attachées* à l'axe de l'épi (chez l'Aulne, par exemple : l'ensemble prend l'aspect d'une petite pomme de Pin) ou tombent *en même temps* que le fruit (chez le Bouleau, il se forme une écaille trilobée);
- soit se souder au fruit ou l'envelopper à maturité (ex. : noisette, gland..., cf. fig. 114).

Les fruits sont des *akènes*.

Chez le Bouleau, les parois de l'akène différencient une aile circulaire : on dit que l'on a une *samare*.

Chez le Noisetier, la paroi de l'akène est osseuse, on dit que c'est une *nucule*.

Samars et nucules ne sont que des variétés de l'akène.

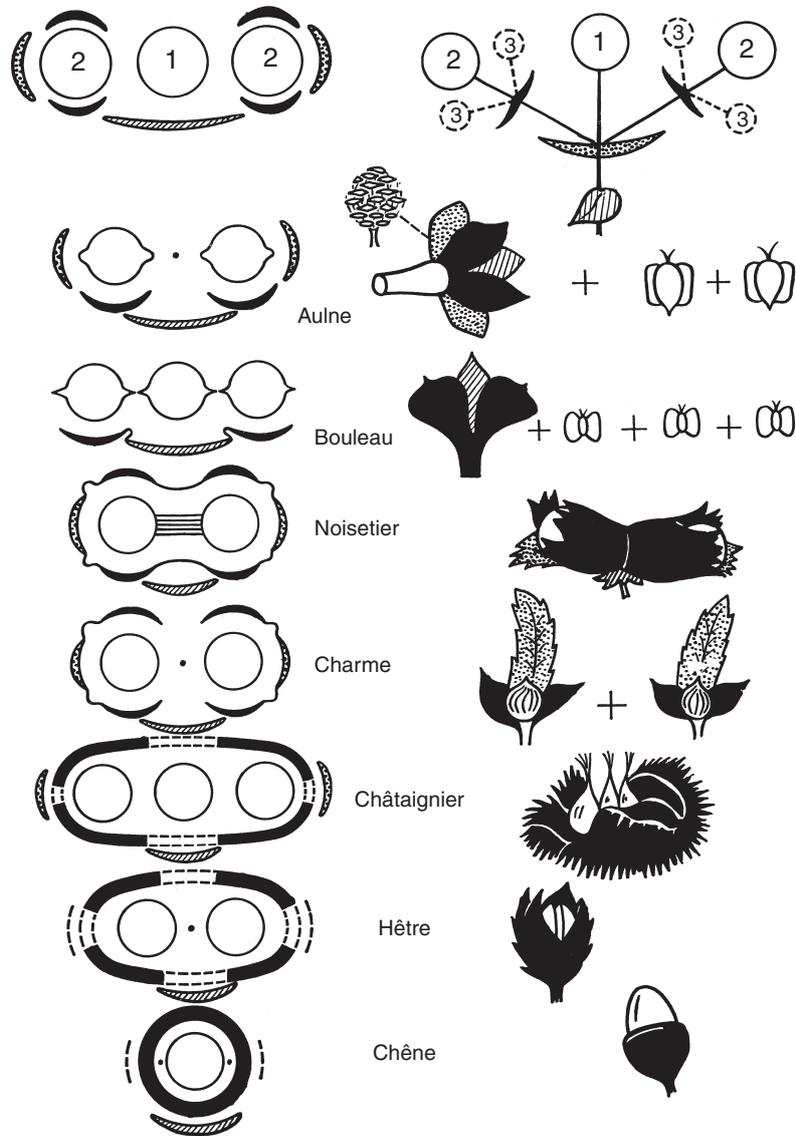


Fig. 114. L'inflorescence et les fruits chez les Fagacées (Chêne à Châtaignier) – Bétulacées (Charme à Aulne).

Si dans un akène il n'y a, par définition, qu'une cavité et qu'une seule graine, l'ovaire qui a donné naissance à l'akène n'est pas forcément uniovulé et uniloculaire (cf. *généralités sur les fruits*, p. 76).

— Ainsi chez les *Aulnes*, *Bouleaux*, *Noisetiers*, *Charmes*, l'ovaire est divisé (quoique parfois incomplètement) en *deux loges uniovulées*; un ovule et une loge avortent.

— Chez les *Hêtres* et les *Chênes*, l'ovaire a *trois loges biovulées*, donc six ovules; cinq ovules et deux loges avortent.

— Chez le *Châtaignier* enfin, plante la moins évoluée, il y a *six loges biovulées*: 11 ovules et 5 loges avortent.

Les bractées du chaton s'accroissent souvent après la fécondation et même se soudent au fruit partiellement ou totalement (fig. 114):

— chez le *Noisetier*, où seules les fleurs latérales sont présentes, les bractées de (2) et de (3), s'unissent en formant une enveloppe tubuleuse, laciniée;

— chez le *Charme*, le même phénomène se produit, mais ici l'enveloppe est fendue en avant et se termine par une lame plane trilobée; les deux fruits sont indépendants, non réunis à la base comme chez les noisettes;

— chez le *Châtaignier*, où les trois fleurs sont présentes, les 4 bractées de (3) s'unissent pour former une enveloppe épineuse s'ouvrant par 4 valves: c'est la bogue contenant trois châtaignes. En arboriculture, on sélectionne des variétés où, sur les trois fleurs, deux avortent: la châtaigne – souvent improprement appelée « marron » – est ainsi plus grosse et comestible;

— chez le *Hêtre*, le même phénomène se produit, mais ici l'inflorescence est limitée aux deux fleurs latérales: l'enveloppe épineuse, toujours à quatre valves, contient alors deux akènes ou faînes;

— enfin chez le *Chêne*, il n'y a plus que la fleur centrale: les 4 bractées de (3) se soudent en une cupule écailleuse ou striée enchâssant à sa base l'akène appelé ici *gland*.

*

Les *Casuarinacées* comprennent une soixantaine d'espèces d'arbres australiens et asiatiques dont les *Filaos*. Ce sont des Fagales qui se sont adaptées à des conditions de sécheresse extrêmes, ce qui se traduit par un aspect particulier, rappelant celui des *Éphédres* avec tiges cylindriques et feuilles réduites à une collerette entourant chaque entre nœud. Leur adaptation aux sols pauvres et secs est facilitée par la fixation symbiotique d'azote atmosphérique et les *filaos* sont très utilisés pour reverdir dunes et déserts tropicaux.

Les *Juglandacées* comprennent une cinquantaine d'espèces (Noyer, Pécan...). Ce sont de grands arbres des régions tempérées et subtropicales à *feuilles composées pennées*. Chez le Noyer, les fleurs mâles sont en chatons pendants, les fleurs femelles par deux, le fruit est une *drupe*; *déhiscente*, elle provient de deux carpelles « ouverts » mais dont les placentas très proéminents se soudent au centre en une colonne placentaire portant au sommet un seul ovule. Lors de la maturation les deux cotylédons de la graine – qui est exalbuminée comme chez les Fagacées-Bétulacées – se développent de part et d'autre de la cloison placentaire tandis que secondairement et perpendiculairement à cette dernière apparaît une seconde fausse cloison: il en résulte les *cotylédons pluri-lobés* de la noix (fig. 115). Le caractère déhiscent de la drupe est remarquable; il est, en effet, tout à fait exceptionnel. À maturité, la partie charnue du fruit ou brou se déchire, la noix tombe, puis, au moment de la germination, le noyau (ce que l'on appelle la coque) s'ouvre en deux valves, *le long des nervures des carpelles (déhiscence loculicide)*.

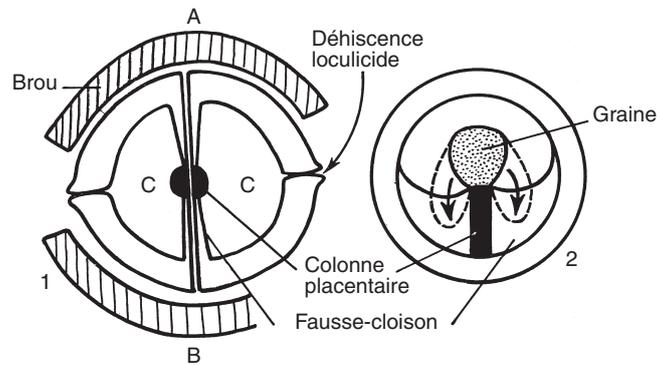


Fig. 115. *La noix du Noyer*. En (1), coupe transversale montrant les deux carpelles « ouverts », c, les placentas hypertrophiés, la déhiscence loculicide qui se réalise au niveau des nervures des carpelles; en (2), coupe longitudinale selon AB, mettant en évidence le fait que la première cloison soudée, au centre, en colonne placentaire n'occupe que la partie basale du fruit; une seconde fausse cloison située perpendiculairement à la première n'apparaît pas sur le schéma

CUCURBITACÉES (CUCURBITALES)

Généralités

Les Cucurbitacées comprennent un millier d'espèces surtout réparties dans les régions *chaudes*.

C'est la famille de la Courge (*Cucurbita*, en latin) mais aussi de la Courgette, de la Citrouille, de la Pastèque, du Potiron, du Melon, du Concombre (fig. 116)...

En herborisation, nous rencontrerons fréquemment la Bryone dioïque qui est un bon exemple de cette famille très caractéristique.

Appareil végétatif

Ce sont des *plantes herbacées* (exceptionnellement des arbrisseaux) annuelles ou vivaces, à tige rampante ou grimpante par des vrilles opposées aux feuilles, s'enroulant dans un sens, puis dans l'autre.

Les feuilles sont isolées à limbe généralement plus ou moins lobé. Celles de la Bryone doivent leur rugosité à la présence de cystolithes, fréquents dans la famille. La présence de phloème interne à la périphérie de la moelle¹ est un caractère remarquable.

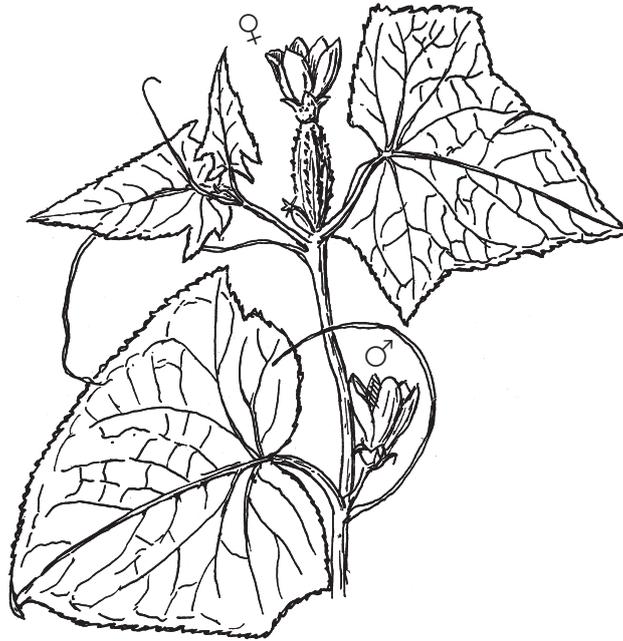


Fig. 116. Concombre. Rameau florifère. Remarquer l'ovaire infère de la fleur femelle.

Appareil reproducteur

Inflorescence et fleurs

Les fleurs, régulières, à pétales généralement plus ou moins soudés à la base, sont *unisexuées* et disposées en cyme (parfois réduite à une fleur). *Les fleurs mâles et les fleurs femelles* sont portées par le même pied ou plus rarement par des pieds différents (Bryone dioïque), mais les Cucurbitacées dérivent d'ancêtres à fleurs complètes comme le montrent les traces de gynécée très souvent rencontrées au centre de la fleur mâle et la présence de quelques espèces à fleurs hermaphrodites.

— *Fleur mâle* : les 5 étamines indépendantes de la corolle n'ont qu'une loge : ce sont donc des demi-étamines; leur fente est plus ou moins sinueuse et elles se soudent curieusement de façon à reconstituer deux étamines et demi (fig. 117).

1. Ce phloème supplémentaire assure la conduction, ici montante, de sève élaborée des feuilles productrices vers les fruits (souvent volumineux) en formation.

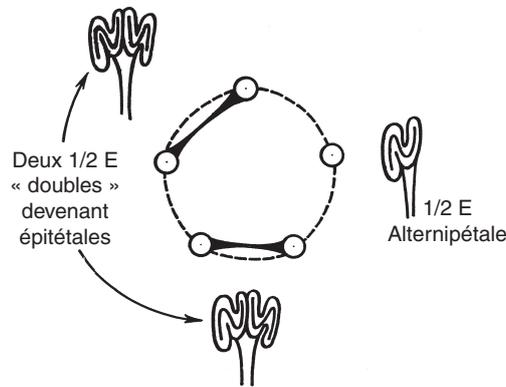


Fig. 117. La soudure des étamines chez les Cucurbitacées. Chaque étamine « double » résulte de la soudure des filets de deux étamines voisines ne possédant qu'une loge d'anthère (« demi-étamine »); une pièce reste libre; de plus les anthères sont contournées et leurs fentes de déhiscence sont sinueuses.

Fig. 118. Coupe transversale d'un ovaire de Cucurbitacée montrant les placentas volumineux qui, lorsqu'ils vont atteindre la paroi, se courbent vers l'intérieur, leurs extrémités portant de nombreux ovules (ces derniers ne sont représentés que sur un seul des 3 placentas).



— *Fleur femelle* : les trois carpelles (parfois cinq) sont soudés au réceptacle (ovaire infère), pluriovulés et « ouverts », donc à *placentation pariétale*; mais les placentas, très proéminents et réfléchis vers le centre de la cavité ovarienne, simulent une *placentation axile* (fig. 118).

Le fruit

Le fruit est généralement une baie cortiquée ou *péponide* qui peut atteindre des dimensions énormes (Citrouille) :

— la paroi externe ou péricarpe est fortement épaissie, cutinisée en surface¹, charnue au-dessous de l'écorce (cette partie charnue est comestible chez les Melons, Pastèques...);

1. Parfois ligneux (Calebasse, Gourde des Pèlerins...)

— la pulpe centrale plus ou moins liquide est formée par les placentas hypertrophiés : elle contient les graines.

Principales variations

Les Cucurbitacées sont remarquables par la présence de nombreux termes de passages entre les espèces les moins évoluées et celles qui sont surévoluées.

Ainsi les espèces les plus primitives ont une corolle dialypétale et les placentas, à l'intérieur de la cavité ovarienne (résultant de la soudure des 5 carpelles), sont peu proéminents.

Les cinq étamines sont encore libres : leurs anthères possèdent quatre sacs polliniques normaux ou sont déjà réduites à deux sacs (demi-étamines), mais, dans les deux cas, les fentes de déhiscence sont normales et non sinueuses.

— Le type moyen est représenté par la Bryone : pétales soudés ; placentas très proéminents et réfléchis vers le centre de l'ovaire ; condescence des cinq demi-étamines en deux étamines et demi (à fentes de déhiscence sinueuses).

— Chez les espèces surévoluées, les cinq demi-étamines sont soudées entièrement par leurs filets et leurs anthères et, à la limite, il peut exister qu'une seule fente de déhiscence circulaire pour tout l'androcée.

*

Les *Bégoniacées* (900 espèces tropicales la plupart appartenant au genre *Bégonia*) sont des herbes charnues proches des Cucurbitacées.

| EUROSIDÉES II

On distingue les Brassicales, les Malvales et les Sapindales d'une part et, d'autre part, les Myrtales, ordre frère (fig. 95).

Les **Myrtales** (9 000 espèces) sont un groupe surtout austral ou tropical; les feuilles généralement *opposées* et simples et l'ovaire infère caractérisent ce groupe évolué.

La diplostémonie de l'androcée est souvent masquée par une méristémonie secondaire (ex. : les Myrtacées).

Plusieurs espèces de *Myrtacées* (3 000 espèces) intéressent le pharmacien par leurs essences contenues dans des poches sécrétrices schizogènes¹ :

— les *Eucalyptus* sont originaires d'Australie comme de nombreuses autres Myrtacées. Certaines espèces peuvent dépasser² 100 mètres de haut (ce sont les Angiospermes les plus hautes) et sont d'excellents bois de construction. L'essence d'*Eucalyptus* est obtenue par distillation d'*Eucalyptus globulus*;

— le Giroflier (*Eugenia caryophyllata*) est originaire des îles de la Sonde; l'essence de Girofle est retirée des boutons floraux dits « clous de girofle »;

— la distillation des feuilles de *Melaleuca*, arbre à écorce blanche caractéristiques de la Nouvelle-Calédonie, donne l'essence de Niaouli.

C'est également dans l'ordre des Myrtales que l'on range :

— les *Mélastomatacées* importante famille tropicale de 3 000 espèces, proches des Myrtacées mais dépourvues d'appareil sécréteur et qui se sont adaptées à tous les milieux. Certains de leurs fruits colorent les lèvres en noir, d'où le nom (du grec *melanos*, noir);

— les *Lythracées* (450 espèces) avec les Grenadiers dont le fruit, la grenade, est consommé dans le bassin méditerranéen, la Salicaire, plante du bord des eaux et *Trapa natans*, herbe aquatique dont le fruit, la châtaigne d'eau, est consommé en Asie. Le Henné est un arbuste d'Afrique du Nord utilisé pour ses vertus capillaires;

— les *Onagracées* (650 espèces) avec les Épilobes, les Onagres aux graines riches en acides gras polyinsaturés et les Fuschia ornementaux;

— les *Combrétacées* (480 espèces) avec les Kinkéliba à propriétés diurétiques.

Les **Brassicales** ont acquis des carpelles « ouverts »; on y trouve les *Brassicacées* (cf. ci-dessous), plantes des régions tempérées.

La parenté génétique des Brassicales et des Sapindales est confirmée par un marqueur chimique, les *myrosinases* présents chez toutes les Brassicales et chez quelques représentants des Sapindales.

1. Ces poches résultent de la multiplication et du seul écartement des cellules à l'origine de la poche (cf. note p. 188).

2. Les plus hauts *Eucalyptus* actuels poussent en Tasmanie. Dans la forêt intacte, des spécimens de 130 mètres furent abattus au XIX^e siècle.

Les **Malvales** et les **Sapindales** sont des clades frères appartenant aux pays chauds. Les feuilles y sont souvent composées. Les premiers comprennent les *Malvacées* (cf. ci-dessous) et les seconds les *Rutacées* (*idem*).

BRASSICACÉES¹ (BRASSICALES)

Généralités

Les Brassicacées comprennent un nombre important d'espèces, environ 3 700, réparties sur toute l'étendue du globe, mais plus abondantes dans l'hémisphère Nord.

Certaines sont adaptées à des milieux particuliers, comme les montagnes ou les déserts et présentent alors une lignification poussée et une surface foliaire réduite².

C'est une famille facile à définir et très reconnaissable par ses fleurs à pétales disposés en croix, d'où le nom de Crucifères (du latin « *cruce[m] ferre* », porter une croix).

La Giroflée, les Moutardes (fig. 119) en sont de bons exemples.

Appareil végétatif

Ce sont des herbes à *feuilles isolées* et simples, riches en essences sulfurées provenant de l'hydrolyse d'hétérosides sulfurées sous l'influence d'enzymes, les *myrosinases*. Les feuilles d'Alliaire, par exemple, libèrent par froissement une forte odeur alliagée.

Appareil reproducteur

La fleur

Les fleurs, groupées en grappe, sont très caractéristiques :

— Le *calice* comprend 4 sépales. Les sépales internes, latéraux, ont leur base souvent renflée en forme de poche où s'accumule généralement le nectar sécrété par des glandes situées à la base des étamines.

— La *corolle* a 4 pétales en croix. Ils alternent avec les sépales et présentent un onglet bien développé et un limbe étalé.

— L'*androcée* groupe 6 étamines dont 4 sont plus fortes que les autres, d'où le nom de *tétradyname* (du grec *dunamis*, force) qui lui est donné :

- les deux plus petites sont externes et latérales ;
- les 4 plus grandes sont rapprochées en deux paires antéro-postérieures.

1. Du genre *Brassica*, nom latin du Chou, du celtique *bresic*, même sens.

2. Chez la Rose de Jéricho, par exemple.

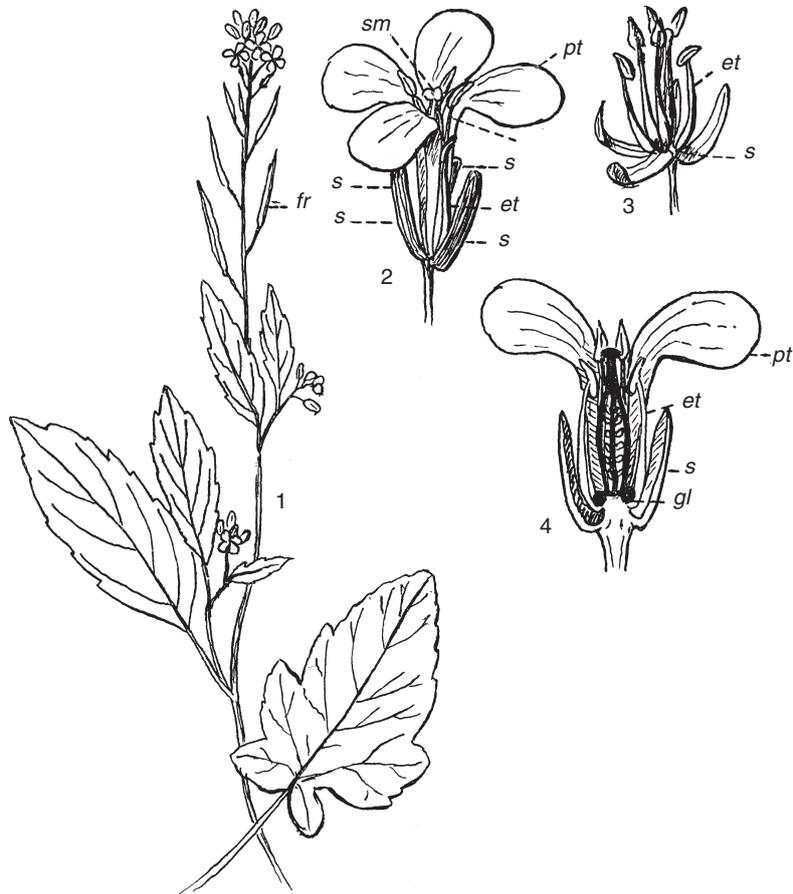


Fig. 119. *Moutarde noire*. 1, extrémité fleurie de la tige; 2, fleur; 3, fleur privée de sa corolle; 4, coupe longitudinale de la fleur; *fr*, fruit; *s*, sépales; *pt*, pétales; *et*, étamines; *sm*, stigmates; *gl*, glandes nectarifères.

— Le gynécée est formé de deux carpelles « ouverts » soudés par leurs bords, mais divisés secondairement en deux loges par une *fausse cloison*, de part et d'autre de laquelle les ovules se rangent alternativement.

Ce phénomène est comparable à ce qui se passe chez les Papavéracées où les placentas s'hypertrophient en lame. Mais ici, les deux lames se rejoignent et se soudent au centre.

Cette fleur, très curieuse et qui ne ressemble à aucune autre, doit être « interprétée » : *c'est une fleur parfaitement dimère à l'origine* (fig. 120 à droite) :

$$(2 + 2) S + 2 \times 2 P + (2 + 2 \times 2) E + 2 C$$

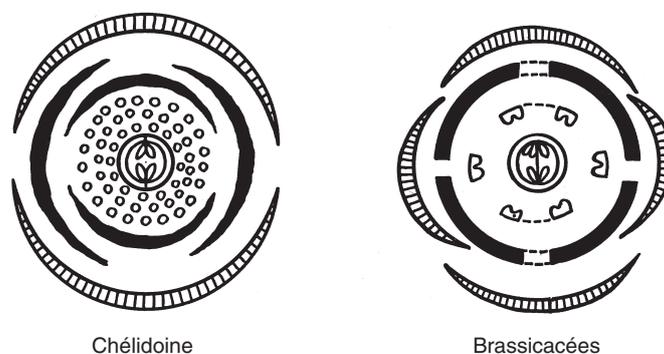


Fig. 120. Diagramme des fleurs de Papavéracées à siliques et de Brassicacées. La comparaison de ces deux diagrammes met en évidence les divergences qui séparent ces deux familles, autrefois rapprochées par leurs carpelles « ouverts » et de type 2. (Ont été réunies par des pointillés, les pièces qui proviendraient du dédoublement d'une même pièce).

Les 4 pétales sont considérés comme provenant de la subdivision des 2 pétales appartenant au verticille opposé à celui des sépales externes : cela explique qu'ils alternent avec les sépales ; sinon ils seraient superposés.

Les grandes étamines, par un processus identique, ne représentent qu'un verticille dimère.

Cette méristémonie est encore visible chez quelques espèces où les quatre grandes étamines internes sont concrescentes deux à deux par leur base¹.

De même, on admet parfois que le nombre théorique des carpelles est égal à 4, mais que les deux médians, seuls fertiles, sont étroits et réduits à la fausse cloison (cf. p. 139 la note relative au gynécée des Papavéracées) ; le gynécée du genre *Tetrapoma* est d'ailleurs composé de 4 carpelles fertiles.

Le fruit

Le fruit est, comme chez la Chélidoine, une *silique*, mais ici, nous avons vu que les placentas très proéminents se soudent en une fausse cloison : cette dernière persiste dans le fruit. De plus, la partie supérieure demeure souvent stérile et forme un bec sur une certaine longueur (Moutarde).

Le fruit ainsi constitué est nettement plus long que large (ex. : Giroflée, Moutarde). S'il devient aussi large que long, on l'appelle *silicule*.

Deux cas peuvent alors se produire (fig. 121) :

— le fruit est comprimé parallèlement à la fausse cloison, qui est alors très large, d'où le nom de silicule *latiseptée* (du latin *latus*, large et *septum*, cloison) ;

1. Chez les *Vella*, par exemple.

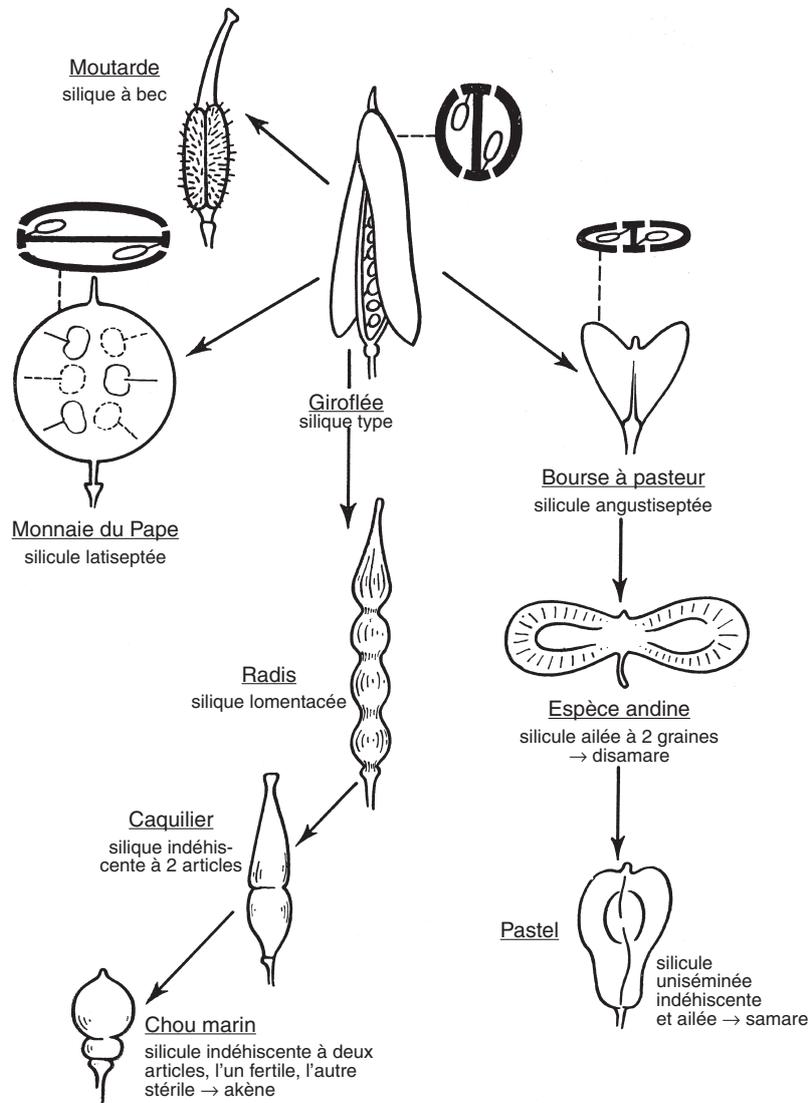


Fig. 121. Le fruit chez les Brassicacées. Principales variations.

— soit comprimé perpendiculairement à la fausse cloison qui est étroite : silicule angustiseptée (du latin *angustus*, étroit).

Les graines, sans albumen, ont des *embryons volumineux dont les cotylédons sont repliés de diverses façons.*

Ceci permet de définir plusieurs types de graines, utilisés dans la classification (très artificielle) des différents genres; *ces caractères sont très secondaires* et n'ont été utilisés par les systématiciens qu'en raison de la grande homogénéité de nombreux genres et espèces.

Principales variations

Les variations sont rares chez les Brassicacées :

— La grappe peut se condenser en un corymbe¹ : les pétales externes des fleurs périphériques prennent alors un plus grand développement; l'inflorescence simule une fleur, pour un observateur superficiel (ex. : Ibéris).

— Le fruit peut perdre secondairement ses déhiscences : la silique devient *lomentacée* : elle présente une série d'étranglements et se désarticule en segments uniséminés (ex. Radis); à la limite, elle peut être réduite à deux « loges »; ces dernières sont encore fertiles chez le Caquillier maritime; tandis que chez le Crambe ou Chou marin la loge inférieure avorte : le fruit est devenu un *akène*.

— De même, par régression, les silicules peuvent ne contenir que deux graines (une de chaque côté de la fausse cloison) ou même une. Le fruit est alors un diakène ou un akène généralement ailé (samare) telles les disamares des *Biscutella* et de plusieurs Brassicacées des montagnes sud-américaines, la silicule ailée du Pastel, plante jadis cultivée pour ses propriétés tinctoriales.

— les Brassicacées tropicales (Câpriens et genres voisins : 700 espèces) présentent des dispositifs particuliers comme un gynophore (*cf.* p. 149), une zygomorphie et un port souvent ligneux; les étamines, par méristémonie, peuvent devenir nombreuses, de même les carpelles passer à 6-8 et le fruit être charnu.

Espèces importantes

On rencontre : la Moutarde des Champs aux fleurs jaunes, la Bourse à pasteur, aux fleurs petites et blanches et aux silicules en forme de « bourse ». Plusieurs espèces sont *ornementales* : Giroflée, Monnaie du pape, Corbeille d'argent... L'Arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*), petite brassicacée à durée de vie courte, est un modèle très étudié (*cf.* p. 64) : son génome est seulement sept fois plus grand que celui de la Levure; son embryon comprend un petit nombre de cellules ce qui permet de suivre les étapes de la différenciation de la racine et de la tige.

Enfin les Brassicacées fournissent de nombreux légumes ou condiments :

- le Chou et ses variétés : Chou pommé, Chou de Bruxelles, Chou-fleur, Chou-rave;
- les Navets, Colzas;

1. Grappe dans laquelle les pédicelles portent toutes les fleurs sur le même plan (*cf.* fig. 37-3).

- les Radis;
- le Cresson, le Raifort;
- les Moutardes (dont la Pharmacopée utilise également les graines pour leur propriétés rubéfiantes)...
- les jeunes boutons floraux de divers Câpriers, confits dans le vinaigre, servent de condiments (câpre).

*

Les *Résédacées* sont une famille primitive avec 75 espèces, méditerranéennes ou désertiques, construites soit sur le type 2, soit sur le type 3. Les fleurs sont zygomorphes et les carpelles, imparfaitement soudés, restent ouverts à leur extrémité apicale (ex. : le Réséda).

Les *Tropéolacées* (90 espèces sud-américaines) sont la famille de la Capucine. Les fleurs, zygomorphes, n'ont que 8 étamines (les antéro-postérieures ont disparu). Le fruit à 3 carpelles, riche en myrosinases, peut remplacer en usage culinaire, celui du câpre.

Les Papayers (*Caricacées*), 30 espèces, sont des herbes à port de Palmier. Leurs fruits, les papayes, sont des baies riches en une enzyme protéolytique, la papaïne, utilisée dans la réduction des hernies discales.

MALVACÉES (MALVALES)

Généralités

Les Malvacées¹ sont une famille d'environ 4 000 espèces, dont 500 Hibiscus, surtout intertropicales.

Seules quelques espèces se rencontrent dans les régions tempérées et froides comme les Mauves (fig. 122) et les Tilleuls, communs en France; les Baobabs, les Cacaoyers... appartiennent aux régions chaudes.

C'est une famille souvent facile à reconnaître par sa fleur présentant :

- 5 pétales à *préfloraison tordue* (chaque pétale est à la fois recouvert et recouvrant, fig. 85c), ce qui se voit bien sur la fleur en bouton,
- de *nombreuses étamines* généralement soudées en un *tube*.

Appareil végétatif

Ce sont des arbres, des arbustes ou des herbes à feuilles isolées, stipulées, habituellement lobées et à *nervation palmée*.

Toutes les espèces sont riches en *mucilage*.

1. Du genre *Malva*, Mauve.

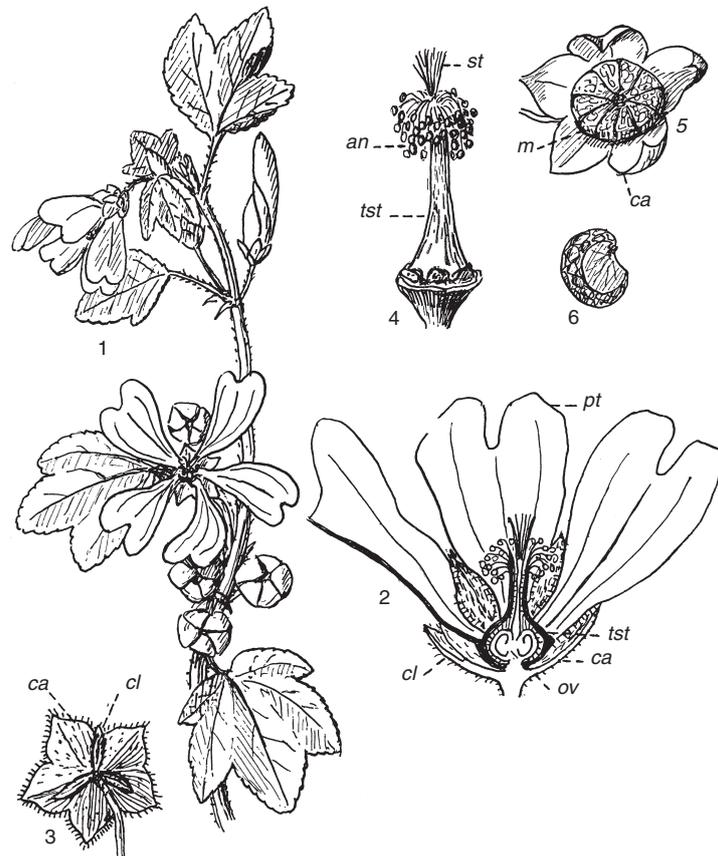


Fig. 122. Mauve sauvage. 1, sommet de la tige et inflorescence; 2, coupe longitudinale de la fleur; 3, calice et calicule; 4, androcée; 5, akènes (méricarpes) encore inclus dans le calice; 6, akène isolé (*pt*, pétale; *ca*, calice; *tst*, tube staminal, *ov*, ovaire; *an*, anthère; *st*, stigmate; *m*, méricarpe ou akène, *cl*, calicule).

Appareil reproducteur

La fleur

Les fleurs, entomophiles, groupées en inflorescences variables, sont pentamères :

— Le calice a 5 sépales plus ou moins soudés à la base et présente une préfloraison valvaire¹.

1. La préfloraison valvaire est analogue à la préfloraison tordue, mais les pièces florales, au lieu d'être recouvrantes et recouvertes, se touchent simplement bord à bord.

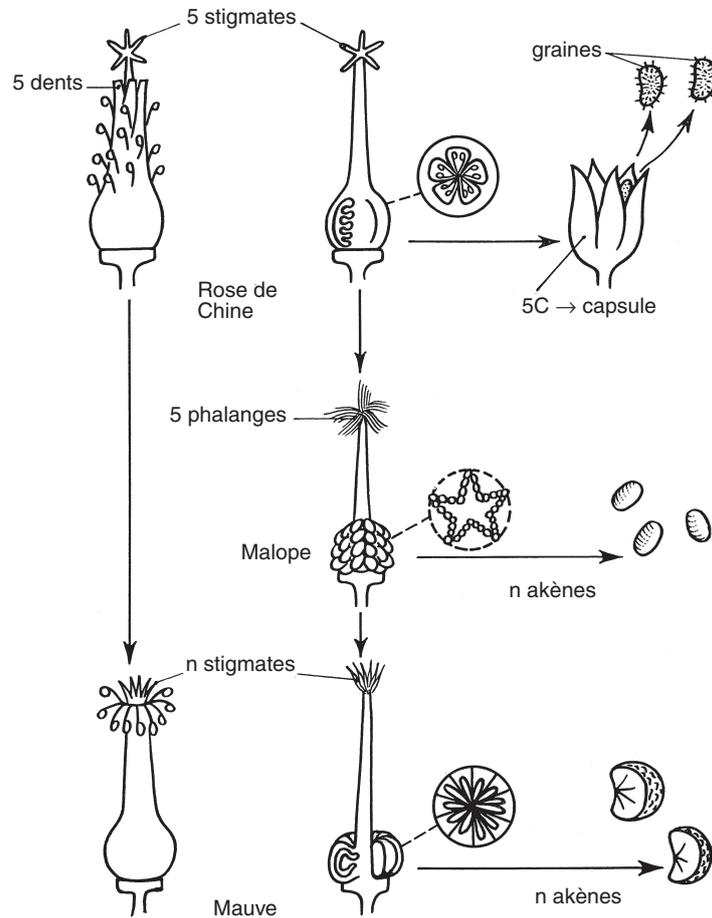


Fig. 123. Les Malvacées : l'androcée, le gynécée, le fruit (de gauche à droite). Schémas traduisant l'évolution.

Il est parfois doublé en dessous par un calicule qui résulte de la condensation des bractées, comme ce que nous avons vu chez les Anémones (cf. p. 132).

On trouve ainsi : un calicule à trois bractéoles chez la Mauve et le Coton; un calicule à six bractéoles chez la Rose de Chine.

— La corolle¹ comprend 5 pétales souvent tordus, légèrement soudés à la base. Nous assistons là à un début de gamopétalie,

1. Chez le Kolatier, la corolle est absente et le calice devient pétaloïde.

— L'androcée est souvent (fig. 123) composé d'étamines unies par leur filets pour former un tube portant au sommet des anthères réduites à une loge.

Il y a là superposition de trois phénomènes :

- Un, fondamental, qui consiste à la subdivision, par méristéomie, des 5 étamines de l'androcée primitif, en 5 phalanges¹ (ou groupes) d'étamines.
- Un second qui consiste en la soudure des étamines par leurs filets, en un tube. Ce dernier, chez les espèces moins évoluées comme la Rose de Chine (*Hibiscus*), porte encore 5 dents au sommet, correspondant aux 5 phalanges et montrant bien l'origine pentamère de l'androcée.

De plus, chez ces espèces, les étamines ne sont pas encore toutes groupées au sommet, comme chez la Mauve, mais réparties *tout le long* du tube.

- Enfin, un dernier phénomène, plus secondaire, consiste en la segmentation de chaque étamine en deux « demi-étamines » (d'où les anthères réduites à une loge).

— *Les carpelles*, « fermés », sont soudés en un ovaire à *placentation axile*.

Leurs styles sont unis en une *colonne centrale* qui coulisse à l'intérieur du tube staminal, laissant les stigmates libres au sommet (d'où le nom de Columnifères donné par les anciens botanistes à cette famille). En fait, les stigmates ne s'épanouissent généralement que lorsque le tube staminal est flétri et tombe : les éléments mâles et femelles d'une même fleur ne sont donc pas mûrs en même temps et il y a *pollinisation croisée*.

On observe, au niveau des carpelles, une évolution parallèle à celle décrite pour les étamines, c'est-à-dire la subdivision des carpelles, mais ceci avec un *certain retard* (fig. 123).

En effet, alors que chez les Malvacées actuelles, on observe rarement l'androcée primitif à 5 étamines² non encore subdivisées, les Malvacées des régions chaudes ont conservé 5 carpelles pluriovulés.

Puis, ces carpelles, par subdivision, tout comme les étamines, se transforment en 5 phalanges de carpelles.

Chez certaines espèces – comme les Malopes – ces cinq phalanges sont encore nettement visibles, tant au niveau des corps ovariens que des stigmates groupés en 5 faisceaux.

Chez, les autres, comme la Mauve, les carpelles, disposés « en parts de gâteau » forment une couronne et les stigmates ne sont plus groupés en faisceaux : il est *impossible* de distinguer alors les phalanges primitives.

Le fruit

Cette multiplication des carpelles, chez les espèces évoluées, entraîne un manque de place pour chacun d'eux, aussi les loges devenues uniovulées se

1. La colonne staminale est très courte, formée de 20 demi-étamines (paraissant 10 étamines) chez les Kolatiers, de 10 demi-étamines (paraissant 5) + 5 staminodes chez les Cacaoyers. Chez les Tilleuls les étamines, libres ou faiblement unies à la base, sont seulement regroupées en 5 phalanges et ne se soudent pas en colonne.

2. Les cinq étamines primitives sont visibles par exemple chez le *Fremontodendron* de Californie.

transforment en des akènes qui se séparent les uns des autres à maturité¹. Les espèces des pays chauds, chez lesquelles cette multiplication n'a pas eu lieu, ont conservé leurs 5 carpelles (capsule à 5 carpelles, ou « fruit » à 5 follicules).

Plantes importantes

Nous citerons :

- les *Mauves* (Mauve sauvage, Mauve à feuilles rondes),
- la *Guimauve*, plante des marais, est également cultivée, tout comme la *Rose trémière* appartenant à un genre voisin,
- la *Rose de Chine* (*Hibiscus*) est très cultivée dans les pays chauds,
- les *Cotonniers* qui sont des herbes ou arbustes des régions chaudes. Leur calicule est beaucoup plus développé que les sépales. La capsule comprend une trentaine de graines, couvertes de poils minces, unicellulaires, faits d'une cellulose assez pure : ils servent à fabriquer le coton.
- les *Fromagers* ou *Kapokiers* (*Ceiba*) d'Amazonie, fournissent le Kapok (poils de l'endocarpe)
- les *Baobabs*, espèces des savanes sèches d'Afrique et de Madagascar possèdent les troncs les plus volumineux qui existent; leur pollinisation est réalisée par des chauves-souris.
- le *Cacaoyer* est originaire d'Amérique, le *Kolatier* est africain. Les feuilles n'ont pas la nervation palmée caractéristique. Les carpelles sont seulement soudés à la base chez le Kolatier : les fruits sont des follicules qui libèrent 5 à 6 graines ou « noix de kola » riches en caféine; ils sont réunis chez le Cacaoyer : le fruit est une baie cortiquée appelée cabosse contenant de grosses graines dont on extrait le cacao, le beurre de cacao et un alcaloïde, la théobromine.
- Le *Tilleul* (*Tilia*) est indigène. Le fruit est une capsule indéhiscente. Les fleurs et les bractées d'inflorescence des *Tilia cordata* et *T. platyphyllos* sont utilisées en infusions.
- Les *Corchorus* sont utilisés pour leurs fibres textiles, le jute.

*

- Les *Thyméléacées* (500 espèces), qui comprennent les Daphnés, arbustes tempérées d'Europe et d'Asie, à fleurs devenues apétales et à fruits très toxiques (ex. : Bois joli et Laurier des Bois).
- Les *Bixacées* (4 espèces de *Bixa*), tropicales et à carpelles « ouverts ». Le rocou du Rocouyer était utilisé par les peaux-rouges comme colorant de l'épiderme.
- Les *Cistacées* (165 espèces), également à carpelles « ouverts », sont des arbustes et des chaméphytes du maquis méditerranéen (Cistes).
- Les *Diptérocarpacées* (600 espèces) ont la même importance écologique dans les forêts asiatiques tropicales primaires que les Fagacées dans nos régions. Beaucoup sont exploitées abusivement comme bois d'œuvre (*Shorea*).

1. Le fruit des Malvacées évoluées est singulier et les anciens botanistes lui avaient donné des noms particuliers : ainsi, l'ensemble du « fruit » (ou polyakène) avait reçu le nom de schizocarpe (du grec *schizein*, fendre); chaque fragment (akène), celui de méricarpe (du grec *meros*, partie).

RUTACÉES (SAPINDALES)

Généralités

Les Rutacées¹ comprennent plus de 700 espèces en grand partie arborescentes appartenant aux *pays chauds*.

C'est une famille par *enchaînement* et n'offrant qu'un petit nombre de caractères constants.

Une Rutacée s'identifie cependant avec netteté par son appareil sécréteur constitué de *poches sécrétrices* – d'un type particulier et qui ne sont rencontrées dans aucune autre famille – dites *schizolysigènes*².

Ces poches, toujours très superficielles, sont d'origine épidermiques; c'est ce qui explique qu'il suffit d'écraser légèrement une partie molle d'une Rutacée pour qu'une forte odeur d'essence s'en dégage. *Très abondantes sur les feuilles*, elles apparaissent sous forme de points transparents.

Les fleurs possèdent un disque nectarifère *intrastaminal*, c'est-à-dire situé à l'intérieur des étamines sur le réceptacle.

Nous limiterons notre étude à la Rue fétide³ (fig. 124), herbe vivace que l'on rencontre à l'état spontané dans les montagnes calcaires du Midi et aux Citronniers (fig. 125), arbres des climats de mousson.

Étude de la Rue fétide

La tige est ramifiée, vert pâle; les feuilles sont pennatiséquées et cela d'autant plus que leur niveau d'insertion sur l'axe est plus bas.

Les fleurs sont groupées au sommet de la tige en une cyme composée, dont, seule, la fleur centrale, sans doute de par sa disposition privilégiée, est pentamère. Il y a donc 4 ou 5 sépales, 4 ou 5 pétales; l'androcée, obdiplostémone, comprend deux cycles d'étamines, donc 10 étamines pour la fleur centrale et 8 étamines pour les fleurs périphériques : le gynécée comporte un seul cycle de 4 ou 5 carpelles « fermés », pluriiovulés reposant sur un disque nectarifère épais.

La formule florale de la Rue est donc, en ne considérant que la fleur centrale :

$$5 S + 5 P + (5 + 5) E + 5 C$$

1. Du genre *Ruta*, Rue.

2. Leur formation résulte à la fois d'un écartement (du grec *schizein*, fendre) et de la multiplication des cellules délimitant la cavité à l'origine de la poche et d'une lyse des cellules les plus internes de celle-ci

3. Le Jaborandi, arbre d'Amérique du Sud apparenté aux Rues, est utilisé en pharmacie pour son alcaloïde, la pilocarpine



Fig. 124. *Rue fétide*. 1, inflorescence; 2, fleur (s, sépale; pt, pétale; di, disque; st, style; ov, ovaire).

Cette formule ne met pas en évidence le caractère assez remarquable des carpelles, qui ne sont soudés entre eux que par leur base et par leur style.

Les styles et stigmates se fanent après fécondation : les 5 carpelles devenus libres se transforment en 5 follicules¹.

Étude des Citrus

Ce sont de petits arbres, souvent épineux, des régions subtropicales de l'Asie du Sud-Est; ils ne furent introduits dans la région méditerranéenne que tardivement. Malgré la légende des pommes dorées du jardin des Hespérides, les anciens ne connaissaient que le *Cédratier* dont on consomme les fruits une fois confits. Le *Bigaradier* ou Oranger amer fut connu au VIII^e siècle; le *Citronnier* au XII^e, (c'est une race de Cédrat); l'*Oranger* doux au XIV^e et les *Mandariniers*, *Pamplemoussiers* au XIX^e. Quand au *Clémentinier*, c'est un hybride entre l'Oranger et le Mandarinier obtenu par le père Clément en Algérie, d'où le nom.

— Les *feuilles*, simples en général, sont trifoliées chez les espèces les plus primitives. Dans les deux cas, le pétiole est ailé et articulé.

1. En toute rigueur, les follicules dérivent de carpelles indépendants : ce n'est pas le cas ici, où les carpelles sont soudés par leurs styles; aussi parle-t-on souvent de « 5 coques ».



Fig. 125. *Citronnier*, rameau florifère et fructifère. Remarquer les feuilles au pétiole articulé et aplati, sur lequel, dans d'autres espèces, s'insèrent deux autres folioles supplémentaires.

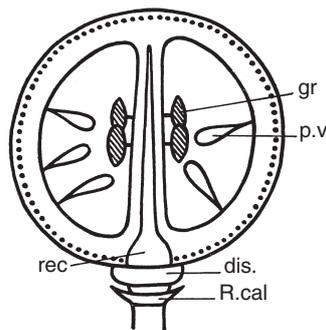


Fig. 126. Coupe transversale d'une hespéride, *gr*, graine; *pv*, poil vésiculeux formant la « pulpe » du fruit; *dis*, disque vert; *rec*, réceptacle se prolongeant plus ou moins haut ce qui explique que, dans certains cas, il ait pu se former un deuxième verticille de carpelles qui sont à l'origine d'une rangée de « quartiers supplémentaires » au sommet du fruit : ce phénomène curieux est bien visible chez les oranges de la variété Navel.; *r. cal*, reste du calice.

— Les *fleurs* ont 4 ou 5 sépales et 4 ou 5 pétales¹ blancs. L'androcée et le gynécée sont méristémones : les étamines, nombreuses, se soudent par leur filet en faisceaux comprenant un nombre variable de pièces : les carpelles sont en nombre indéterminé (6 à 12) et entièrement soudés.

— Le *fruit* ou *hespéride*² (ou agrume) est une baie (fig. 126). Les *parties externes et moyennes de la paroi des carpelles* donnent la « peau » du fruit, appelée encore « écorce » ou « zeste ». Celle-ci comprend, à l'intérieur une *zone spongieuse* blanche et, à l'extérieur, de très nombreuses *poches à essence* colorées en jaune ou en orange par des caroténoïdes. Ces poches sont bien visibles à l'œil nu.

L'*épiderme interne* des carpelles donne les « quartiers » du fruit : il y en a autant que de carpelles. Cet épiderme devenu plus ou moins membraneux à maturité, émet, lorsque le fruit est encore jeune, des *poils renflés charnus*, qui remplissent chaque quartier : *c'est eux qui forment la pulpe sucrée et comestible*.

Dans *chaque quartier*, on trouve une ou plusieurs graines fixées au placenta axile : ce sont les « pépins ». En les décortiquant on isole, chez l'orange, plusieurs embryons verts dus à un phénomène de polyembryonie. Chez les Citrons, on trouve plus normalement un seul embryon blanc (la chlorophylle n'apparaît en effet que chez des organes exposés à la lumière et les embryons chlorophylliens des oranges sont une exception).

Outres leurs utilisations alimentaires en tant qu'agrumes, les Citrus sont aussi des plantes médicinales, utilisée en tisanes (feuilles d'oranger). Par distillation des fleurs d'oranger on obtient l'huile de Néoli, l'eau de fleurs d'Oranger étant la fraction aqueuse non évaporée dans l'alambic. Le *curaçao* est une liqueur incolore obtenue par macération des zestes d'orange amère, parfois teintée de bleu de méthylène (curaçao bleu). Les bergamotes sont photosensibilisantes. Le citron est particulièrement riche en vitamine C. Les pomélos sont souvent appelés, à tort, pamplemousses; ces derniers atteignent la taille d'un ballon, avec une zone spongieuse très épaisse.

*

L'ordre des *Sapindales* regroupe de nombreuses espèces ligneuses des régions chaudes aux feuilles souvent composés :

Les *Sapindacées* comprennent de nombreuses espèces tropicales (5 600) : citons le Litchi, petit arbre asiatique, les Marronniers d'Inde, arbres de régions tempérées (15 espèces) dont la zygomorphie de la fleur entraîne l'avortement de 3 à 5 des 10 étamines et dont les capsules épineuses renferment 1 à 3 grosses graines utilisées pour leurs propriétés vasoconstrictrices, les Érables (150 espèces) aux feuilles opposées, à fleurs en grappe à 8 étamines seulement par avortement des deux antéro-postérieures; le fruit est une disamare; l'Érable du Canada produit le sucre d'érable.

Parmi les autres Sapindales, citons les Anacardes (noix de cajou), les Pistachiers et les Manguiers (*Anacardiacees*) utilisées pour leurs fruits tropicaux, les Quassia (*Simarubacées*) et l'Acajou (*Méliciées*) utilisés pour leur bois...

1. Ce phénomène, est assez fréquent chez les Rutacées (cf. la Rue).

2. Dans la mythologie grecque, les Hespérides sont des nymphes gardiennes du jardin des Dieux.

| PRÉASTÉRIDÉES

Elles constituent un clade avec les Astéridées.

Les *préastéridées* sont un ensemble paraphylétique qui présente, comme celui des pré-rosidées, des caractères primitifs : présence de tépales, de verticille trimère.

Les *préastéridées* réunissent les Santalales (à tépales), les Caryophyllales (encore fréquemment à tépales) et les Saxifragales (ayant acquis un calice).

Les **Santalales**, surtout tropicales et *parasites* puisent la sève de leur hôte grâce à des suçoirs.

Les *Loranthacées* (1 300 espèces) vivent sur les branches en hémiparasites : ne pompant que la sève brute de leur hôte, ils conservent leur fonction chlorophyllienne. Les fruits sont des drupes (*cf.* la « baie » du Gui) à pulpe collante, ce qui facilite la dispersion. Le périanthe, rudimentaire, est formé de 4 tépales. Les ovules, presque toujours dépourvus de tégument, se confondent avec les placentas.

Les *Santalacées* (400 espèces) parasitent les racines, du moins des individus jeunes. Le Santal est utilisé en Extrême-Orient pour son bois et son essence.

Les **Caryophyllales** (11 000 espèces) regroupent une douzaine de familles, dont les *Amaranthacées* (*cf.* ci-dessous). Deux marqueurs – ce qui est exceptionnel les caractérisent, l'un morphologique, *la forte courbure de l'ovule*, l'autre biochimique, *la présence de bétalaïnes*.

— La courbure de l'ovule entraîne celle de l'embryon. Dans la concavité de l'embryon (fig. 129) sont situées les substances de réserve qui seront utilisées lors de la germination. Ces substances ne sont pas constituées – comme c'est habituellement le cas – par de l'albumen, mais par les restes des tissus de l'ovule que l'on appelle *périsperme*¹. En effet, ici, l'albumen ne s'est pratiquement pas développé (une mince gaine enveloppe la base de l'embryon) et *n'a pas résorbé* les tissus entourant le sac embryonnaire.

— La coloration des fleurs et des fruits n'est pas due à des anthocyanes, comme chez les autres plantes à fleurs, mais à des pigments azotés, les *bétalaïnes* (*cf. Biochimie végétale*, p. 200).

Les bétalaïnes sont synthétisées, comme les alcaloïdes isoquinoléiques, à partir de la L-dopa². Leur couleur est due à la présence d'un atome d'azote sous forme d'ammonium quaternaire.

L'azote est très généralement un élément limitant pour les plantes et sa présence n'est pas logique au niveau de molécules banales assurant la coloration : on comprend que l'évolution ait très vite abandonné de telles molécules au profit des anthocyanes, molécules non azotées. C'est d'ailleurs

1. Il convient de ne pas confondre, malgré la similitude des termes, le périsperme, tissu à $2n$ chromosomes, de nature ovulaire donc sporophytique, avec l'endosperme des Gymnospermes, qui, engendré par le gamétophyte femelle après la réduction chromatique, est à n chromosomes.

2. Ce caractère métabolique est commun aux *eudicots basales* et aux *Caryophyllales*.

le cas des Caryophyllacées (cf. ci-dessous), famille récente et la plus évoluée des Caryophyllales.

À l'inverse la présence de bétalaines n'est pas un handicap pour les nombreuses Caryophyllales adaptées à vivre sur des terrains plus ou moins riches en nitrates (rudérales, plantes des bords de mer...)

Aux Caryophyllales à embryon courbe et bétalaines sont classiquement rattachées les *Polygonacées* et les *Plombaginacées* (ces deux dernières familles à embryon droit et à anthocyanes); la systématique moléculaire y ajoute les *Droséracées* et les *Népentacées*, plantes carnivores, les *Tamaricacées* et les *Dilléniacées*.

POLYGONACÉES¹ (CARYOPHYLLALES)

Généralités

Les Polygonacées – riches d'environ 750 espèces – habitent surtout les régions tempérées de l'hémisphère Nord.

On les rencontre essentiellement dans les prairies fraîches, les friches.

C'est la famille de la *Rhubarbe*, de l'*Oseille*, du *Sarrasin* (fig. 127), des *Polygonum* (appelés vulgairement « Renouées » : la tige est généralement noueuse à l'aisselle des feuilles).

Les Polygonacées se reconnaissent facilement grâce à une formation qui leur est propre : l'*ochréa*. C'est un manchon membraneux d'origine stipulaire entourant la tige au-dessus de l'insertion du pétiole.

Les Polygonacées, famille *encore peu évoluée*, présentent, à côté de fleurs à cycles tous trimères, des fleurs partiellement pentamérisées : un des intérêts de cette famille est de nous *montrer le passage* de la trimérie à la pentamérie.

Appareil végétatif

Dans les régions tempérées, ce sont des plantes herbacées à feuilles isolées, simples et typiques par leur ochréa. Les espèces ligneuses (Raisinier) sont tropicales.

Appareil reproducteur

La fleur

Les inflorescences sont des cymes plus ou moins condensées et réunies en grappes ou en épis. La fleur comprend deux verticilles de tépales; elle est théoriquement trimère :

$$(3 + 3) T + (3 + 3) E + 3 C$$

1. Du genre *Polygonum*, dont les tiges sont noueuses (du grec *polus*, nombreux et *gonu*, genou).



Fig. 127. *Sarrasin*. 1, port de la plante; 2, coupe longitudinale de la fleur; 3, coupe longitudinale de l'akène trigone (oc, ochréa; em, embryon; al, périsperme).

Mais elle peut devenir partiellement pentamère par le jeu de concrescences (tépales) ou de dédoublements (premier cycle d'étamines).

De façon plus précise :

1. *Le périanthe* est formé de tépales, sépaloïdes ou pétaloïdes. Dans le premier cas, la pollinisation est anémophile (ex. : Oseille¹); dans le second cas, entomophile (ex. : Renouées) : les fleurs s'associent alors en épis compacts et possèdent des glandes à nectar à la base de l'ovaire.

Ce périanthe comporte deux verticilles de trois pièces et, plus rarement, cinq pièces à préfloraison 2/5 (c'est-à-dire que les cinq pièces sont réparties sur deux tours de spire²).

Le passage du périanthe trimère au périanthe pentamère (fig. 128) se fait très facilement par soudure d'un tépale externe avec un tépale interne.

1. Comme beaucoup d'autres espèces anémogames, les Oseilles et les Patiences libèrent un pollen abondant et allergène.

2. Cette préfloraison est dite « quinconciale » (fig. 39), du français quinconce, assemblage d'objets disposés par cinq.

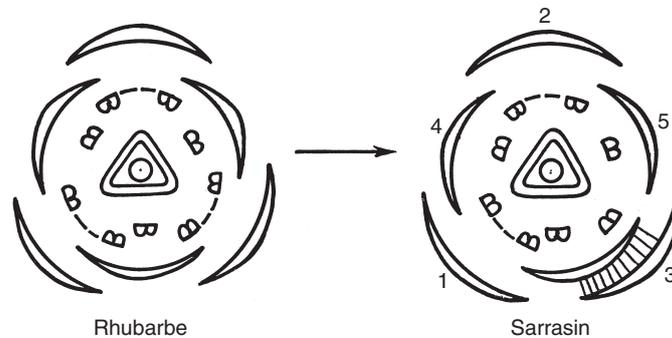


Fig. 128. *L'évolution chez les Polygonacées*. Les fleurs primitives ne comportent que des verticilles trimères (Rhubarbe). Chez les espèces évoluées (Sarrasin), les verticilles externes sont pentamères et les deux verticilles du périanthe n'en forment plus qu'un (les hachures représentent la soudure de deux pièces en une pièce unique; sont réunies par des pointillés les pièces provenant du dédoublement d'une même pièce).

Les Rhubarbes et les Oseilles sont de type 3; le Sarrasin et les Renouées de type 5.

2. *L'androcée* comprend deux verticilles de trois étamines, mais présente de nombreuses variations dues soit à des avortements, soit à des dédoublements.

C'est ainsi que le verticille interne avorte souvent et que le verticille externe est très généralement formé d'étamines dédoublées, soit de $3 \times 2 = 6$ étamines.

Lorsqu'il y a pentamérisation du périanthe, seules deux des trois étamines se dédoublent : il y a donc cinq étamines. Mais le verticille interne, s'il est présent, reste toujours à trois étamines, ce qui donne, chez le Sarrasin, par exemple, le curieux nombre de huit étamines en tout.

On a ainsi, dans une même fleur, des cycles pentamères et trimères : on assiste de façon particulièrement nette aux mécanismes de l'évolution.

3. *Le gynécée* est formé de trois carpelles « ouverts » (parfois réduits à deux) unis en un ovaire uniloculaire trigone, c'est-à-dire à trois angles.

La cavité ovarienne ainsi formée ne renferme qu'un seul ovule situé à sa base.

Les trois stigmates sont libres et présentent souvent des formes variées, témoins de leur adaptation anémophile (ex. : Oseille).

Le fruit

Le fruit est un akène trigone dont les angles sont souvent ailés (ex. : Rhubarbe) : de plus, les sépales internes sont souvent persistants et entourent le fruit (ex. : Oseille)

La graine a un périsperme riche en amidon. Il est facile de se le rappeler, en songeant au Sarrasin ou Blé noir, qui au Moyen Âge, dans les terres pauvres et siliceuses comme celles de Bretagne, assurait le principal de la nourriture des paysans.

Principales espèces

- Les *Rhubarbes* sont utilisées en pharmacie comme laxatif; les feuilles de *Sarrasin* sont une source de rutoside.
- Les *Oseilles* : la grande Oseille est l'ancêtre de l'Oseille des jardins, la petite Oseille envahit les champs dont le sol s'acidifie.
- La *Renouée du Japon* est une plante invasive.

AMARANTHACÉES¹ (CARYOPHYLLALES)

Caractères généraux

Les Amaranthacées, avec 2 400 espèces répandues surtout dans les zones chaudes et sèches, ont une préférence marquée pour les *terrains riches en chlorures ou en nitrates* (plantes halophiles ou nitrophiles). C'est ainsi qu'elles poussent en abondance sur les rivages maritimes ou les zones saumâtres, comme la Betterave sauvage (fig. 129), ou sur les décombres, comme les Chénopodes et les Amaranthes. De nombreuses espèces croissent également dans les steppes et les déserts.

Ce sont donc des plantes adaptées à la chaleur et à la sécheresse, que celle-ci soit due au climat (zones désertiques) ou qu'elle résulte de la salinité du sol (rivages marins) : en effet, dans ce dernier cas la richesse du sol en sels minéraux fait que la pression osmotique des terrains est très élevée. La plante est obligée de se créer un milieu interne dont la pression osmotique sera supérieure à celle du sol, d'où la richesse de ces plantes en ions alcalins (sodium, potassium). Autrefois la soude était extraite de certaines espèces maritimes d'Amaranthacées, telles les « Soudes » (*Suaeda*).

Les Amaranthacées, pour leur part, s'adaptent à ces conditions :

- par l'éventuel épaississement et la succulence de leur tige (ex. : les Salicornes ou Cornes salées);
- par l'état plus au moins charnu de leur feuille (ex. : les Soudes), ou, au contraire, par la réduction extrême de leur appareil foliaire (ex. : Salicornes)
- par la formation de *poils vésiculeux* en forme d'outre, formant une poussière farineuse blanche qui recouvre l'épiderme foliaire d'un grand nombre de d'espèces des régions sèches, ce qui leur permet de réfléchir le rayonnement solaire excessif.

1. Du genre *Amaranthus*, dont les fleurs ne se flétrissent pas (de *a*, privatif et du grec *marainein*, se flétrir). Les Chénopodiacées des ouvrages anciens sont maintenant incluses dans les Amaranthacées.

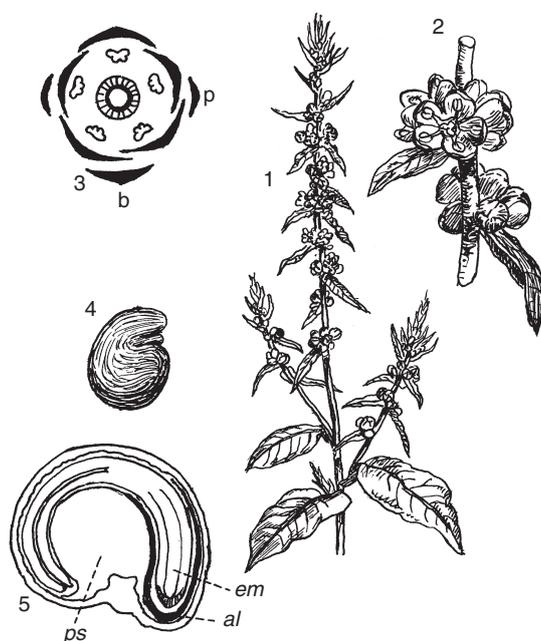


Fig. 129. *Betterave*. 1, tige florifère; 2, portion de l'inflorescence; 3, diagramme : *p*, préfeuille; *b*, bractée-mère; 4, graine, aspect extérieur; 5, coupe permettant de voir l'embryon courbe, *em*, le reste de l'albumen, *al* et le péricarpe, *ps*.

Appareil végétatif

Les Amaranthacées sont des herbes ou des arbustes à feuilles simples. On rencontre des formations secondaires surnuméraires chez les espèces vivaces (tiges et racines), ce qui facilite la formation de parenchymes de réserve.

Appareil reproducteur

La fleur

Les fleurs, toujours très petites, sont disposées en cymes contractées souvent regroupées en panicules. Elles sont hermaphrodites chez les Chénopodes, unisexuées monoïques chez les Arroches et les Amaranthes ou même parfois dioïques (Epinard). La formule florale s'écrit :

$$5 T + 5 E + 3 C \text{ ouverts (parfois } 2 C)$$

Seuls le périgone et les étamines épitépales sont pentamérisés mais chez les Amaranthes on trouve des fleurs trimères, voire dimères. Les tépales sont fréquemment écailleux. L'ovaire, uniloculaire, ne contient qu'un seul ovule en son centre et à sa base.

Les stigmates sont libres et bien développés : la pollinisation est anémophile.

Le fruit

Le fruit est souvent un akène entouré par les tépales persistants (chez l'Épinard, les bractées forment une cupule coriace épineuse) qui aide à sa dissémination.

Chez la Betterave et chez les Amaranthes c'est une pyxide, c'est-à-dire un fruit sec s'ouvrant par un petit couvercle (du grec *pyxis*, petite boîte à onguent).

La graine présente un périsperme important, entouré par l'embryon courbe (fig. 129-5)

Plantes principales

Les *Chénopodes* sont des espèces très communes qui vivent sur les décombres. Le Chénopode anthelminthique est vermifuge et le Quinoa des Andes présente des akènes à tépales charnus, alimentaires.

Les *Epinards*, espèces dioïques, originaires de Perse et rapportés en Europe lors des Croisades, doivent leur nom aux épines des stipules.

La *Betterave* croît à l'état sauvage sur les rivages de l'Atlantique et de la Méditerranée. En culture, c'est une plante bisannuelle récoltée en fin de première année. Parmi ses variétés cultivées on compte la Betterave à sucre et la Betterave fourragère.

Les *Amaranthes* sont des herbes thermophiles aux feuilles non charnues. Beaucoup envahissent les cultures des régions chaudes et les champs de maïs, car elles résistent aux mêmes herbicides que celui-ci. Leur point commun est une photosynthèse en C4.

*

Les *Phytolaccacées* (500 espèces) sont des parents tropicaux plus ou moins ligneux.

Les *Nyctaginacées* (300 espèces) comprennent les Bougainvillées et les Belles de nuit à tépales pétaloïdes soudés en tube, connues dans les premières expériences sur le monohybridisme.

Les *Portulacacées* (Pourpiers), cosmopolites (500 espèces), sont plus ou moins succulentes.

Par sur-évolution, l'inflorescence peut mimer une fleur : chez les Bougainvillées, les trois bractées vivement colorées d'une cyme triflore réduite à la fleur centrale simulent un calice vivement coloré (les tépales blancs pétaloïdes de la fleur centrale jouent le rôle d'une corolle); chez les Pourpiers, on observe une sépalisation analogue à celle décrite pour les Anémones (fig. 87)...

Les *Cactacées* (2 000 espèces dont le Cactus cierge, le Figuier de Barbarie, le Peyotl à propriétés hallucinogènes) à feuilles atrophiées ou transformées en épines, sont caractéristiques des régions désertiques d'Amérique.

Les *Aizoacées* (2 300 espèces surtout sud-africaines dont les Ficoïdes), sont également des plantes succulentes adaptées à la sécheresse avec un métabolisme du carbone type CAM (cf. *Biochimie végétale*, p. 148). Tépales pétaloïdes et étamines sont insérés en hélice chez les Cactacées, cyclisés chez les Aizoacées. L'ovaire est généralement devenu infère par soudure avec le réceptacle qui s'est creusé en coupe.

La présence de bétalaïnes permet également de classer les *Didiéracées* (11 espèces), très curieuse famille à port cactiforme endémique de Madagascar, parmi les Caryophyllales.

CARYOPHYLLACÉES (CARYOPHYLLALES)

Généralités

Les Caryophyllacées constituent une *grande famille* d'environ 2 000 espèces, représentées dans toutes les *contrées tempérées de l'Hémisphère nord et particulièrement dans les montagnes et les régions méditerranéennes*. Certaines espèces vivent sur les décombres et rappellent les Amaranthacées. Les fleurs ont acquis un calice.

C'est la famille de l'*Œillet* (fig. 130), de la Saponaire, des Silènes, des Stellaires (fig. 131)...

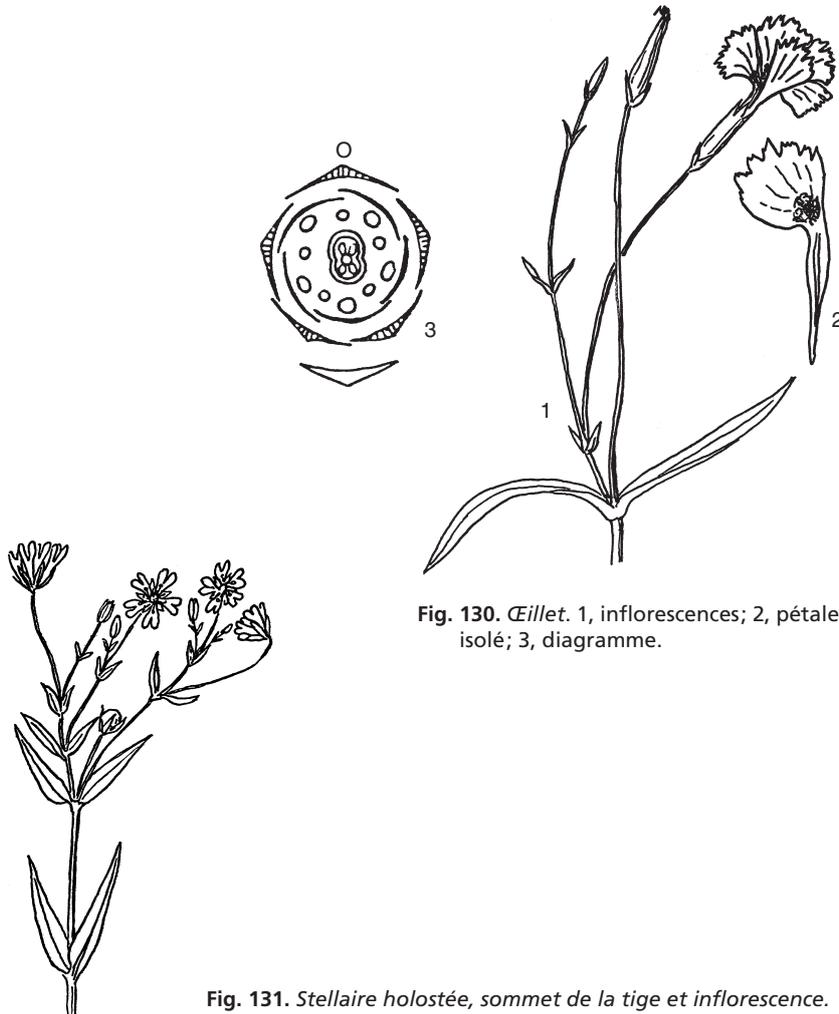


Fig. 130. Œillet. 1, inflorescences; 2, pétale isolé; 3, diagramme.

Fig. 131. Stellaire holostée, sommet de la tige et inflorescence.

Appareil végétatif

Les Caryophyllacées sont des herbes, vivaces ou annuelles, caractérisées par un *appareil végétatif très typique* et la présence spécifique d'un ose, le *lychnose*.

Les feuilles sont réduites au pétiole dilaté et aplati : il n'y a généralement pas de stipules et le faux-limbe présente une nervation parallèle.

Ces feuilles sont opposées et s'insèrent sur des nœuds fortement renflés (d'où le nom de Caryophyllacées, du grec *caryo*, nœud et *phullon*, feuille) au niveau desquels la tige se brise aisément : c'est très vrai chez l'œillet des fleuristes que ces derniers rigidifient par un fil de laiton.

Appareil reproducteur

La fleur

Les *fleurs* sont typiquement disposées en *cymes bipares*. Elles sont entièrement *pentamérisées et pentacycliques*.

$$5 S + 5 P + (5 + 5) E + 5 C$$

Les points suivants sont à souligner :

— *Le calice et la corolle sont nettement différenciés*, l'ensemble attire les insectes : la pollinisation est entomophile.

— *Le calice* peut être de deux types, dialysépale chez les espèces les moins évoluées, gamosépale chez les caryophyllacées les plus récentes.

— *La corolle est dialypétale*. Les deux types de calices commandent le type de corolle : dans le premier cas, les pétales sont normalement constitués; dans le second, où les sépales sont soudés en un tube, les pétales différencient une partie allongée ou ongle et seule la partie étalée ou limbe dépasse le calice (fig. 130).

À la jonction du limbe et de l'onglet de petites languettes forment souvent (Silène) une saillie ligulaire; le limbe est fréquemment divisé en deux parties, si bien que de nombreuses fleurs de Caryophyllacées semblent avoir non pas cinq pétales, mais dix; la forme tubulée du calice entraîne généralement l'allongement de l'axe floral entre le calice et la corolle.

Les pétales acquièrent le plus souvent une préfloraison de type *imbriquée simple ou tordue* (fig. 39-b et c).

— L'androcée est *obdiplostémone* (fig. 84). Les grains de pollen sont devenus secondairement multiaperturés.

— *Le nombre des carpelles peut tomber à 4, 3 ou 2*. Les styles restent libres, ce qui atteste une soudure incomplète des carpelles : un simple examen externe permet de savoir leur nombre. Ce caractère est très utilisé dans les flores : ainsi, les Œillets ont deux styles, donc deux carpelles; les Silènes ont trois styles, donc trois carpelles; le Compagnon blanc à cinq styles, donc cinq carpelles...

L'ovaire est normalement uniloculaire et les ovules sont insérés sur une colonne axiale partant du bas de l'ovaire. De fait, l'ovaire ainsi constitué

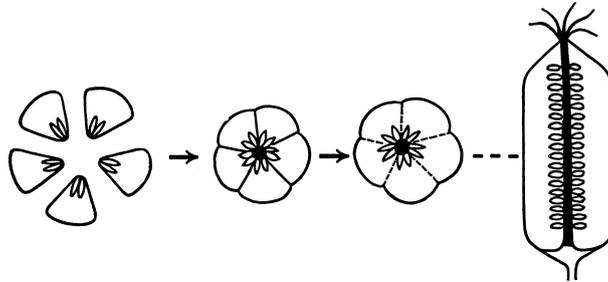


Fig. 132. Origine théorique de l'ovaire des Caryophyllacées.

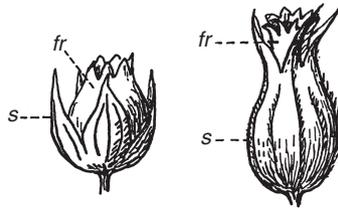


Fig. 133. Le fruit des Caryophyllacées. À droite, chez le Compagnon blanc; à gauche, chez une espèce à calice dialysépale (s, sépales; fr, fruit).

résulte de la soudure de cinq carpelles « fermés » pluriovulés engendrant un ovaire initialement pluriloculaire à placentation axile. L'évolution, ensuite, a supprimé les cloisons conduisant à une fausse placentation centrale (fig. 132). Chez certaines espèces, d'ailleurs, on observe une *réminiscence ancestrale* : au début du développement les cloisons se forment, mais rapidement elles cessent de s'accroître tandis qu'augmente le volume de l'ovaire et du placenta.

Le fruit

Le fruit (fig. 133) est une capsule s'ouvrant soit par des dents, soit par des valves (2-5 ou 4-10 suivant les espèces).

Le premier cas correspond à un calice gamosépale : celui-ci est, en effet, *généralement persistant* : il ne servirait à rien que les capsules s'ouvrent sur toute leur hauteur.

Le second cas correspond, au contraire, à un calice dialysépale.

Espèces importantes

Nous citerons :

1. *Du groupe des Caryophyllacées à calice gamosépales*, les Œillets surtout rencontrés en montagne et autour de la Méditerranée et plusieurs espèces

souvent trouvées en herborisation, comme le Compagnon blanc à pieds mâles ou femelles; le Silène enflé au calice renflé; la Saponaire, riche en saponine, utilisée jadis pour les lessives.

2. **Parmi les espèces à calice dialysépale**, espèces beaucoup plus petites, généralement discrètes : le Mouron blanc ou Mouron des oiseaux qui appartient au genre *Stellaire* (fig. 131). Les fleurs ressemblent, en effet, à de petites étoiles et n'ont plus que 5 étamines post-obdiplostémones (fig. 84).

*

Les *Plombaginacées* (440 espèces cosmopolites) comprennent la Dentelaire, l'Arméria et la Lavande de mer. Cette famille montre le passage à la gamopétalie : les pétales, souvent encore libres ou seulement soudés à la base, peuvent former un long tube.

Les *Droséracées* (80 espèces du Monde entier dont les *Drosera* et la Dionée attrape mouches) et les *Népenthacées* (70 espèces de l'Océan Indien) sont des familles de plantes carnivores. Les premières vivent dans les tourbières, les secondes, du pourtour de l'océan Indien, sont célèbres pour leur piège en forme d'urne.

Les *Tamaricacées* (120 espèces) comprennent des arbres adaptés aux terrains salés des bords de la Méditerranée (*Tamaris*).

Les *Dilléniacées* (530 espèces tropicales) sont une famille sœur des Caryophyllales. Les Dilléniacées sont des arbres décoratifs à grandes fleurs, jusqu'à 20 cm : 5 S, 5 P, ∞ E, ∞ C libres, parfois légèrement soudés ; les fruits sont des follicules.

| ASTÉRIDÉES

Ce sont les eudicots à pétales et carpelles soudés; elles comprennent de l'ordre de 67 000 espèces.

La gamopétalie ou sympétalie assure une meilleure protection des organes reproducteurs et s'adapte plus facilement à un type déterminé d'insecte pollinisateur (cf. p. 226). On notera que la soudure des pétales s'accompagne généralement de la soudure des étamines à la corolle (étamines *adnées*).

La syncarpie augmente également la protection des ovules. Ces derniers, par simplification évolutive, comprennent un tissu nucellaire réduit (ovule ténui-nucellé) et *un seul* tégument.

La fleur, encore pentacyclique et obdiplostémone chez de nombreuses astéridées basales :

$$5 S + 5 P + (5 + 5) E \text{ obdiplostémons} + 5 C$$

devient, par perte du verticille staminal externe, tétracyclique et post-obdiplostémone (fig. 84); parallèlement les carpelles se réduisent à 2 :

$$5 S + 5 P + 5 E \text{ alternipétales} + 2 C$$

(= type « 5-5-5-2 »)

Les feuilles sont presque toujours simples et sans stipules¹.

On distingue les astéridées basales (Cornales et Éricales) et les Euastéridées I et II ou « gamopétales tétracycliques » (fig. 134).

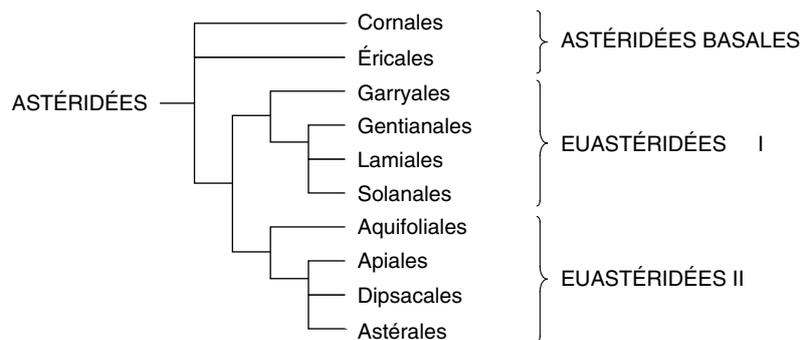


Fig. 134. Cladogramme des Astéridées (D'après l'APG, modifié).

1. Certaines Solanacées, différentes Astéracées, les Frênes, les Sureaux, les Valérianes... font exception.

| ASTÉRIDÉES BASALES

Les astéridées basales présentent des traits primitifs comme la dialypétalie, les sépales et les pétales encore disposés sur une hélice (*Camélia*), les étamines libres, les ovules bitégumentés à réserves nucellaires importantes, la présence de vaisseaux à ponctuations scalariformes...

Elles comprennent deux ordres frères : les Cornales et les Éricales.

Les **Cornales** comprennent 200 espèces à pétales, étamines libres et à ovaire infère dont les Cornouillers (*Cornacées*) et les Hortensias (*Hydrangéacées*); les Cornacées n'ont déjà plus que 5 étamines post-obdiplostémones.

Les **Éricales** regroupent 7 000 espèces et 24 familles dont les Théacées, les Éricacées (*cf. ci-dessous*), les Primulacées (*cf. ci-dessous*). La fleur comprend 2 verticilles d'étamines obdiplostémones, mais des avortements sont fréquents.

Deux familles sont successivement à la base des Éricales :

Les *Balsaminacées* (500 espèces). Les Impatiées ou Balsamines, à fleurs postobdiplostémones très zygomorphes, présentent des sépales pétaloïdes dont le supérieur est éperonné, cinq pétales, les latéraux soudés deux à deux et une capsule pentamère charnue loculicide et explosive en raison de l'enroulement brutal des valves.

Les *Polémoniacées* (300 espèces nord-américaines dont les Phlox), post-obdiplostémones, à ovaire triloculaire, contiennent de l'inuline.

Puis :

Les *Théacées* (plus d'un millier d'espèces tropicales et subtropicales) comprennent des arbustes comme les *Camélia*, les *Théiers*. Les fleurs peuvent avoir de 6 à 7 sépales, de 4 à 9 pétales généralement concrescents à la base; par méristémonie, les étamines sont nombreuses (jusqu'à 200) et soudées à la base en 5 faisceaux; l'ovaire donne une capsule triloculaire.

Les *Styracacées* (180 espèces), proches des Théacées, sont des arbustes à fleurs blanches dont l'*Aliboufier*, méditerranéen, fournit le benjoin

Les *Diapensiacées*, chaméphytes circumpolaires (20 espèces) sont très voisines des *Styracacées*.

ÉRICACÉES (ÉRICALES)

Généralités

Les Éricacées¹ (environ 3 400 espèces) sont répandues dans le monde entier, mais se localisent surtout dans les régions *tempérées ou froides*, voire même *les hautes montagnes*.

Ce sont des *arbustes*, plus ou moins lignifiés, riches en iridoïdes (*cf. p. 209*).

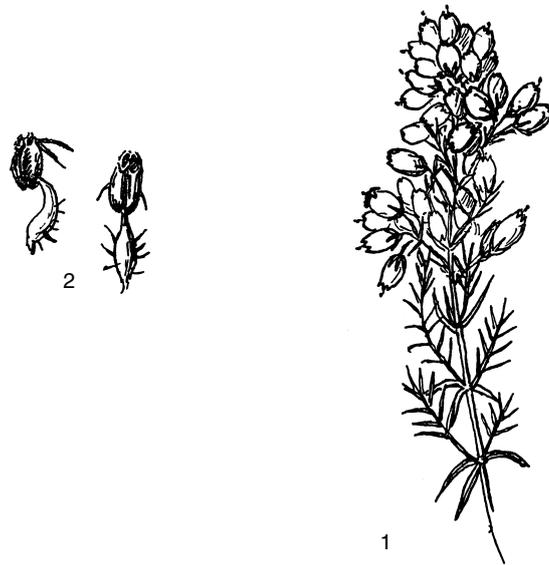


Fig. 135. *Bruyère* (*Erica cinerea*). En 1, rameau florifère; en 2, étamines. Chez les Éricacées les anthères sont pourvues de deux appendices en forme de corne.

La plupart, en particulier les *Bruyères* (fig. 135) et leurs alliées, sont adaptées à des terrains acides et pauvres, tels les landes, il en résulte un *port végétatif particulier dit éricoïde caractérisé par* :

- des tiges d'aspect contourné à croissance très lente et à bois dur, d'où leur emploi dans la fabrication des pipes ;
- des feuilles étroites dont les bords du limbe sont pourvus de poils et se replient sur eux-mêmes protégeant leur face inférieure, portant les stomates, contre la transpiration ;
- des racines qui entrent fréquemment en *symbiose* avec des champignons endomycorhiziens.

Le filet des étamines n'est pas soudé à la corolle et *les anthères* (fig. 135) :

- s'ouvrent par *deux pores* (habituellement la déhiscence se fait par deux fentes) ;
- sont fréquemment munies de *deux appendices dressés ou en forme de corne*, d'où le nom de « Bicornes » donné autrefois à l'ordre ;
- contiennent des grains de pollen habituellement disposés en *tétrades*.

1. Du genre *Erica*, Bruyère.

L'ovaire est composé de cinq carpelles « fermés »; les placentas axiles portent de nombreux ovules; styles et stigmates sont soudés. Le fruit est une capsule.

Principales variations; plantes importantes

Les « Bruyères »

Les « *Bruyères* » sont, après les Rhododendrons (850 espèces), les représentants les plus importantes (650 espèces) des Éricacées. On les trouve surtout dans la région du Cap ainsi qu'en Europe occidentale; elles manquent curieusement en Asie, en Australie et en Amérique.

Elles ont des fleurs construites, par exception, sur le *type 4* et la corolle *persiste* après fécondation, entourant le fruit qui est une capsule.

Chez les *Bruyères* proprement dites (genre *Erica*), la corolle *rose* est nettement en forme de grelot, les sépales petits et verts et les feuilles apparemment verticillées par trois.

Chez la *Callune*, d'aspect très proche, la corolle est beaucoup plus petite, mais les sépales, en revanche, sont roses et pétaloïdes et les feuilles sont disposées sur quatre rangs.

Autres Éricacées

Chez les autres Éricacées, les feuilles sont plates et *coriaces* (ce qui les rend résistantes à la sécheresse).

Presque dialypétales chez les Pyroles, les corolles peuvent aussi prendre la forme de tubes chez les Bruyères sud-africaines et chez les *Epacris* australiens.

Les fleurs sont *zygomorphes* chez les Rhododendrons et les Azalées.

L'ovaire peut se souder à la coupe florale et devenir infère, comme chez les *Myrtilles* où le fruit est une baie.

Les Monotropes et les Pyroles sont maintenant incluses dans les Éricacées; en raison de leurs mycorhizes, elles vivent en semi-saprophytes (Pyroles) ou saprophytes complets ayant perdu leur chlorophylles (Monotropes).

Sont proches des Éricacées :

Les *Cléthracées*, tropicales (130 espèces),

puis deux familles :

Les *Actinidiacées* (350 espèces). La baie d'*Actinidia chinensis* est le Kiwi, riche en vitamine C.

Les *Sarracéniacées* (10 espèces), plantes carnivores américaines, à pétales libres et étamines méristémones.

Les *Ébénacées* se confondent presque avec le genre tropical *Diospyros*, avec 500 espèces d'arbres dont l'Ébène, le Kaki et les Plaqueminiers. Elles sont plus proches des Éricacées que des Primulacées. Elles s'en distinguent notamment par un ovule à deux téguments au lieu de un chez les Éricacées et famille voisines.

PRIMULACÉES (ÉRICALES)

Généralités

Les Primulacées¹ comprennent 560 espèces (dont les deux tiers dans le genre *Primula*), largement répandues, mais sont plus abondantes dans l'*Hémisphère Nord*. Un bon nombre habite les *montagnes*.

Ce sont des *herbes*, généralement *vivaces*, comme les Primevères (fig. 136), espèces les plus représentatives de la famille.

La corolle est gamopétale et, sur 10 étamines, 5 sont fertiles, celles superposées aux pétales. Les 5 autres sont stériles et réduites à de petites lames (staminodes) ou totalement absentes.

L'ovaire, généralement supère, est uniloculaire. Les ovules sont situés au centre sur un mammelon situé dans le prolongement du pédicelle floral : la



Fig. 136. *Primevère officinale*,
port de la plante.

1. Du genre *Primula*, Primevère (du latin *primus*, premier; fleurs précoces).

placentation, dite centrale, résulte de la non-différenciation des septums. La placentation, centrale, résulte de la non différenciation des septums.

Le fruit est une capsule qui s'ouvre par des dents.

Principales plantes

Les Primevères sont parmi les premières fleurs du printemps, d'où le nom.

Ce sont des herbes vivaces par un *rhizome*. La pousse feuillée de l'année est *très courte*, aussi les feuilles, bien qu'insérées isolément, apparaissent être en rosette.

Chez la *Primevère officinale* ou *Coucou*, les fleurs sont groupées en cymes ombelliformes; le calice, profond, est gamosépale; la corolle à long tube, au sommet duquel les parties libres des pétales sont échancrées.

Les Primevères sont remarquables par leur hétérostylie (fig. 137) facilitant une pollinisation croisée par les insectes. Ces fleurs sont portées par des pieds différents dont les caractères distinctifs sont régis par des gènes mendéliens.

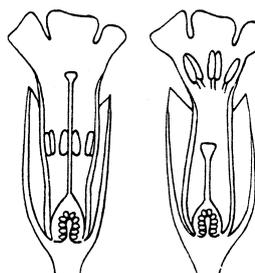


Fig. 137. Fleurs de *Primevère officinale* en coupe longitudinale, montrant leur hétérostylie.

Les *Androsaces* et les *Soldanelles* sont des plantes de haute montagne.

*

Les *Myrsinacées* (1 400 espèces) sont très proches des *Primulacées*; beaucoup sont arbustives et tropicales. Les feuilles sont en général alternes mais opposées chez les deux genres tempérés *Lysimaque* et *Anagallis*; ce genre, qui comprend le Mouron rouge et le Mouron bleu se distingue par ses fruits qui sont des pyxides. Les *Cyclamens*, aux sépales et pétales rabattus, se rencontrent dans les montagnes de Méditerranée; la base de leur tige, presque souterraine est renflée en tubercule.

Les *Sapotacées* (Sapotillier à l'origine des gommes type chewing-gum) sont des arbres tropicaux (1 500 espèces) chez lesquels les cloisons de l'ovaire ne sont pas encore devenues virtuelles comme chez les *Primulacées*. Le Karité et l'Arganier sont des arbres oléagineux utiles en Afrique tropicale et au Maroc.

| EUASTÉRIDÉES I

Elles comprennent les Gentianales, les Lamiales et les Solanales, tous trois ordres frères¹. Presque toutes les fleurs de ce groupe présentent une sympétalie tardive : les pétales se forment d'abord séparés puis se soudent pour former le tube de la corolle.

Les Gentianales à l'exception de quelques herbes des pays tempérés (Gentianes, Pervenches, Caille-laits...) forment un ensemble ligneux et tropical à feuilles opposées.

L'unité de ce clade est basée sur la synthèse d'alcaloïdes mixtes résultant de la condensation d'un acide aminé, le tryptophane et d'un reste isoprénique issu d'un iridoïde, le *loganoside* (cf. *Biochimie végétale*, p. 184).

Les fleurs sont régulières, à préfloraison tordue (ou valvaire). Le type 4 est fréquent par réduction évolutive.

L'ovaire, supère chez les Gentianacées (cf. ci-dessous), les Apocynacées (*idem*) devient infère chez les Rubiacées (*idem*).

GENTIANACÉES² (GENTIANALES)

Famille cosmopolite de 800 espèces comprenant des *plantes herbacées à feuilles opposées et sessiles*.

Les inflorescences en *cyme* (Petite Centaurée) peuvent être réduites à une seule fleur (certaines Gentianes). Les fleurs, de formule 5-5-5-2 (ou parfois 4-4-4-2), sont *voyantes*, souvent bleues ou jaunes et à *préfloraison tordue*.

Les carpelles « ouverts » sont soudés par leurs bords : ils forment ainsi un ovaire à *placentation pariétale* contenant de nombreux ovules.

En fait, on assiste (fig. 138 à droite) dans la famille au passage de carpelles « fermés » à placentation axile (quelques espèces primitives) à ceux à placentation pariétale (chez la Petite centaurée, les placentas avancent encore très fortement vers le centre), voire laminale (les ovules couvrent alors toute la paroi interne des carpelles : Gentianes).

Les Gentianes comprennent un nombre important d'espèces dont beaucoup croissent dans les montagnes.

1. Les Garryales, placées en position basale du cladogramme des Euastéridées I, se limitent à une cinquantaine d'espèces et à quelques familles. Leurs caractères sont proches des Cornales. *L'Eucommia ulmoides* est un arbre de Chine; les *Garrya* (*Garryacées*) sont des buissons d'Amérique centrale; *l'Aucuba japonica* (*Garryacées*) est un arbuste d'ornement largement planté.

2. Du genre *Gentiana* dédié au roi Gentius qui, d'après Pline, en découvrit les propriétés.



Fig. 138. En 1, *Gentiane jaune*. – En 2, l'évolution du gynécée chez les Gentianacées. L'ovaire est pluriloculaire chez les espèces les plus primitives. Uniloculaire chez les autres espèces, les ovules, portés par les bords des feuilles carpellaires, envahissent les parois carpellaires chez les Gentianes. En haut, espèce tropicale; au milieu, placentation pariétale de la Petite centaurée; à droite, placentation laminaire de la *Gentiane jaune* : plante entière figurée à droite.

La *Gentiane jaune* (fig. 138 à gauche) est une grande plante vivace, de un mètre de haut environ, dont on récolte les racines pour préparer des vins amers et apéritifs; on la rencontre à des altitudes variées, entre 500 à 2 500 m.

Les *Gentianes bleues*, beaucoup plus petites et ne comprenant souvent qu'une fleur, se trouvent plus haut, à l'étage alpin.

La *Petite centaurée*, espèce de plaine aux fleurs roses en cyme typique se rencontre dans toute la France (les anthères s'enroulent en spirale après la déhiscence).

*

Les *Loganiacées* (600 espèces tropicales), plus primitives, comprennent des arbres, arbustes ou lianes; elles se distinguent des gentianacées par la placentation toujours axile et la présence de phloème interne. Les *Strychnos* comprennent une soixantaine d'espèces réparties dans les régions tropicales de l'Asie, de l'Afrique et de l'Amérique. Les noix vomiques (graines du *S. nux-vomica* ou Vomiquier) et les Fèves de Saint-Ignace (graines du *S. ignatii*) contiennent des alcaloïdes tétanisants dont la strychnine; d'autres espèces de *Strychnos* possèdent des principes curarisants et entrent dans la composition de certains curares.

APOCYNACÉES¹ (GENTIANALES)

Les Apocynacées comprennent environ 5 000 espèces surtout arbustives habitant surtout les régions chaudes.

Appareil végétatif

Ce sont des arbres, des arbustes, des lianes, plus exceptionnellement des espèces cactiformes ou des herbes vivaces comme les quelques espèces rencontrées dans toute la France : Pervenche (fig. 139), Dompte-venin.

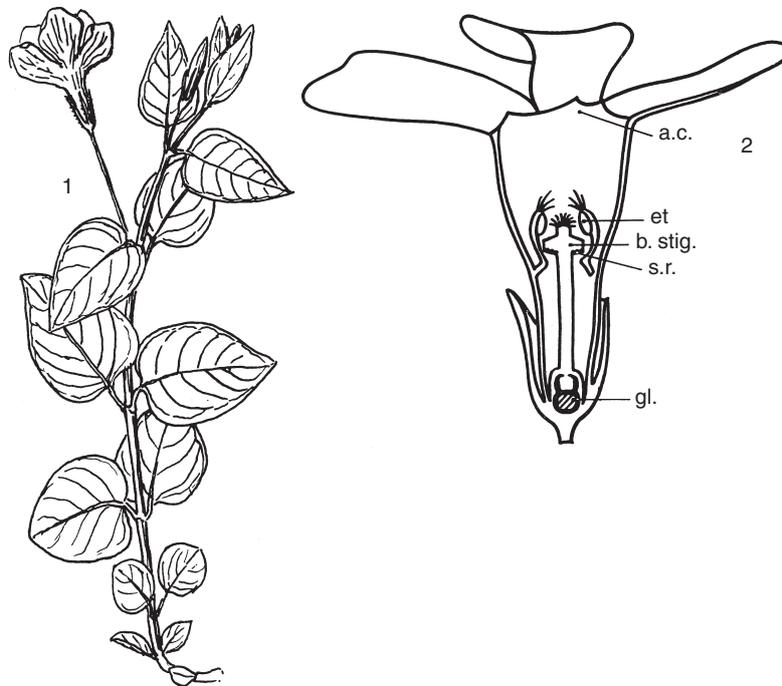


Fig. 139. *Grande Pervenche*. 1, rameau florifère; 2, coupe longitudinale de la fleur (comparer avec le schéma de la figure 140); *et*, étamine surmontée d'un prolongement stérile poilu; *b. stig.*, bourrelet stigmatique terminé par un cône court surmonté de 5 faisceaux de poils; *s.r.*, surface réceptive du stigmate; situé à la partie inférieure du bourrelet stigmatique; *a.c.*, appendices corollins formant une petite couronne à la gorge de la corolle; *gl.*, glandes nectarifères situées sur les côtés des carpelles et qui, en toute rigueur, ne devraient pas figurer sur ce schéma, car elles se trouvent en avant et en arrière du plan de la coupe longitudinale.

1. Du genre *Apocynum* (du grec *apo*, loin et *kuôn*, chien), réputé éloigner les chiens.

212 Euastéridées I

Les feuilles sont opposées ou verticillées.

Un appareil sécréteur à latex est toujours présent (certaines espèces d'Apocynacées ont été jadis utilisées pour l'obtention de caoutchouc). Présence de phloème interne.

Appareil reproducteur

Les fleurs, groupées en cymes (regroupées elles-mêmes en grappes ou en ombelles), de formule florale 5-5-5-2, présentent des caractères remarquables :

La corolle

La corolle à préfloraison tordue (rarement valvaire) est doublée fréquemment par des *appendices corollins* formant une couronne à l'intérieur de la corolle. De plus, chez différentes Apocynacées à grandes fleurs, les pièces de la corolle se prolongent fréquemment en de longues languettes (*Strophanthus*, Laurier-rose).

Androcée et gynécée

L'androcée et le gynécée sont très caractéristiques (fig. 140).

— *L'androcée*, chez les espèces les moins évoluées, est constitué par cinq étamines libres comprenant, comme c'est la norme, quatre sacs polliniques et dont les anthères, situées *au-dessus des stigmates* du gynécée, ont leurs fentes de déhiscence tournées vers l'intérieur de la fleur : la pollinisation directe est possible.

Puis, les anthères « descendent », se placent latéralement *au-dessous* du niveau des 2 stigmates généralement soudés en un plateau stigmatique; parallèlement le sommet de l'étamine développe un *apex stérile* (plumeux chez quelques espèces) qui se recourbe au-dessus des stigmates formant une sorte de dôme, tandis que les deux styles différencient, en dessous, un *bourrelet* rond sur lequel reposent les anthères.

Dès lors, la pollinisation *directe est devenue impossible*. Il faut un insecte. Celui-ci, recherchant les nectaires situés à la base de l'ovaire, se faufile plus ou moins entre les étamines et les carpelles, se charge ainsi de pollen, dont les grains sont encore libres, qu'il déposera ensuite sur la partie fertile du plateau stigmatique d'une autre fleur. La fleur de Pervenche illustre bien ce stade.

Chez le Laurier-rose le rapprochement des étamines et du stigmate entraîne la disparition des deux sacs polliniques les plus externes (qui se réduisent à 2 cornes).

— *Puis, le rapprochement* des étamines s'accroît : leurs filets se soudent fréquemment et les cinq anthères s'appliquent étroitement sur les styles dont le bourrelet stigmatique, primitivement rond, devient *pentagonal*¹. Parallèlement, les modalités de la pollinisation croisée par les insectes atteignent un

1. Cette connexion étroite des anthères et des stigmates correspond à la notion de *gynostège* (du grec *stegé*, toit; les étamines forment comme un toit autour du gynécée).

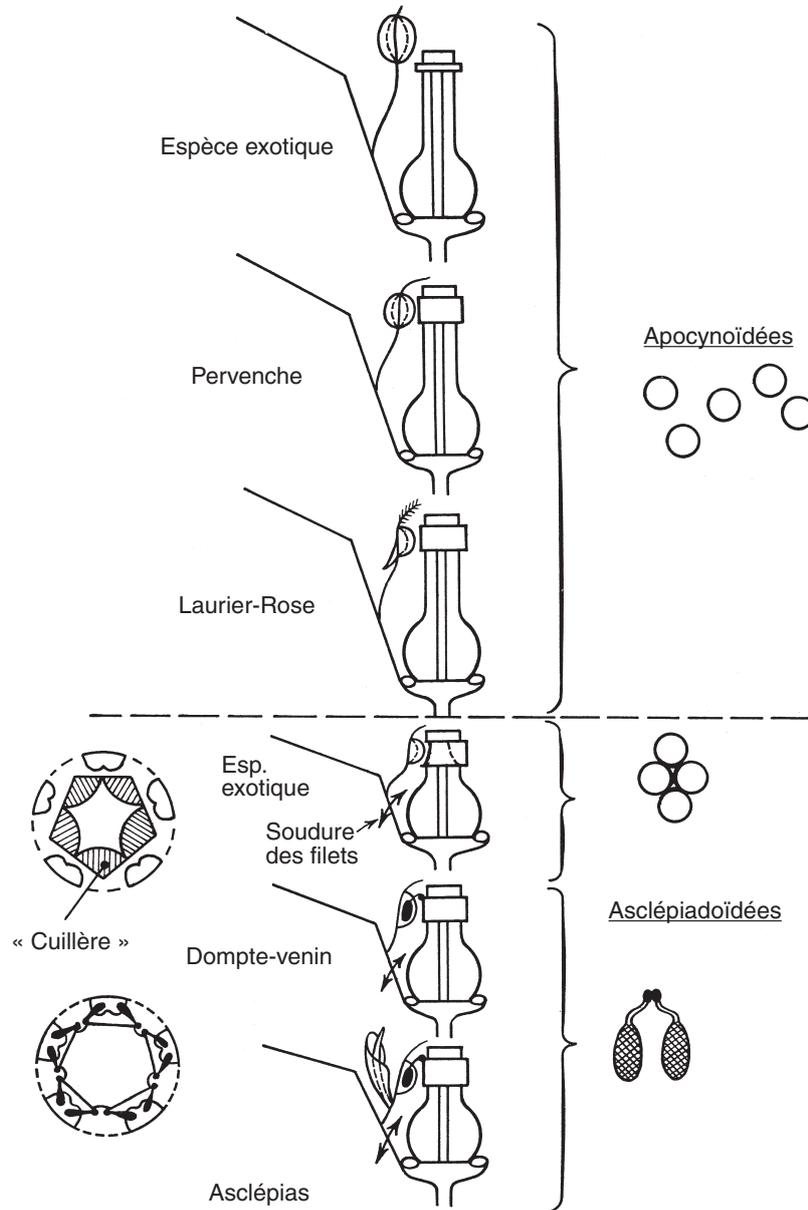


Fig. 140. La fleur chez les Apocynacées. Schémas traduisant l'évolution à partir d'une espèce primitive d'Apocynacée, en haut. Ces schémas montrent également l'individualisation des deux sous-familles, Apocynoïdées et Asclépiadoïdées.

rare degré de perfectionnement, comparable à celui que nous avons vu chez les Orchidacées.

- dans un premier temps, les grains de pollen sont réunis quatre par quatre, c'est-à-dire en *tétrades*. Ces dernières tombent dans cinq cavités *en forme de cuillère*, creusées aux angles du bourrelet stigmatique. Lisses à la partie supérieure qui correspond au manche de la cuillère, ces cavités sécrètent à leur base des substances visqueuses qui agglomèrent le pollen et facilitent son transport par les insectes, qui, dérapant sur la surface lisse du stigmate, enfoncent leurs pattes dans les « cuillères » et accrochent la masse pollinique gluante. Chaque « cuillère » recueille ainsi le pollen des deux loges (appartenant chacune à une étamine différente) qui lui font face (fig. 140).

- Chez les espèces plus évoluées, comme le *Dompte-venin*, le pollen de chacune des loges est aggloméré en une seule masse, une pollinie. De plus, à chaque angle supérieur du bourrelet stigmatique, la « cuillère », réduite à une double glande visqueuse¹, différencie deux diverticules visqueux ou caudicules joignant les deux pollinies les plus proches [qui, là encore, appartiennent à deux étamines différentes, (fig. 140)]. L'ensemble formé par les deux pollinies, la double glande visqueuse et les deux caudicules, s'accroche facilement aux pattes des insectes et assure au mieux la pollinisation croisée².

- Enfin, chez les espèces surévoluées, comme les *Asclépias*³ (fig. 141) où la surface du plateau stigmatique est très importante, formant une véritable aire d'atterrissage pour les insectes, un dispositif supplémentaire attire les insectes : chaque filet staminal porte, vers l'extérieur et à sa partie supérieure, un cornet pétaloïde au centre duquel s'élève un appendice cornu ; l'ensemble prend l'aspect d'une corolle supplémentaire.

— *Le gynécée*, en plus des dispositifs que nous venons de décrire (bourrelet stigmatique, connexion étroite avec les étamines) est remarquable par ses *deux carpelles libres, seulement soudés au sommet* par les styles et les stigmates.

Cette indépendance des carpelles est acquise secondairement : les styles encore soudés et le fait que, chez certaines espèces d'Apocynacées, les deux carpelles soient entièrement soudés⁴ indiquent que le gynécée était primitivement gamocarpellé.

Les styles et les stigmates *se fanent* après la fécondation ; les deux carpelles libres se transforment chacun en un *follicule*, contenant des *graines poilues*.

Fréquemment durant la maturation du fruit, les deux carpelles s'écartent et se placent dans le prolongement l'un de l'autre : ce fait est dû à un allongement plus rapide de la région placentaire portant les graines, lesquelles produisent de l'auxine (fig. 142).

1. Selon les auteurs, ces glandes sont aussi dénommées corpuscules, ou rétinacles.

2. Ces différents dispositifs (cuillères, pollinies...) qui facilitent la translation du pollen d'une fleur à une autre, sont appelés translateurs.

3. Du genre *Asclepias* (dédié à Esculape – Asclepios – dieu de la Médecine).

4. Le fruit est alors charnu, baie ou drupe.

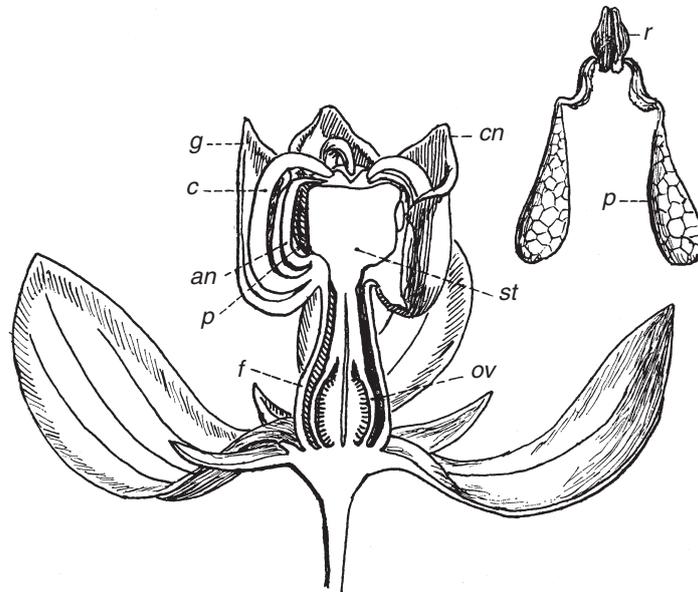


Fig. 141. *Asclépias*. Coupe de la fleur et, à droite, translateur formé par deux pollinies, *p*, réunies par un rétinacle, *r*. (Comparer au schéma de la figure 140); *g*, cornet staminal; *c*, corne staminale; *cn* couronne formée par les cornets staminaux; *an*; anthère, *p*, pollinies; *st*, stigmate; *f*, tube formé par la soudure des filets des étamines; *ov*, ovaire.



Fig. 142. Double follicule de *Strophanthus* à maturité.

Principales espèces

En herborisation, on ne rencontre que la Petite Pervenche (*Vinca minor*) et le Dompte-venin.

Les principes actifs des *Strophanthus* (hétérosides cardiotoniques), des *Rauwolfia* (alcaloïdes hypotenseurs), des Pervenches (alcaloïdes adrénolytiques), des *Catharanthus* (alcaloïdes anticancéreux), des *Ochrosia* (alcaloïdes anticancéreux) – sont utilisés en pharmacie.

Le Laurier-rose (*Nerium oleander*) est fréquemment cultivé comme plante ornementale dans le bassin méditerranéen.

RUBIACÉES (GENTIANALES)

Généralités

Avec plus de 5 000 espèces essentiellement *ligneuses*, les Rubiacées¹– sont une très vaste famille, mais dont on ne peut saisir l'importance, comme pour les Euphorbiacées, que sous les *tropiques*.

Les quelques genres qui habitent les régions tempérées, comme les Garances, les Caille-lait sont des plantes herbacées à l'*aspect très particulier* qui donnent une image tronquée de la famille (fig. 143).

Ajoutons que pour le pharmacien, les Rubiacées sont la famille du Quinquina (fig. 144), de l'Ipéca et du Caféier, espèces toutes riches en alcaloïdes.

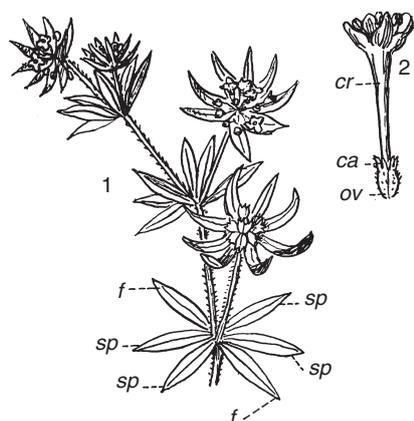


Fig. 143. En 1, rameau florifère et fructifère d'une Rubiacée du type « Caille-lait ». – En 2, fleur isolée (f, feuilles; sp, stipules; ca, calice; cr, corolle; ov, ovaire infère).



Fig. 144. Rameau florifère de Quinquina.

1. Du genre *Rubia*, Garance, dont une espèce était utilisée autrefois pour ses propriétés tinctoriales rouges (*ruber*, en latin). Cf. les pantalons rouges des officiers français en 1914.

Appareil végétatif

Les Rubiacées sont typiques par leurs feuilles simples, opposées, à stipules bien développées (fig. 145). Celles-ci peuvent se réunir en une seule pièce (parfois en forme d'« ochréa »), qui peut ensuite se subdiviser.

Chez les Caille-lait, on assiste au même phénomène, mais les feuilles (reconnaissables à ce qu'elles axillent généralement un bourgeon) sont *très simplifiées*, sessiles et sans pétiole. Conjointement les stipules sont *devenues foliacées*, tout à fait semblables aux vraies feuilles et l'ensemble constitue autour de la tige un pseudo-verticille.

Secondairement, la disposition opposée des feuilles entraîne chez les Caille-lait et plantes affines, comme pour les Lamiacées (cf. p. 221), une tige carrée : mais là encore, cette disposition ne peut se manifester que chez les espèces herbacées : si les formations secondaires fonctionnent (tige ligneuse), on a une section circulaire.

Certaines espèces présentent, à la naissance des nervures secondaires et à la face inférieure du limbe, des cavités ou scrobicules à l'intérieur desquelles vivent de petits acariens ou encore, dans des troncs boursouffés, des colonies de fourmis (espèces myrmécophiles).

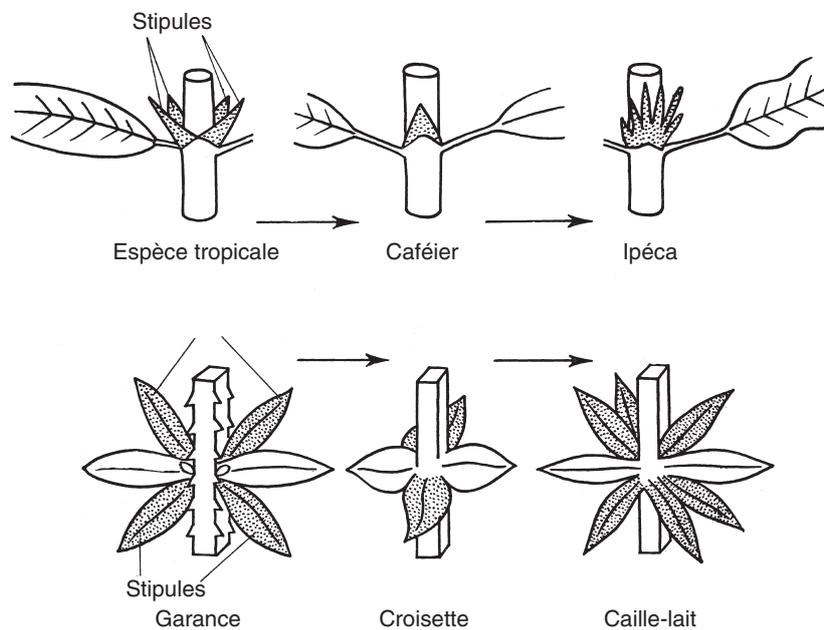


Fig. 145. Les stipules chez les Rubiacées (voir texte).

Appareil reproducteur

Les fleurs (fig. 143 et 146) de Rubiacées de type 5-5-5-2 (ou 4-4-4-2) sont petites, régulières, généralement blanches, tubuleuses et à préfloraison valvaire; leur calice est *très réduit* et elles sont groupées en cymes *souvent contractées*¹.

L'ovaire est *infère*, bicarpellé et surmonté d'un *disque nectarifère*.

Classification et plantes importantes

On distingue trois groupes de plus en plus évolués :

1. *Celui des Quinquinas* et de leurs alliés (Gardénia...).

Ce sont des arbres, des arbustes, plus rarement des herbes, parfois des lianes, *tous tropicaux*. Chez les Gardénias, arbustes primitifs à fleurs tétramères ou hexamères (*cf.* les fleurs du Jasmin, p. 220), l'ovaire est semi-infère.

Les carpelles sont pluriovulés et suivant que le fruit est charnu ou sec, on a une baie (Gardénia) ou une capsule (Quinquina).

2. *Celui des Caféiers et alliés (Ipéca...)*

Ce groupe comprend également des *plantes tropicales ligneuses et à feuilles quelconques*, stipulées. Ici, les carpelles sont uniovulés.

Le fruit est très généralement charnu, c'est une drupe à deux noyaux (*ex* : Caféier)².

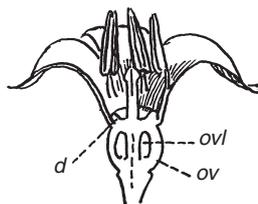
3. *Celui des Caille-lait et de leurs alliés* (Garances, fig. 146...)

Ce sont des plantes herbacées des régions tempérées.

Nous trouverons, en herborisation, des Caille-lait blancs et jaunes, la Croisette, le Gratteron.

Ce sont des plantes surévoluées nettement différentes des autres Rubiacées. Nous avons vu que les feuilles et les stipules, absolument semblables, forment des pseudo-verticilles et que leur tige est *carrée*. Les fleurs sont, de plus, généralement devenues secondairement *tétramères*.

Fig. 146. Coupe longitudinale de la fleur de *Garance* (ov, ovaire, ovl, ovule; d, disque nectarifère). Le calice, ici inexistant, est toujours très réduit chez les Rubiacées; les étamines sont soudées à la corolle comme c'est le cas chez la plupart des Asteridées.



1. Cette contraction, chez certaines espèces exotiques, peut aller jusqu'à la soudure des ovaires voisins dans l'inflorescence.

2. Qui ressemble à une petite cerise. Chaque noyau contient une graine à albumen corné et munie d'un repli ventral (le « sillon »). Privée de son tégument par un polissage (des traces de téguments restent souvent dans le sillon) et torréfié, chaque graine constitue un « grain de café ».

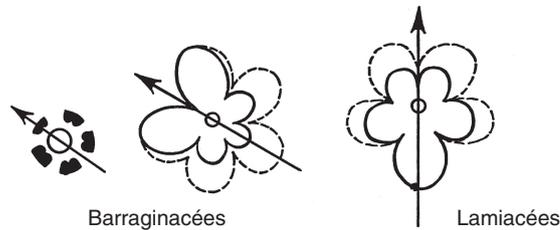


Fig. 147. La corolle chez les *Borraginacées* zygomorphes et les *Lamiacées*. Le plan de symétrie est décalé par rapport à la bractée d'une famille à l'autre. La zygomorphie de la corolle entraîne celle des étamines (schémas de droite et de gauche).

On trouve ainsi : $4 S + 4 P + 4 E + 2 C$

Les carpelles sont *uniovulés* et le fruit est généralement sec¹ : c'est un *diakène*.

LAMIALES ET SOLANALES

Les **Lamiales** avec 22 familles et les **Solanales** avec 5 familles regroupent des Astéridées, pour la plupart herbacées et à ovaire supère (fig. 147). Leur paroi contient une proportion élevée d'arabinose. Ce groupe central avec 23 000 espèces est caractérisé par *l'acquisition d'une zygomorphie* permettant une meilleure adaptation à la pollinisation par les insectes (*cf.* par ex. les Mufliers, fig. 154).

Cette marche vers la zygomorphie se traduit par le remplacement de la préfloraison tordue parfaitement symétrique – et encore souvent présente – par une préfloraison dans laquelle un des pétales est généralement entièrement recouvrant, puis, chez les fleurs zygomorphes, par imbrication (fig. 156).

Un triholoside, le plantéose, est un marqueur fréquent.

Dans nos régions ces Astéridées sont représentées par les « 4 familles » ainsi que les appelaient les anciens botanistes (fig. 148).

En dehors des « 4 familles », nous étudierons plus spécialement les Oléacées et les Convolvulacées.

OLÉACÉES (LAMIALES)

Cette famille, ligneuse et subtropicale, est la plus primitive du groupe des Lamiales. C'est la famille de l'Olivier.

1. Les garances sont encore pentamères et possèdent un fruit charnu.

	2 loges ∞ ovulées	4 loges uniovulées (fausse cloison)
Fleur à plan de symétrie vertical, androcée didyname	PLANTAGINACEES	LAMIACÉES
Fleur à plan de symétrie oblique, 5 étamines	SOLANACÉES	BORRAGINACÉES

Fig. 148. Les « quatre familles ». On notera que celles-ci, dans le sens vertical, ne forment aucune série phylétique continue. Aussi certaines fleurs des Borraginacées semblent faire le passage avec celles des Lamiacées. Mais en regardant de plus près, on s'aperçoit que le plan de symétrie de la corolle et de l'androcée est oblique dans un cas, vertical dans l'autre (fig. 147). De même les caractères anatomiques (disposition des ovules...) et embryogéniques séparent de façon très nette les deux familles. Il en est de même pour les Solanacées et les Plantaginacées. En revanche, plusieurs caractères rapprochent, Plantaginacées et Lamiacées : plan de symétrie vertical et étamine supérieure presque toujours absente; même type de développement de l'embryon; présence d'iridoïdes (cf. *Biochimie végétale*, p. 184) et justifient leur appartenance au clade des Lamiales; de même, Solanacées et Borraginacées se rangent dans celui des Solanales. Historiquement les Scrofulariacées occupaient la case supérieure gauche du tableau, mais la phylogénie moléculaire les a démantelées et a transféré la plupart de leurs genres aux Plantaginacées.



Fig. 149. *Olivier*. 1, rameau florifère; 2, fleur; 3, corolle fendue et étalée.

Les Oléacées ou famille de l'Olivier (*Olea*, huile en latin), fig. 149, comprennent des *plantes ligneuses* (500 espèces) des régions tropicales et tempérées.

Les feuilles sont parfois composées-pennées comme chez les Jasmins, les Frênes. De même, toujours chez les Frênes, les fleurs peuvent être dialypétales ou apétales. Elles sont, de plus, devenues secondairement unisexuées.

Les fleurs ne possèdent que deux étamines seulement.

Les pétales et les sépales sont également des multiples de deux : 4 et 4.

Chez quelques espèces primitives, comme les Jasmins, il existe encore trois verticilles périnthaires, soit un calice et deux cycles de pétales plus ou moins complets, ce qui conduit à des corolles pentamères, hexamères, heptamères... L'addition de ces verticilles décale la position des étamines et des carpelles, les premières (ailleurs latérales) deviennent antéro-postérieures, les seconds (ailleurs antéro-postérieurs) deviennent latéraux.

La torsion de la corolle qui caractérise la préfloraison tordue (engendrant un bord recouvert et un bord recouvrant pour chaque pièce) n'est pas présente chez toutes les espèces, certaines possédant une préfloraison valvaire, dans laquelle les pétales se touchent bord à bord (*cf.* note p. 184).

Les *carpelles* « fermés » sont au nombre de deux. La formule florale type est donc :

$$4 S + 4 P + 2 E + 2 C$$

Le fruit est très variable : c'est un des traits de la famille.

— Lorsque plusieurs ovules se développent (en général 4 – deux par loges – mais parfois plus; ex. *Forsythia*) :

- le fruit sera une capsule; ex. : Lilas;
- ou une baie : ex. : Troènes.

— Lorsque tous les ovules avortent sauf un, le fruit sera indéhiscent :

- soit une drupe comme chez l'Olivier;
- soit un akène ailé (ou samare) chez les Frênes.

L'Olivier, les Frênes, les Lilas, les Troènes, les *Forsythia*, sont les espèces les plus intéressantes.

LAMIACÉES (LAMIALES¹)

Généralités

Les Lamiacées comprennent environ 7 000 espèces dont l'aire de dispersion est *extrêmement étendue*, mais avec une prépondérance pour les *régions méditerranéennes* : Thym, Lavande, Romarin caractérisent la flore des garrigues. Les Lamiacées sont rares, par contre, dans les régions arctiques et en haute montagne.

C'est une famille très *homogène* : une Lamiacée est facile à reconnaître.

Appareil végétatif

— *Ce sont des herbes (fig. 150) à tiges quadrangulaires* (souvent renflées aux nœuds) se multipliant, en une même saison, à l'aide de rejets aériens

1. Du genre *Lamium*, (du grec *laïmos*, gueule ouverte; forme de la corolle), Lamier.

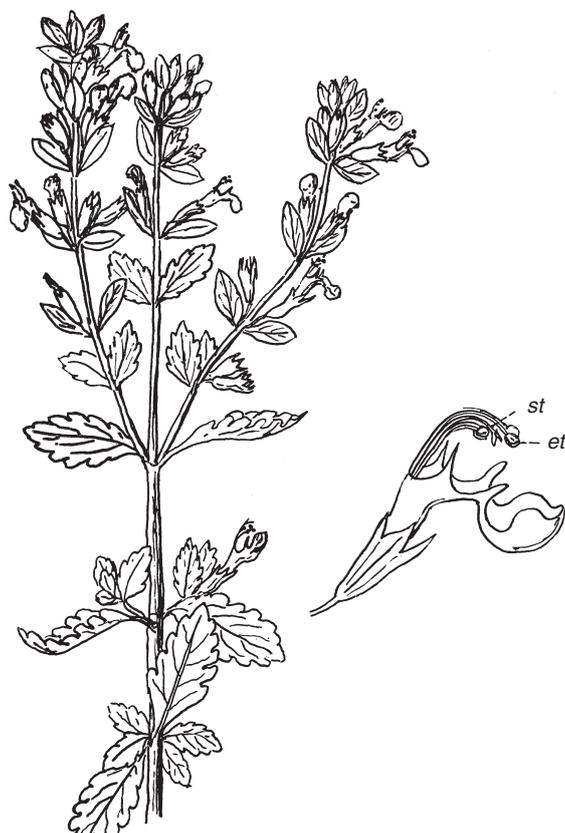


Fig. 150. Tige florifère d'une Lamiacée : la Germandrée petit-chêne. À droite, fleur isolée; *et*, étamine; *st*, stigmat. On notera que les deux pétales supérieurs sont réduits et ne forment pas de lèvre supérieure (cf. fig. 151).

(stolons) ou rhizomateux; en climat méditerranéen, ce sont des *chaméphytes* (fig. 180) comme les Thymus, Lavandes (la tige, ligneuse et vivace, est alors arrondie en raison du fonctionnement répété des assises génératrices secondaires, circulaires). En régions tropicales, on rencontre des arbustes chez les genres *Clerodendron* et *Orthosiphon* et quelques arbres comme des *Vitex* et le Teck (*Tectona grandis*), typique des forêts tropicales semi-sèches d'Asie.

– **Les feuilles sont simples¹ et toujours opposées.** Elles sont, chez les espèces vivant dans les endroits secs, coriaces et présentent des adaptations leur

1. Quelques exceptions existent : les *Vitex*, l'*Orthosiphon* et même une espèce de Sauge à feuilles pennées.

permettant de réduire leur transpiration (feuilles velues à limbe enroulé par-dessous; stomates enfoncés).

– *Ce sont des plantes à essence* dont l'odeur se dégage par simple attouchement : en effet, la localisation des huiles essentielles est très externe; elles se forment dans des poils à essence et se localisent sous la cuticule qui se soulève.

Appareil reproducteur

Les inflorescences

Les inflorescences, situées à l'aisselle des feuilles supérieures, sont du type de la cyme : d'abord bipares, puis unipares par manque de place. Elles sont fréquemment condensées en glomérules et, souvent, simulent autour de la tige un verticille de fleurs (et, si les entre-nœuds sont très courts et les feuilles réduites à des bractées, un capitule : Menthes)

La fleur

Le plan de symétrie vertical a pour résultat une corolle zygomorphe et la perte de l'étamine supérieure.

– *La corolle est typiquement bilabiée*, d'où le nom de Labiées donné par les premiers botanistes : une lèvre est formée des deux pétales supérieurs, l'autre des trois pétales inférieurs.

– *L'androcée* est à quatre étamines *didynames* mais on trouve chez quelques rares Lamiacées tropicales une cinquième étamine (la supérieure) et, quelques genres dont les Sauges, le Romarin, n'ont plus que deux étamines.

– *Le gynécée* comporte, *disposés sur un disque nectarifère toujours présent*, deux carpelles soudés qui se subdivisent chacun par une fausse cloison en deux demi-loges, chacune contenant un ovule. Le style unique qui semble partir de la base est dit *gynobasique* [nous avons déjà rencontré de tels carpelles chez les Rosacées (fig. 111)]. Chez quelques espèces tropicales primitives, le style est encore terminal; il est intermédiaire chez la Bugle.

Le fruit

Le fruit est un tétrakène logé au fond d'un calice persistant, chaque demi-carpelle donnant naissance à un akène élémentaire.

Variations et principales espèces

Cette famille étant très homogène, les variantes sont peu nombreuses.

– Nous noterons d'abord des variations assez secondaires de la forme du calice et de la corolle.

- *Le calice*, formant généralement un tube régulier, petit être bilabié (Sauge, Romarin) ou présenter des dents supplémentaires (six à dix chez la Ballote).

- *La corolle* (fig. 151), presque régulière chez les Menthes, peut voir la lèvre supérieure se réduire considérablement (Bugle, Germandrée...).



Fig. 151. Variation de la corolle bilabée chez les Lamiacées.

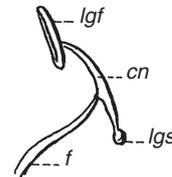


Fig. 152. Étamine de Sauge (lgf, loge fertile; lgs, loge stérile; cn, connectif; f, filet).

– Plus intéressantes sont les particularités des étamines chez quelques espèces comme les Sauges, les Romarins.

Les Lamiacées sont, en effet, des plantes très entomophiles (les miels de Lavande, de Romarin, sont réputés). Cette entomophilie se traduit dans certains cas, par des dispositifs remarquables.

Par exemple, chez les Sauges (où il n'y a que deux étamines fertiles), le connectif séparant les deux loges s'allonge en forme de balancier (fig. 152). Une des loges devient stérile, la tête de l'insecte butte sur cette dernière et rabat ainsi la loge fertile sur son dos.

De nombreuses Lamiacées seront rencontrées en herborisation, Lamier blanc. Lierre terrestre, Bugle, Ballote fétide, Origan, Serpolet, Sauge des Prés...

Beaucoup de Lamiacées sont utilisées en Pharmacie et en parfumerie pour leurs essences : Lavande, Menthe, Sauge officinale, Mélisse...

Quantités d'aromates appartiennent à cette famille : Thym, Romarin, Origan, Marjolaine, Sarriette, Basilic...

Enfin plusieurs sont cultivées, comme les Sauges à fleurs rouges... *Stachys tubrifera* fournit les Crosnes du Japon, utilisés comme légume.

Des formes arbustives [Clérodendrons, Orthospion (diurétique)] voire arborescentes (Teck, utilisé pour son bois) existent dans les régions tropicales.

*

Chez les *Verbénacées* (3 000 espèces, surtout tropicales), famille très proche des Labiées, le style est terminal. À cette famille appartient la Verveine odorante (*Aloysia triphylla*), utilisée en infusion comme digestif antispasmodique et le *Lantana*, peste végétale tropicale et arbustive.

PLANTAGINACÉES (LAMIALES)

Généralités

Les Plantaginacées¹ avec 2 000 espèces cosmopolites sont surtout représentées dans les régions tempérées et méditerranéennes. La Digitale est bien connue des pharmaciens (fig. 153).

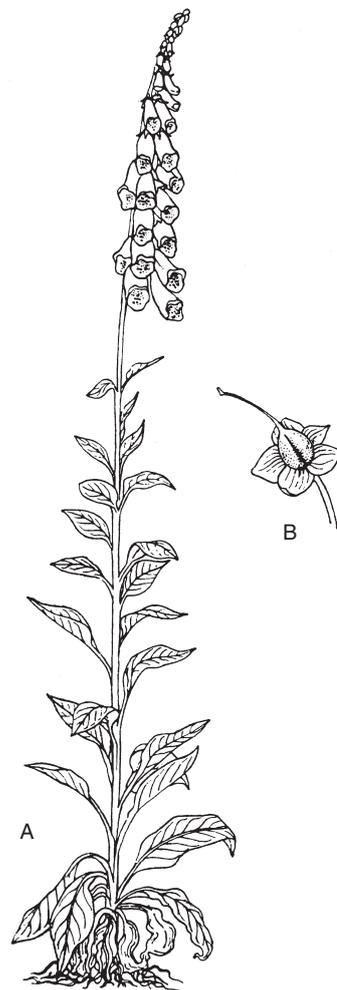


Fig. 153. *Digitale pourpre*; en A port de la plante; en B le fruit. La digitale est une herbe bisannuelle : la première année il se forme une rosette de feuilles; la seconde année apparaît une hampe florale de grande taille.

1. De *Plantago* (du latin *planta*, plante du pied : forme en rosette des feuilles), le Plantain.

Les Callitriches (15 espèces cosmopolites) et la Pesse d'eau (*Hippuris*), fortement modifiées par leur habitat aquatique, y sont inclus sur des critères de phylogénie moléculaire.

L'aspect des espèces de ce groupe est *varié*, mais la fleur est toujours à plan de symétrie vertical, avec deux étamines plus grandes que les autres et *les deux carpelles généralement pluriovulés donnent, à maturité, une capsule*.

Appareil végétatif

Ce sont des plantes surtout *herbacées*.

Les feuilles, généralement *simples*, sont souvent opposées, mais l'on trouve des feuilles isolées ou en rosettes comme chez la Digitale. Chez la Pesse d'eau, les feuilles sont verticillées et donnent un aspect de Prêle.

Appareil reproducteur

La fleur

L'inflorescence est variée, souvent en grappe; en épi chez les les Plantains ou capitule chez les Globulaires.

En raison de son plan de symétrie vertical, la fleur est généralement zygomorphe et l'étamine supérieure est presque toujours absente.

La corolle, en principe bilabée (la lèvre supérieure comprenant deux pétales et la lèvre inférieure résultant de la soudure de trois pétales), est, en fait, *d'aspect très variable* (fig. 154). Adaptées à une pollinisation anémophile, les fleurs des Plantains (260 espèces) sont groupées en épis et pratiquement régulières. Dans le reste du groupe, l'entomogamie dominante se traduit par des fleurs zygomorphes, colorées, parfois adaptées à un type de pollinisateur. Par exemple, chez les fleurs de Muflier, les deux pétales postérieurs obstruent la gorge de la corolle : seul un insecte puissant, comme un bourdon, peut y pénétrer.

La préfloraison imbriquée de la corolle est variable. Le plan de zygomorphie, vertical, induit chez les Plantains et les Véroniques (fig. 154) une corolle *tétramère* par soudure des deux pétales postérieurs¹.

L'androcée comprend typiquement *quatre* étamines dont deux plus fortes (les inférieures), on dit qu'il est *didyname*. Exceptionnellement l'étamine supérieure est représentée par une staminode (*Penstemon*). Les Plantains ont les étamines pratiquement égales et longuement pédicellées. Chez les espèces évoluées, comme les Véroniques, il n'y a plus que deux étamines (fig. 154). Nous avons rencontré des variations analogues chez les Lamiacées.

Le fruit

L'ovaire comprend typiquement 2 carpelles « fermés » pluriovulés.

1. Le calice est alors lui-même réduit à quatre sépales, par avortement.

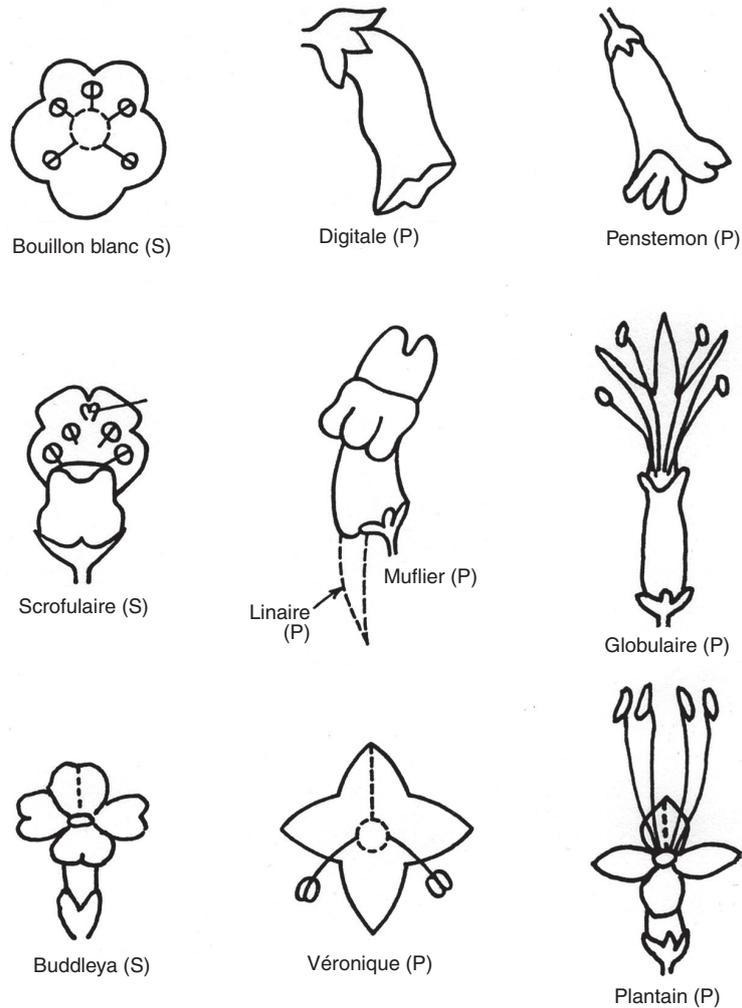


Fig. 154. La corolle des *Plantaginacées* (P) et des *Scrophulariacées* (S). La forme de la fleur fait que les étamines ne sont pas visibles ou dépassent largement le tube de la corolle.

Le fruit est une capsule¹, soit déhiscente par des fentes (Digitales, Véroniques), soit par des pores (Mufliers), soit par un couvercle (pyxide des Plantains).

1. Très rarement une baie (quelques espèces exotiques).

Chez les Callitriches, chaque loge ne contient plus que 2 ovules et le fruit est un tétrakène (*cf.* les Lamiacées). Chez les Globulaires où l'ovaire est devenu uniloculaire et uniovulé, le fruit est un akène; c'est aussi le cas chez la Pesse d'eau¹.

Principales espèces

On rencontre : de nombreuses espèces de Véroniques, aux jolis pétales bleus, les Linaires aux fleurs jaunes ou violettes (Linairé cymbalaire) longuement éperonnées. La Digitale pourpre est officinale et ornementale dans les jardins.

De nombreuses Plantaginacées sont d'autre part cultivées : Gueule de loup ou Muflier, Véronique...

*

– Les *Scrofulariacées* (1 200 espèces des régions tempérées et tropicales) sont la famille des Scrofulaires (jadis réputées pour guérir les écrouelles de la scrofule), du Bouillon blanc (à propriété pectorale), du *Buddleya* (l'« arbre aux papillons »)... Plus primitive que celle des Plantaginacées, cette famille s'en distingue notamment par le mode de déhiscence des anthères.

– La corolle est étalée, presque régulière chez le Bouillon blanc où l'étamine supérieure demeure, est en petit tube bilabié chez les Scrofulaires (où une staminode indique la place de cette cinquième étamine); elle devient tétramère (par fusion des deux pétales postérieurs) chez le *Buddleya*.

– Les *Lentibulariacées* (180 espèces, dont les Grassettes et les Utriculaires), plantes aquatiques ou palustres, insectivores, sont également très proches. Il en est de même de plusieurs familles tropicales.

– Les *Orobanchacées* (1 800 espèces, herbacées des régions principalement tempérées), comprennent des hémiparasites (*Mélampyre*, *Rhinanthe*, *Euphrase*, *Pédiculaire*, *Striga* africain...) et des holoparasites (*Orobanche*²). Les premiers, possèdent encore de la chlorophylle, mais meurent après la germination de la graine, s'ils ne trouvent pas à se fixer sur une racine hôte; les seconds sont dépourvus de chlorophylle : le parasitisme se réalise souvent par l'intermédiaire de champignons lesquels reçoivent sucre et matière organique des arbres qu'ils mycorhizent.

– Les *Paulowniacées* (6 espèces de *Paulownias*) sont les seuls arbres de ce groupe de familles; on les utilise dans les parcs.

– Les *Gesnériacées*, (2 000 espèces dont les *Saintpaulias*, *Gloxinias*...) et les *Acanthacées* (2 500 espèces dont *Acanthe*, *Justicia*...) vastes familles d'herbacées et d'arbustes adaptés aux sous-bois tropicaux, aux fleurs ornementales.

– Les *Bignoniacées* (650 espèces), également tropicales mais ligneuses grimpantes ou volubiles aux grandes fleurs ornementales (*Bignone*) ou médicinales (*Perichlaena* à Madagascar), parfois arbres tempérés (*Catalpa*).

– Les *Pédaliacées* (50 espèces herbacées des zones tropicales sèches), sont connues surtout pour le Sésame et l'*Harpagophytum*, aux racines anti-inflammatoires et aux capsules crochues (*Griffe du Diable*)

1. L'habitat aquatique de la Pesse d'eau se traduit par une fleur très réduite à périanthe presque inexistant, une seule étamine et un seul carpelle développé; de même la fleur des Callitriches est unisexuée et très réduite.

2. De *Orobancha*, fève et *anchê*, je mange. Certaines espèces s'attaquent aux Fabacées.

Les différences entre ces diverses familles portent essentiellement sur la nature du gynécée, (par exemple l'apparition d'une placentation pariétale chez les Gesnériacées ou les Orobanchacées), la présence ou non d'albumen...

BORRAGINACÉES (SOLANALES)

Généralités

Les Borraginacées¹ comprennent 2 250 espèces appartenant aux régions chaudes et tempérées; voici *un nouvel exemple* de famille homogène dont les représentants sont facilement reconnaissables.

Appareil végétatif

Ce sont des plantes herbacées dans nos régions ou parfois des ligneux sous les tropiques, à feuilles alternes, typiques d'aspect, rêches, rugueuses au toucher, du fait de la présence de *poils rudes*, dont la base contient fréquemment des concrétions de CaCO₃ (cystolithes); un des genres à feuilles très rugueuses, la Rapette (*Asperugo*), illustre bien ce caractère par son nom.

Appareil reproducteur

Les Borraginacées sont également typiques par :

- leur inflorescence en cymes unipares scorpioïdes (fig. 156);
- leurs fleurs sont régulières; la couleur souvent bleue des corolles est due à des anthocyanes (dissoutes dans le suc vacuolaire) changeant de teinte selon le pH du suc qui varie entre les stades bouton et fleur ouverte (fleurs *versicolores*). La préfloraison est valvaire ou parfois tordue (Phacélie).

De plus, la gorge des corolles est fréquemment pourvue d'écailles, qui assurent la protection du nectar (en particulier contre une trop rapide évaporation).



Fig. 155. *Tétrakène* (le calice accrescent a été supprimé pour permettre de mieux voir les quatre akènes entourant, au centre, le style, plus ou moins desséché; à la base des akènes, les restes du disque nectarifère).

1. Du genre *Borago*, Bourrache, venant lui-même de l'arabe *aburach*, père de la sueur (la Bourrache a des propriétés sudorifiques).

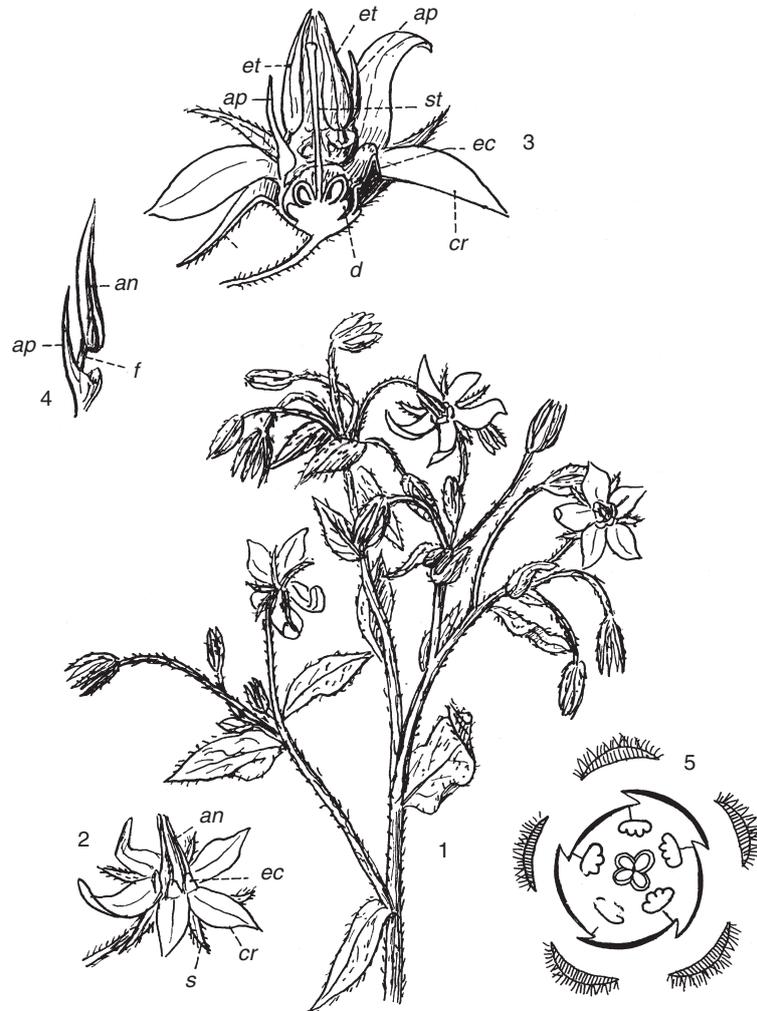


Fig. 156. *Bourrache*. 1, sommité fleurie; 2 et 3, fleurs (*an*, anthère; *ec*, écaille de la corolle correspondant à des invaginations des pétales; *cr*, corolle; *s*, sépale; *ca*, calice, *st*, stigmate; *et*, étamine; *d*, disque nectarifère); 4, étamine dont le filet, *f*, porte un appendice, *ap*. Les étamines de la *Bourrache* présentent un apex stérile et une corne dorsale, ce qui rappelle celles des Apocynacées. Tout ce groupe des Asteridées dérive d'un même stock ancestral; 5, diagramme floral : la corolle n'est plus à préfloraison tordue, comme chez la *Phacélie* autre espèce de la famille, mais présente déjà un pétale entièrement recouvrant et un autre entièrement recouvert. Dans la fleur zygomorphe de *Vipérine*, l'« imbrication » augmente avec un pétale entièrement recouvrant et deux entièrement recouverts.

Le gynécée est formé de deux carpelles reposant sur un disque à nectar. Chez quelques espèces primitives et ligneuses des régions chaudes, le style est encore terminal; le fruit reste alors plus ou moins charnu et drupacé, mais peut être aussi akénoïde (ex. : Héliotrope) ou capsulaire (Phacélie).

Mais partout ailleurs, il prend une forme évoluée, très ramassée : le style unique est gynobasique.

Comme chez les Lamiacées, les deux carpelles, séparés par une fausse-cloison, donnent une tétrakène (fig. 155), mieux visible que chez les Lamiacées.

Variations : principales plantes

Cette famille étant très homogène, les variations qu'on peut y observer sont secondaires. Nous avons déjà cité les carpelles à style terminal (Héliotrope). Ajoutons seulement la tendance à la zygomorphie chez quelques espèces, comme la Vipérine et la Phacélie.

- la Grande Consoude est une plante commune dans les fossés et marais;
- les Héliotropes et les Myosotis sont cultivés;
- la Bourrache (fig. 156) est utilisée aujourd'hui pour ses graines riches en acides gras poly-insaturés;
- la Phacélie bleue, espèce très mellifère aux feuilles composées, est cultivée comme plante à jachère.

Plusieurs autres espèces étaient autrefois employées en médecine populaire : Pulmonaire, contre les maladies respiratoires; Vipérine, contre les morsures de serpent, Grande Consoude, dans la cicatrisation des plaies (plante qui « consolide » les plaies)...

SOLANACÉES (SOLANALES)

Généralités

Les Solanacées comprennent 2 500 espèces des régions chaudes et tempérées avec un centre important en *Amérique du Sud*, d'où sont originaires la Pomme de terre, la Tomate, le Piment, le Tabac.

Trois quarts des espèces, dont la Pomme de terre, appartiennent au seul genre *Solanum*¹ : il était juste que ce genre donne son nom à la famille.

C'est, pour le Pharmacien, la famille de la Belladone (fig. 157), de la Jusquiame, du Datura et du Tabac, espèces riches en principes actifs d'une grande importance.

1. Du latin *solari*, calmer : les feuilles de certaines espèces étaient considérées avoir des propriétés calmantes.

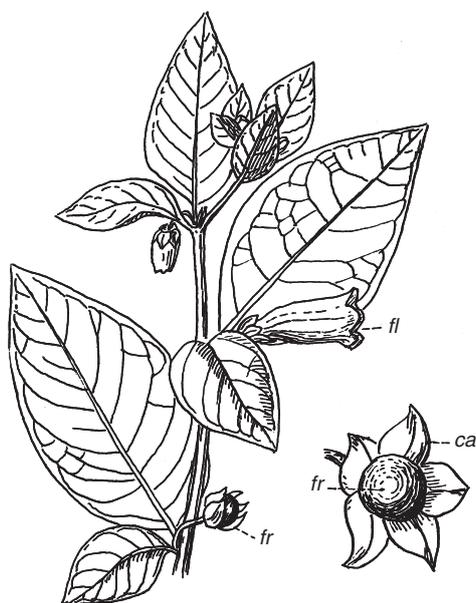


Fig. 157. *Belladone*. Rameau portant des fleurs, *fl* et des fruits, *fr* (*ca*, calice marcescent); fruit isolé. Pour rendre leur regard plus pénétrant, les jolies romaines ou « bella dona » dilataient leurs pupilles à l'aide d'extrait de plante, d'où le nom.

Appareil végétatif

Ce sont surtout des plantes herbacées (avec des espèces arbustives sous les tropiques). On notera la présence de phloème interne.

Les feuilles sont isolées, généralement simples, mais pouvant secondairement se découper plus ou moins, voire devenir composées-pennées comme chez la Tomate ou la Pomme de terre.

L'aspect des Solanacées est, de ce fait, assez variable.

Appareil reproducteur

Les inflorescences

Les inflorescences, cymes bipares à l'origine, sont souvent devenues unipares. Il ne reste alors du second élément de la cyme bipare que la bractée. De plus, celle-ci est, elle-même, *décalée* par rapport à la bractée correspondante. Il en résulte que chaque fleur est à l'aisselle de deux bractées à 90° l'une de l'autre : une bractée est en place normale, tandis que la plus grande, provient de la ramification immédiatement inférieure (fig. 158).

C'est là un phénomène très particulier, quoique secondaire, que l'on ne rencontre pratiquement que chez les Solanacées.

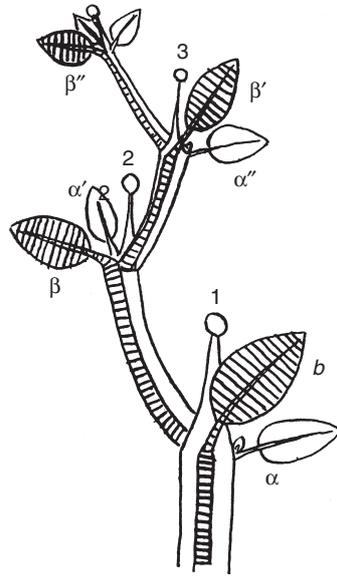


Fig. 158. *Inflorescence de Solanacées.* Schéma montrant l'entraînement de l'une des deux bractées de chaque nœud au nœud supérieur. 1, 2 et 3, générations successives de rameaux; *b*, bractée-mère de 1; α bractée axillant la branche de la cyme bipare ne se développant pas (elle reste à l'état de bourgeon); *b*, bractée axillant la branche de la cyme bipare se développant (rameau 2), mais se trouvant entraînée au nœud suivant; α' et β' bractées correspondant au rameau 2; α'' et β'' , bractées correspondant au rameau 3, etc. : à chaque niveau, une des branches de la cyme bipare avorte mais garde la bractée qui l'axille; la bractée de l'autre branche est entraînée au nœud supérieur.

La fleur

La fleur possède une corolle régulière dont la forme est très variable : rotacée chez les *Solanum*, en long tube chez le Tabac, *Datura*...

Cette fleur est remarquable par :

— *Le calice* qui demeure après la fécondation (calice marcescent) et entoure la base du fruit à maturité (Belladone, Jusquiame...). Chez l'Amour en cage (Alkékenge), le calice, (dit accrescent) s'accroît, enclôt le fruit et prend une teinte orange.

— *Et surtout, par le plan oblique des deux carpelles.* Ce plan oblique des carpelles (fig. 159, fig. 160) entraîne, chez certaines espèces, une très légère *zygomorphie* de l'androcée et de la corolle (Jusquiame, par exemple), qui, chez les espèces surévoluées comme les Pétunias et alliées, conduit à un androcée et à une corolle nettement zygomorphes; certaines étamines sont alors réduites à des staminodes.

Les deux carpelles contiennent de nombreux ovules droits ou légèrement courbes.

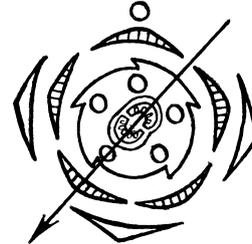


Fig. 159. Diagramme floral montrant le plan de symétrie oblique des carpelles.

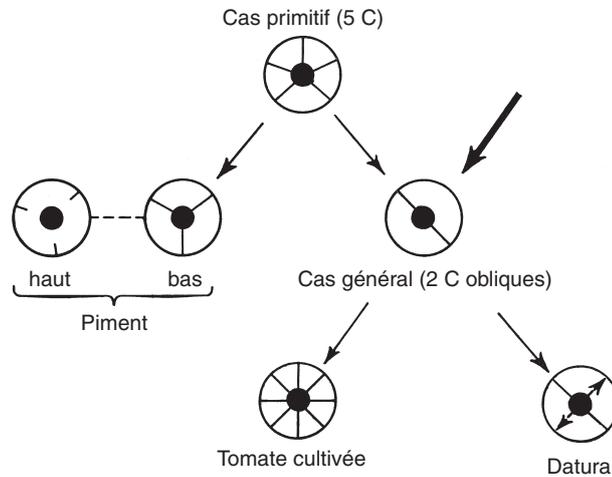


Fig. 160. Le gynécée chez les Solanacées (le plan de symétrie oblique des carpelles est indiqué par la flèche en gras).

Chez les espèces les plus primitives (fig. 160), on trouve encore plus de deux carpelles (Piments...). Chez les espèces surévoluées, on peut assister à une multiplication des carpelles comme chez la Tomate cultivée, où il y en a de deux à dix, à une division par une fausse cloison, ce qui donne quatre loges comme chez les Daturas.

Le fruit

Le fruit, selon qu'il devient charnu ou sec, est soit une capsule s'ouvrant par des fentes, soit une baie.

Lorsque le fruit est sec, la déhiscence se fait généralement selon la ligne de suture des carpelles par deux valves.

Chez les Daturas (fig. 161), où il y a quatre loges, il se forme quatre valves épineuses et, de plus, il y a isolement de la colonne placentaire.

Chez la Jusquiame (fig. 162), c'est une pyxide.



Fig. 161. Capsule déhiscente par 4 valves du *Datura* (ca, calice).

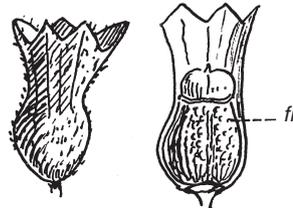


Fig. 162. *Pyxide* de la *Jusquiame*. À gauche, fruit entouré du calice à droite, fruit, fr, rendu visible par l'ablation antérieure du calice.

Principales espèces

On peut les classer ainsi :

— Solanacées à capsules : Tabac, Jusquiame, Pétunia.

— Solanacées à fleurs régulières et baies : *Solanum*, Amour en cage, Belladone, Piment.

La Douce-amère, herbe sarmenteuse des haies, aux baies *rouges* et la Morelle noire, aux baies *noires*, sont caractéristiques : comme chez tous les *Solanum*, les anthères entourent étroitement le style (anthères conniventes) et sont déhiscentes par des pores; enfin les feuilles sont découpées.

La Belladone, aux belles baies noires, toxiques, grosses comme des cerises, la Jusquiame et le *Datura* sont utilisés pour leurs alcaloïdes.

De nombreuses Solanacées sont alimentaires, soit par leur tige souterraine, renflée en tubercule comme la Pomme de terre (les « yeux » = les bourgeons situées sur une spirale), soit par leurs fruits comme les Tomates, Aubergines, Piments. La tomate McGregor, *Flavor Save*, fut le premier fruit *transgénique* mis sur le marché américain (1995).

L'importance commerciale du Tabac est bien connue.

En *Biologie*, BLAKESLEE fit d'importants travaux sur le *Datura*; la Pomme de terre pose le problème du rôle des mycorhizes dans la formation des tubercules. Le photopériodisme fut découvert sur le Tabac (variété Maryland Mammoth); la Jusquiame noire (var. bisannuelle) se prête à l'étude de la

vernalisation. Les Pétunias sont à l'origine de la découverte des ARN interférents...

*

Les *Convolvulacées*¹ comprennent plus d'un millier d'espèces tropicales avec quelques espèces cosmopolites comme les Liserons, mauvaises herbes des champs...

Cette famille, *proche des Solanacées*, en diffère essentiellement par son port et la présence de laticifères : *beaucoup de Convolvulacées se reconnaissent très facilement par la tige volubile* (fig. 163). De plus, à part certaines espèces devenues secondairement annuelles comme le Liseron tricolore (le Liseron des haies est d'ailleurs pérennant), les Convolvulacées sont des plantes vivaces par leurs organes *souterrains souvent très volumineux*.

Une Convolvulacée se reconnaît également aux *feuilles isolées fréquemment en forme de cœur ou de flèche* et aux fleurs dont la *corolle* (à préfloraison tordue, ici, particulièrement visible) est très développée en forme de *cloche* (Cuscutes) ou *d'entonnoir* (Liserons et Belles de jour).

Tous ces caractères sont très faciles à retenir, il suffit de songer aux Liserons.

Le fruit est capsulaire comme chez les Solanacées mais ne contient que deux graines par loge².

On notera la présence de *latex* dans les différents organes végétatifs, mais celui-ci se trouve localisé dans des cellules isolées ou en files courtes, si bien que lorsque l'on blesse la plante, le latex ne s'écoule pas.



Fig. 163. *Portion de tige volubile florifère de Convolvulacée.* La fleur, isolée, provient en fait d'une cyme dont les deux fleurs latérales ont avorté. Remarquer les deux bractéoles ou préfeuilles particulièrement développées.

1. Du genre *Convolvulus*, Liseron, ce qui rappelle que la tige s'enroule (*convolvere* en latin) autour de son support.

2. Quelques espèces primitives ont encore 5 carpelles et certaines ont un style gynobasique (dans chaque loge un des ovules avorte et le fruit est un diakène).

Parmi les Convolvulacées intéressantes nous citerons, outre les Liserons :

– les *Cuscutes*, parasites et dégradées (la tige filamenteuse est pourvue de suçoirs; les feuilles non chlorophylliennes sont réduites à des écailles charnues);

– la *Patate douce*, une herbe d'Amérique centrale du genre *Ipomée* qui compte parmi les plantes agricoles les plus importantes des régions tropicales; ses racines renflées pèsent jusqu'à un kilo et plus; elles sont très riches en fécule.

Enfin diverses Convolvulacées exotiques fournissent des résines purgatives encore utilisées en pharmacie vétérinaire : Jalap, Turbith, Scammonée.

| EUASTÉRIDÉES II

Toutes les espèces de ce clade, essentiellement constitué d'espèces herbacées à ovaire infère, ont leur pétales soudés dès leur formation (sympétalie précoce : la base des pétales forme d'emblée un tube) à l'exception des Apiacées où le tube reste virtuel.

Une nouvelle classe de repellents apparaît chez les Apiacées et les Astéracées, les *polyacétyléniques* (cf. *Biochimie végétale*, p. 193).

Ce clade réunit les **Aquifoliales** (famille des *Aquifoliacées*, 400 espèces de Houx (fig. 164) dont le Maté; les 4 pétales sont plus ou moins concrescents à la base; souvent 4 carpelles généralement uniovulés et encore *supères*), les **Apiales** (*Apiacées* [cf. ci-dessous], *Araliacées*), les **Dipsacales** (*Adoxacées*, *Caprifoliacées* [cf. ci-dessous]) et les **Astérales** (*Campanulacées* [cf. ci-dessous], *Ményanthacées*, *Astéracées* [cf. ci-dessous]).

Ce clade est caractérisé par le *regroupement des fleurs* : l'inflorescence, encore lâche chez les Campanulacées par exemple, trouve son achèvement dans le *capitule* des Astéracées : on notera que la réduction du calice et la présence d'un *ovaire infère* de forme cylindrique facilite la juxtaposition des fleurs en ombelles et en capitules denses très favorables à une pollinisation par les insectes.

Les caractères embryologiques sont relativement homogènes pour tout le groupe. Un marqueur chimique, *l'inuline*, se rencontre chez les Astérales.

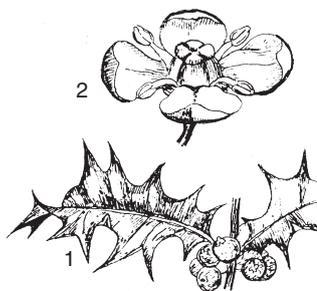


Fig. 164. Houx; en 1, rameau avec fruits (drupes rouges à 4 noyaux); en 2, fleur : 4S + 4P unis à la base + 4E alternipétales + 4C. La fleur peut devenir unisexuée par avortement.

APIACÉES (APIALES)

Généralités

Les Apiacées¹ – anciennement *Ombellifères*, famille de la Carotte, de la Ciguë (fig. 165) – comptent 3 000 espèces, qui se répartissent dans toutes les *régions tempérées* mais appartiennent surtout à l'Hémisphère Nord (certaines espèces, comme la Carotte, sont cosmopolites).

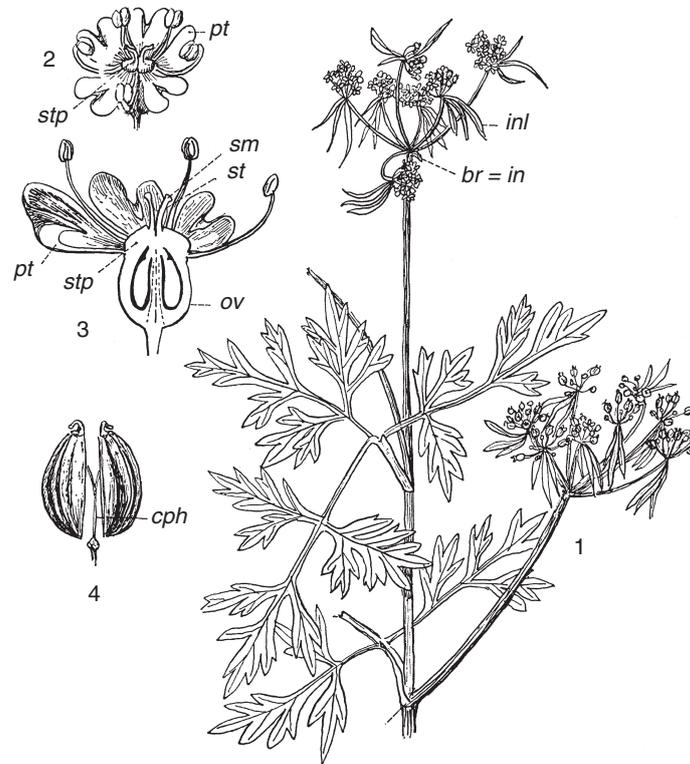


Fig. 165. Petite Ciguë : 1, extrémité de la tige florifère (*br*, bractées formant un involucre; *in*, involucre; *inl*, involucelle de bractées); 2, fleur (*pt*, pétale; *stp*, disque nectarifère ou stylopode; *ga*, gaine); 3, coupe longitudinale de la fleur (*sm*, stigmat; *st*, style, *stp*, stylopode, *ov*, ovaire); 4, diakène se séparant en deux méricarpes (*cph*, colonne centrale appelée carpophore).

C'est une famille très homogène, une des plus faciles de la flore à reconnaître, grâce à ses inflorescences en ombelles composées. Inversement les espèces sont parfois difficiles à distinguer les unes des autres.

Appareil végétatif

Ce sont essentiellement des herbes annuelles comme le Cerfeuil, bisannuelles comme la Carotte ou, le plus souvent, vivaces. L'appareil souterrain pérennant est très varié : racine pivotante, rhizome, tubercule.

1. Du genre *Apium*, dont une espèce est le céleri cultivé.

La tige est ordinairement *cannelée* et *creuse*, par manque de développement de la moelle au cours de la croissance. On dit qu'elle est fistuleuse.

Les *feuilles* sont alternes, souvent *très découpées* (pennatiséquées à plusieurs degrés) et comportent une gaine très développée comparable à celle que l'on rencontre chez les Monocots. Chez quelques espèces (comme les Buplèvres et les Panicauts d'Amérique) la feuille se réduit même à la gaine, *transformée en faux limbe* à nervures parallèles, comme chez les Caryophyllacées.

Racine, tige et feuilles sont parcourues par des *canaux sécréteurs* qui contiennent un mélange d'essence et de résine. Ils sont surtout abondants dans les *tiges*, où l'on trouve en particulier un canal au niveau de chacune des cannelures. Ces canaux expliquent *l'odeur forte* qui se dégage des Apiacées lorsqu'on les écrase.

Appareil reproducteur

L'inflorescence ou ombelle

Elle définit la famille, appelée autrefois Ombellifères. L'ombelle (fig. 166) est constituée par des pédicelles ou rayons, divergeant sensiblement d'un même point et dont les fleurs s'épanouissent toutes à un même niveau.

Chaque rayon est axilé, en *principe*, par une bractée, mais seules, les plus externes persistent généralement et forment *l'involucre de l'ombelle*. Chez l'Astrance, ces bractées deviennent pétaloïdes; chez les Panicauts, elles sont devenues, foliacées et épineuses.

Les fleurs *les plus périphériques*¹ sont mûres les premières, ce qui s'explique en considérant que l'ombelle est une grappe dont l'axe est réduit à un réceptacle extrêmement court.

Si, par réduction des pédicelles, les fleurs deviennent sessiles on obtient un *capitule* (fig. 166). C'est ce qui se passe chez le Panicaut, où, de plus, les feuilles sont épineuses; cette espèce ressemble à un chardon de la famille des Astéracées, où les fleurs sont en capitule et les feuilles épineuses, d'où le nom de Chardon Rolland (Panicaut) ou de Chardon bleu² des dunes qui leur sont donnés, selon les espèces.

L'ombelle simple ainsi décrite, rarement isolée (Astrance, Panicaut), est à son tour groupée en ombelle composée alors d'ombellules : on aura alors un involucre de bractées pour l'ombelle et un involucre à la base des ombellules. (fig. 165-1).

1. La fleur centrale de l'ombelle est parfois morphologiquement différente : ainsi celle de l'ombelle de Carotte est brune alors que toutes les autres sont blanches (certains auteurs en déduisent que l'ombelle dériverait d'une inflorescence cymeuse, non d'une grappe comme on l'admet généralement).

2. Le Chardon bleu des dunes (*Eryngium maritimum*), typique des dunes blanches, est souvent pillé; c'est une espèce à protéger.

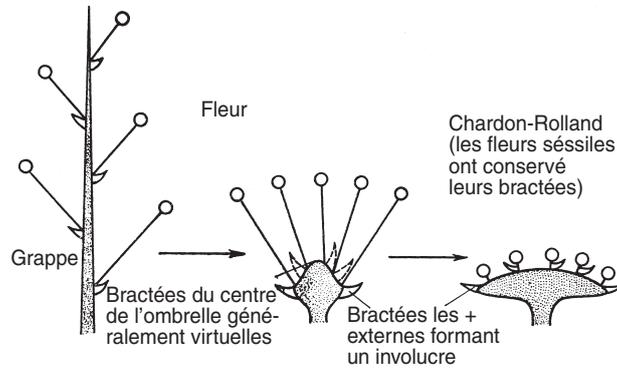


Fig. 166. *Origine de l'ombelle*, qui, par évolution, chez certaines espèces, peut se transformer en capitule. Les entre-nœuds de la grappe figurée à gauche devenant nuls, tous les pédicelles floraux partant sensiblement d'un même point, l'inflorescence est une ombelle (au centre). Si les pédicelles floraux deviennent alors nuls, l'inflorescence est un capitule (à droite).

Les inflorescences ainsi constituées tendent à simuler une « fleur ». Les pétales les plus externes des fleurs périphériques deviennent beaucoup plus grands et donnent l'aspect d'une corolle géante (Carotte...)¹.

Nous avons déjà vu un phénomène analogue chez les Brassicacées, lorsque la grappe devient aplatie et très condensée (corymbe de la Corbeille d'argent) et simule une fausse ombelle. De telles inflorescences, facilement parcourues par les insectes, ont l'avantage de permettre une *pollinisation en série*, un seul animal fécondant un grand nombre de fleurs.

La fleur

Les fleurs sont blanches ou, plus rarement, jaunâtres, verdâtres ou rosées. *Leur disposition*, en une inflorescence relativement *condensée* explique :

- qu'elles soient toujours de dimension réduite;
- que le nombre des pièces florales soit réduit; on a un type : 5-5-5-2.

Les cinq sépales sont souvent à peine visibles.

Les cinq pétales, libres en raison de l'absence de tube (cf. p. 238) et à préfloraison valvaire, ont un limbe recourbé en dedans.

Les cinq étamines, libres, alternent normalement avec les pétales.

1. Chez les *Echinophora* s'observe une remarquable réduction de l'inflorescence : une fleur centrale limitée à son gynécée est entourée par un cercle de fleurs à périanthe très zygomorphe et réduites à leur androcée; l'ensemble est alors comparable à une fleur avec ses pétales, ses étamines périphériques et ses carpelles centraux.

Le gynécée est réduit à 2 carpelles antéro-postérieurs, soudés à la coupe florale et formant un *ovaire infère*. Chaque loge contient un seul ovule bien développé. À la base des styles se trouvent *deux disques nectarifères* (appelés *stylopodes*) dont la position très superficielle permet la pollinisation par des Diptères¹.

Les étamines sont d'ailleurs mûres avant les ovaires et les fleurs extérieures de l'ombelle avant celles du centre; il s'ensuit que les fleurs extérieures sont pollinisées (*via* les Diptères) par les étamines du centre de la fleur. Cela va, chez certaines espèces, jusqu'à induire des fleurs du pourtour uniquement femelles et au centre des fleurs uniquement mâles (*cf.* p. 254).

Le fruit

Après fécondation, l'ovaire infère devient un *diakène* (fig. 167). Les deux loges restent longtemps soudées, puis se séparent en deux akènes, soit directement de haut en bas (Sanicle), soit en deux temps (cas général) par l'intermédiaire d'une colonne centrale qui prolonge le réceptacle, mais a pour origine des tissus carpellaires (c'est la région parcourue par les faisceaux cribro-vasculaires médians); cette colonne ou carpophore peut, au sommet, soit rester indivise, soit bifurquer; les akènes se détachent alors l'un de l'autre à partir de la base et, avant de tomber sur le sol, restent quelques temps suspendus au carpophore (fig. 165-4).

La structure du diakène est très particulière. Chacun des « akènes »² comprend *cinq côtes* primaires plus ou moins développées, parfois ailées, séparant *quatre vallécules*. Ces dernières peuvent elles-mêmes être divisées par des côtes secondaires dont le développement dépasse parfois celui des côtes primaires.

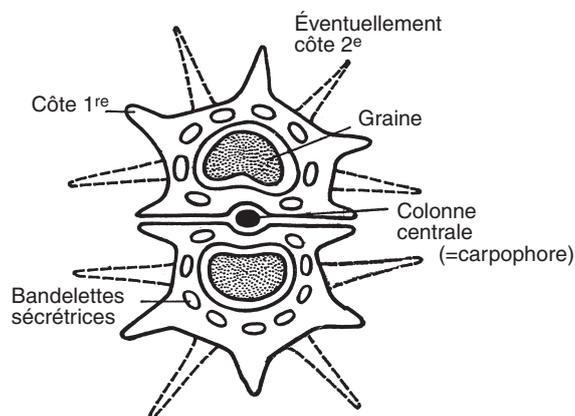


Fig. 167. Structure schématique du diakène des Apiacées.

1. Ces insectes, tels que les mouches, ont un appareil buccal très court.
2. On les appelle des méricarpes et l'ensemble du diakène, un schizocarpe (*cf.* Malvacées).

Des canaux sécréteurs (appelés au niveau du fruit des *bandelettes*) se trouvent en plus ou moins grand nombre et expliquent l'emploi des fruits d'Apiacées comme condiment : Cumin, Anis vert, Coriandre...

Nous ajouterons que les diakènes peuvent être comprimés dorsalement ou latéralement, plans ou creusés d'un sillon... Tout cela est secondaire, mais dans une famille très homogène, les systématiciens ont tiré parti des caractères les plus minimes et comme ils sont faciles à vérifier, ils prennent une grande valeur dans la diagnose des genres et des espèces.

Principales espèces

On rencontre souvent l'Égopode podagraire, le Cerfeuil des bois, le Chardon Rolland. La Grande Ciguë se trouve dans les décombres.

Plusieurs Apiacées sont utilisées comme « légumes » (Carotte, Fenouil, Céleri (*Apium*)...) et comme condiment : feuilles de Persil, Cerfeuil, Angélique, semences de Cumin, Carvi, Coriandre...

Le Khella (*Ammi visnaga*) est employé comme antispasmodique et comme vasodilatateur des coronaires : l'essence d'Anis vert à des propriétés stomachiques...

*

Les *Araliacées* (700 espèces), proches des Apiacées, comprennent le Ginseng et le Lierre. Ce sont souvent des arbustes subtropicaux ou tempérés arbustifs (*Aralia*), grimpants (Lierre) ou herbacés (Ginseng). Les ombelles ne sont pas composées mais simples, en grappes d'ombelles (Lierre) ou prolifères (*Hydrocotyle*) (fig. 168). Le nombre des carpelles n'est pas encore fixé et varie de 5 à 1; le fruit est typiquement une drupe (Lierre, Ginseng). En pharmacie on utilise deux plantes asiatiques : le Ginseng (*Panax¹ ginseng*) et la Centelle asiatique (*Hydrocotyle*).

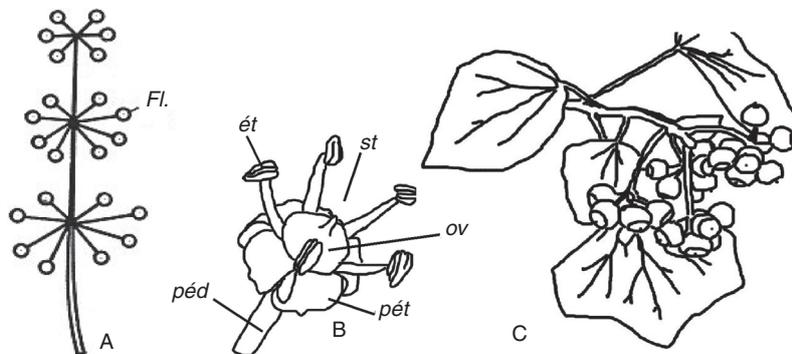


Fig. 168. *Araliacées*. A, ombelle prolifère (*fl*, fleur); ces ombelles sont caractéristiques des *Hydrocotyles* et des *Aralias*; B, fleur épanouie de Lierre (*péd.*, pédicelle; *pét.*, pétale; *ét.*, étamine; *st*, style; *ov.*, ovaire semi-infère). C, rameau feuillé et fructifère du Lierre : les ombelles fructifères sont disposées en grappes.

1. Ce nom fait référence aux multiples vertus du Ginseng, considéré comme une panacée en Chine.

CAPRIFOLIACÉES (DIPSACALES)

Les Caprifoliacées¹ (800 espèces des régions tempérées) sont des herbes, annuelles comme le Mâche, bisannuelles comme la Cardère (dont on s'est servi pour peigner les draps), vivaces comme la Valériane officinale (fig. 169) ou des arbustes (Chèvrefeuille), parfois lianescents.

Les feuilles sont opposées.

Appareil reproducteur

L'inflorescence

L'inflorescence, du type cyme, marque une nette tendance à la *condensation* : chez certains Chèvrefeuilles, les ovaires, puis les fruits, des fleurs voisines peuvent être concrescents; chez la Scabieuse et la Cardère le groupement des cymes forme des capitules, comme chez les Astéracées, mais, ici, chaque fleur reste entourée par 2 bractées qui se soudent pour former un *involucelle*.

La fleur

La fleur comprend un calice à 4 ou 5 sépales et une corolle zygomorphe. Encore presque régulière chez la Symphorine, la Scabieuse, la corolle est bossue chez la Valériane officinale, longuement éperonnée chez le Centranthe rouge, bilabiée chez la Mâche et plus encore chez les Chèvrefeuilles (type 4/1); elle devient tétramère chez la Cardère et la Knautie.

L'androcée

La zygomorphie, comme chez les Lamiacées, entraîne l'avortement de l'étamine postérieure : l'androcée est tétramère. De plus, chez les Valérianes et alliées, on observe une réduction des étamines latérales : l'androcée devient trimère (Valériane, Mâche), dimère (*Fedia*) et ne comporte plus qu'une seule étamine chez le Centranthe rouge. Cette réduction se fait, curieusement, généralement en fonction du plan de symétrie des carpelles (différent de celui de la corolle) et la fleur n'a plus aucun plan de symétrie (fig. 170).

L'ovaire et le fruit

L'ovaire comprend de 2 à 3 carpelles (4 chez la Symphorine, mais seuls 2 sont fertiles). Les loges généralement uniovulées sont encore pluriovulées chez les Chèvrefeuilles et la Symphorine où les fruits sont des baies.

Chez les Valérianes et les Mâches les 3 loges sont uniovulées et une seule fertile : le fruit est un akène, souvent surmonté d'un *pappus* d'origine calicinale (comme celui des Astéracées); chez les Scabieuses, les Cardères les 2 carpelles, « ouverts », ne comprennent qu'un ovule et le fruit est également un akène.

1. Du latin *Capra*, chèvre et *Folium*, feuille.



Fig. 169. *Valeriane officinale*.
1, sommité fleurie; 2, fleur; 3, akène surmonté du pappus.

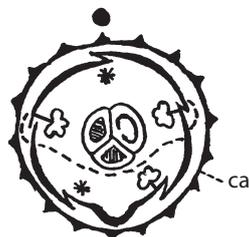


Fig. 170. Diagramme floral de la *Valeriane officinale*; ca, calice; en pointillé, le plan de symétrie antéropostérieur de la corolle.

Principales espèces

La Valériane officinale (fig. 169 et 170) aux fleurs blanc-rosé, vivaces par un rhizome vertical très court ou souche est une espèce médicinale; son nom vient du mot latin *valere*, être en bonne santé.

La Mâche peut être consommée en salade.

Le Centranthe rouge est souvent cultivé dans les jardins sous le nom de Valériane rouge.

Proches des Caprifoliacées, les *Adoxacées* (*Dipsacales*), petite famille de 200 espèces, comprennent deux genres d'arbustes des régions tempérées : les Viornes, les Sureaux et un petit genre herbacé à part, *Adoxa*. Les feuilles sont opposées et plus ou moins découpées et stipulées, les fleurs, petites, régulières¹ sont réunies en cymes corymbiformes. L'ovaire comprend 3 carpelles uniovulés (3 à 5 chez l'Adoxe), un seul étant fertile chez les Viornes; le fruit est une drupe plus (Viorne obier, Sureau Yèble) ou moins toxique (Sureau noir, fig. 171). On cultive de nombreuses Viornes (Boule de neige, Laurier-tin...) dans les jardins.



Fig. 171. *Sureau noir*, rameau florifère et diagramme floral : la fleur est encore régulière mais la préfloraison, déjà, asymétrique, annonce la fleur zygomorphe des Chèvrefeuilles.

1. Chez le Viorne obier, un peu comme chez les Apiacées, les fleurs du pourtour de l'inflorescence sont grandes et stérile : elle jouent simplement le rôle des pétales d'une « super-fleur ». La « Boule de neige » est une forme du Viorne obier améliorée par l'homme, où toutes les fleurs sont grandes et stériles.

CAMPANULACÉES (ASTÉRALES)

Les Campanulacées, (2 000 espèces) sont largement répandues dans les régions tempérées.

C'est la famille des Campanules (fig. 172), qui doivent leur nom à la forme en clochette de leur corolle (*campanula* en latin), des Jasionnes et des Miroirs de Vénus.

Cette famille est proche de la souche à l'origine des Astéracées, comme l'atteste un caractère biochimique commun : la présence d'*inuline*, qui remplace l'amidon dans les organes de réserve; elles partagent aussi, avec les Astéracées, la *réunion des anthères* autour du style.

Les *Campanules* sont des *herbes* à feuilles alternes et qui possèdent des *laticifères* comme de nombreuses *Astéracées*.

— Les fleurs, disposées en cymes unipares plus ou moins contractées, sont souvent de couleur bleue.

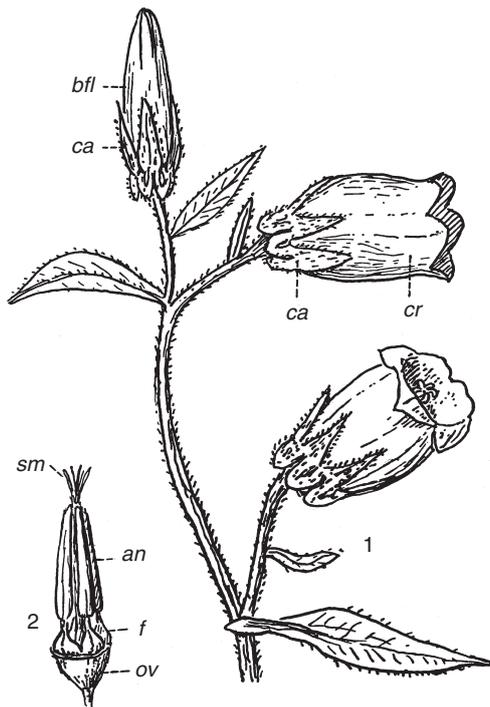


Fig. 172. *Campanule* – 1, sommité fleurie; 2, fleur privée de son péricarpe montrant les étamines (ca, calice; cr, corolle; bfl, bouton floral; sm, stigmate; an, anthère; f, filet; ov, ovaire).

— Les étamines sont pratiquement indépendantes de la corolle. Souvent leur filet élargi à la base en forme de coupe retient le nectar sécrété par un disque qui surmonte l’ovaire. La connivence des anthères autour du style est fugace.

— Le nombre des carpelles, à placenta axile portant de nombreux ovules, est de 3 (encore 5 chez les Campanules primitives).

— Le fruit est une capsule (à déhiscence variable, à pores ou à fentes).

Les Lobéliés (un millier d’espèces) se distinguent des Campanules par leur corolle zygomorphe, les anthères soudées entre elles et seulement 2 carpelles : elles annoncent ainsi les Astéracées. Le *Lobelia inflata* fournit la lobéline, alcaloïde utilisé dans les défaillances respiratoires.

*

Les *Ményanthacées* (40 espèces dont le Ményanthe ou Trèfle d’eau), proches des Campanulacées, ont un habitat aquatique. Les fleurs sont en cyme, l’ovaire, resté supérieur et « ouvert » devient une capsule. Les réserves sont à inuline.

ASTÉRACÉES¹ (ASTÉRALES)

Généralités

C’est avec 25 000 espèces, la famille la plus importante des Plantes à ovaires.

C’est une famille répandue dans le monde entier, mais principalement dans les régions tempérées.

Les Astéracées sont une des plus belles réussites de l’évolution. Un fait le prouve sans conteste : le grand nombre de ses espèces. En effet, dès que la nature a réalisé un type d’organisation biologiquement réussi, elle multiplie ce type à un très grand nombre d’exemplaires ; et inversement, on peut dire que les familles véritablement archaïques sont toujours de petites familles, peu homogènes et mal délimitées.

Appareil végétatif

— On y trouve surtout des plantes herbacées (fig. 173), vivaces et à feuilles alternes. Mais en fait, à peu près toutes les formes végétales y sont connues ; l’on y rencontrera des feuilles opposées, verticillées...

En prenant le genre Sèneçon (1 300 espèces) comme exemple, on trouve :

- des herbes annuelles : Sèneçon des jardins ;
- des herbes vivaces : de plaine, comme le Sèneçon Jacobée ;
- des arbustes et des arbres (Sèneçons arborescents des montagnes africaines ou andines) ;
- des Sèneçons tropicaux plus ou moins cactiformes ;
- des lianes.

1. Du genre *Aster* (nom grec et latin de diverses fleurs en étoile, du grec *astêr*, astre).

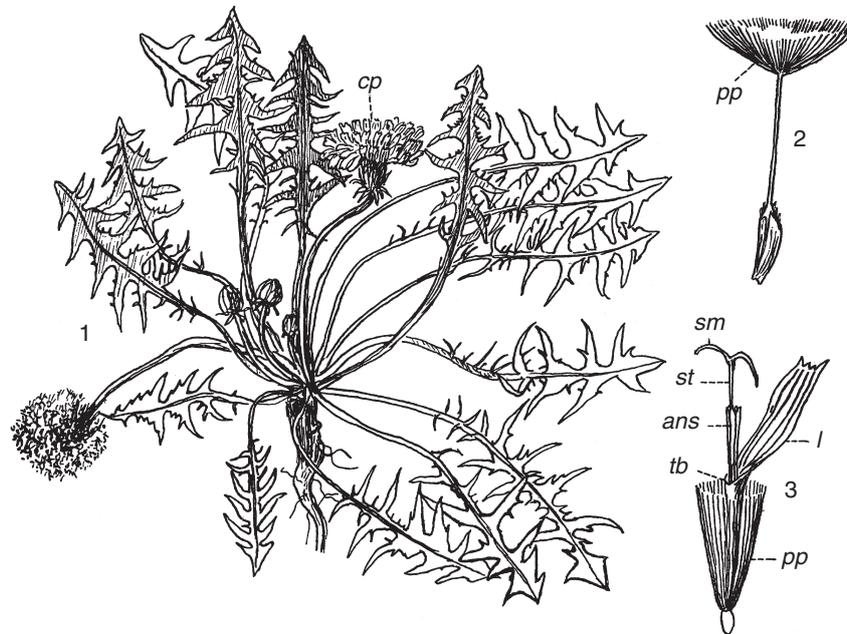


Fig. 173. *Pissenlit*. 1, port de la plante; cp, capitule; 2, akène; 3, fleur ligulée à 5 dents; pp, pappus; sm, stigmat; ans, anthères soudées en un tube autour du style, st; l, ligule.

— *Les Astéracées sont pourvues d'un appareil sécréteur ordinairement bien développé :*

- *Cellules et canaux sécréteurs à essence, poils sécréteurs.* Certaines espèces sont ainsi très aromatiques et utilisées comme telles (Camomille, Armoise, Estragon...).

- *Laticifères* comme chez le groupe des *Chicorées* et plantes affines (*Pissenlit*, *Laiterons*...). Lorsqu'on brise la tige de ces plantes, il s'exsude un suc blanchâtre (pendant la dernière guerre, les Russes ont extrait du caoutchouc à partir de certains *Pissenlits*.)

— Les Astéracées sont riches en *polyacétyléniques et en lactones sesquiterpéniques* (cf. *Biochimie végétale*, p. 193). Abandonnant les alcaloïdes de types classiques ainsi que les iridoïdes, auxquelles les prédateurs avaient eu le temps de s'adapter, les Astéracées ont été les premières (avec les Apiacées, autre famille évoluée) à utiliser ces composés, ce qui a favorisé leur suprématie actuelle.

— Leurs organes de réserve contiennent de *l'inuline*; exemple : les tubercules de *Topinambour*.

Appareil reproducteur

Les Astéracées sont caractérisées par :

- l'inflorescence en *capitule*;
- les fleurs, très particulières dont les anthères sont soudées entre elles (« synanthérées »);
- le fruit, un akène généralement surmonté d'un pappus.

L'inflorescence en capitule

□ Description

L'inflorescence élémentaire des Astéracées est le *capitule*. Un capitule (fig. 174) comprend un réceptacle sur lequel sont insérées de la base au sommet, en ordre spiralé :

- d'abord des bractées stériles¹ vertes (parfois écailleuses, à crochets ou épineuses) formant un involucre,
- ensuite des petites bractées fertiles² non vertes ou paillettes, axillant chacune une fleur.

L'ensemble forme une « fleur composée », d'où l'ancien nom de la famille. Les capitules élémentaires (parfois isolés : Pâquerette) sont généralement à leur tour diversement groupés en grappe, cyme, ou encore en corymbe.

□ Évolution du capitule (fig. 174)

On doit considérer un capitule comme étant une inflorescence très condensée dont toutes les fleurs sont devenues sessiles et groupées sur un axe court et aplati.

Chez les espèces les plus primitives :

- le réceptacle est encore bombé;
- les bractées sont toutes présentes et ont la forme d'écailles;
- les fleurs élémentaires sont toutes semblables, hermaphrodites ou de même sexe, soit régulières et tubuleuses³, soit zygomorphes à corolle bilabiée, soit zygomorphes et à pétales tous déjetés vers l'extérieur (fleurs ligulées)⁴.

Puis :

- le réceptacle devient de plus en plus plat;
- les bractées se réduisent à des paillettes et même disparaissent;
- les fleurs du pourtour se modifient :
 - soit légèrement : chez le Bleuet, les fleurs externes sont plus grandes à tube coudé et à pétales extérieurs légèrement plus grands (fig. 177-2);

1. La disposition de ces bractées est fréquemment utilisée dans la diagnose des espèces.

2. Le capitule des Astéracées (comme celui des Jasionés, Scabieuses et Knauties) dérive vraisemblablement d'une inflorescence *en cyme* comme cela est encore visible dans le groupe des Ambrosiées (chez lesquels les anthères ne sont également pas soudées). Voir aussi la note de la p. 240.

3. Ou « fleuron ».

4. Ou « demi-fleuron ».

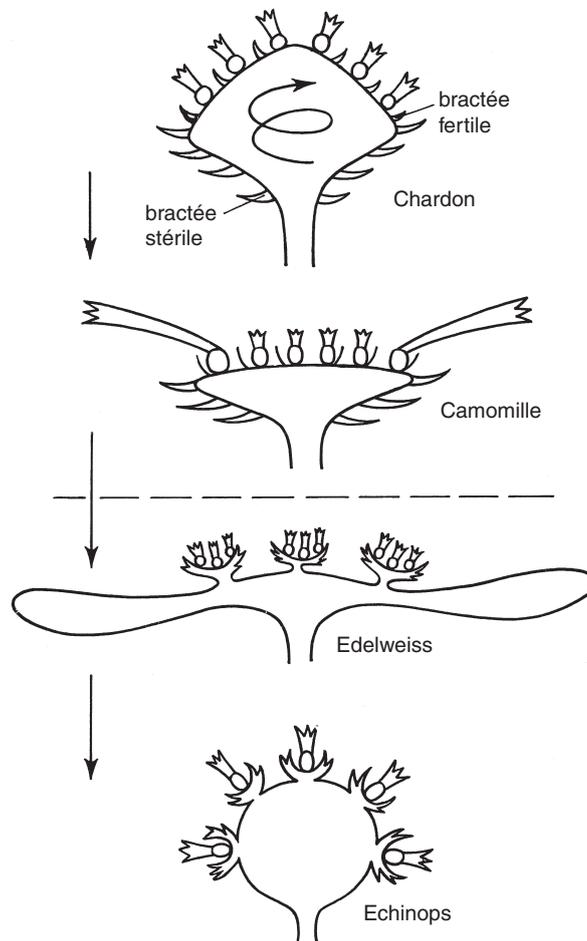


Fig. 174. Le capitule chez les Astéracées. Schémas traduisant l'évolution.

• soit plus profondément : les fleurs deviennent différentes de celles du centre *par leur forme* (elles sont ligulées, alors que les fleurs centrales sont tubuleuses) *par leur sexualité* (fleurs mâles, femelles ou hermaphrodites) et souvent *par leur couleur* [blanche, bleue, rouge... qui tranche sur celle des fleurs du centre, généralement jaunes (fig. 178)].

Ces fleurs, dont le rôle est essentiellement attractif, sont d'ailleurs souvent stériles (fleurs coudées des Bleuets (*cf.* fig. 177-2), fleurs ligulées des Marguerites).

Le capitule est alors comparable, *biologiquement*, à une fleur unique dont il prend l'aspect. Chez la « fleur de Marguerite », l'involucre simule le calice, les

fleurs blanches du pourtour, une corolle et les fleurs du centre jaune, un androcée. Mais ici le nombre de bractées et des fleurs ligulées est indéterminé¹.

Au contraire, chez la Millefeuille, où les bractées sont encore nombreuses, il n'y a plus que cinq fleurs en forme de languette simulant une corolle pentamère et quelques fleurs tubulées au centre.

Ainsi l'évolution, à partir de fleurs simples primitivement disposées en grappe, les condense en capitules... qui prennent à nouveau l'aspect de fleur : l'évolution a parcouru un cycle (notion de *pseudocycle* : cf. Euphorbiacées). Par *surévolution* (fig. 174), un second cycle peut s'amorcer; il consiste à simplifier les capitules, à les grouper en capitules de capitules qui ressembleront à nouveau à des « fleurs » :

— Chez l'Edelweiss, l'inflorescence est formée de deux à dix petits capitules, entourés de cinq à dix grandes bractées étalées; *ce capitule de capitules simule une « fleur simple »*.

— Chez les Echinops (sortes de Chardons à fleurs bleues), les capitules, réduits à une seule fleur entourées de plusieurs bractées, sont groupés en un capitule de capitules qui, s'il n'y avait pas l'involucre de bractées entourant chaque fleur, pourrait être pris pour un capitule simple.

La fleur

La fleur de type floral 5-5-5-2 a des anthères soudées et un ovaire infère uniloculaire (fig. 175).

Elle est petite, comme toutes les fleurs groupées en inflorescence contractée.

Le calice

Le calice est très réduit, représenté par un simple bourrelet annulaire, des écailles ou des soies.

Mais après la fécondation, comme chez les Valérianacées, les soies s'allongent en forme d'aigrette, qui peut même devenir pédicellée par étirement du bourrelet calicinal (fig. 173-2). Le *pappus* facilite la dissémination par les animaux ou par le vent.

La corolle

La corolle peut être régulière en tube ou irrégulière, soit bilabée 2/3 ou 1/4 (comme chez les Lamiacées dans un groupe important surtout sud-américain, soit à *une seule lèvre*. Elles sont alors dites ligulées : la ligule se termine par trois dents ou cinq dents, suivant que trois pétales ont été seulement déjetés en avant avec avortement des deux postérieurs ou que les cinq pétales ont été tous déjetés.

1. D'où le petit jeu consistant à « effeuiller » les fleurs ligulées en disant : « Je t'aime un peu, beaucoup... pas du tout ».

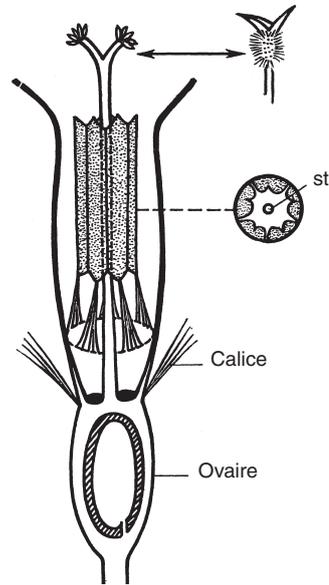


Fig. 175. Coupe de la fleur des Astéracées mettant en évidence l'androcée synanthère (en grisé) et l'ovaire infère; st, style en haut et à droite, stigmates présentant à leur base un renflement de poils servant à collecter les grains de pollen.

☐ L'androcée

Les cinq étamines sont soudées :

- d'une part, à la corolle, par la base de leur filet;
- d'autre part, entre elles par leurs anthères¹. Les anthères réunies forment ainsi un manchon autour du style; leurs fentes de déhiscence sont tournées vers l'intérieur.

☐ Le gynécée

L'ovaire est infère, uniloculaire et, bien que formé par la soudure de deux carpelles « ouverts », uniovulé². Le style se termine par *deux stigmates*, qui portent une brosse de poils généralement sur leur sommet, parfois à leur base (cf. fig. 175).

☐ La pollinisation

*La pollinisation est très généralement entomophile*³. Un disque nectarifère se trouve au-dessus de l'ovaire.

1. Cette soudure des cinq étamines par leurs anthères, fait que la dissymétrie de la corolle (fleurs bilabiées ou ligulées) n'entraîne jamais l'avortement de l'étamine supérieure, ainsi qu'il est de règle chez les Astéridées à corolle zygomorphe.

2. Très rarement et à titre exceptionnel, on peut trouver deux ovules, un par carpelle, chez quelques espèces du groupe des Artichauts : cela prouve qu'autrefois chacun des deux carpelles avait un ovule.

3. Elle est anémophile chez quelques genres : Armoises. Cette dernière est Ambrosie responsable de graves pollinoses.

Dans chaque fleur, *les anthères étant mûres avant les stigmates*, il y a pollinisation indirecte. Or, dans un capitule, les fleurs du pourtour s'épanouissent les premières : il s'ensuit que les ovaires des fleurs périphériques seront « mûrs » en même temps que les anthères des fleurs du centre. Aussi l'évolution, toujours économe, tend à réduire l'appareil reproducteur des fleurs du pourtour à leur gynécée et celui des fleurs centrales (quoique moins souvent) à leur androcée. Nous avons indiqué un phénomène analogue, chez les ombelles des Apiacées.

Enfin, certaines espèces peuvent devenir dioïques (Pied de chat).

— La pollinisation proprement dite est réalisée par un mécanisme tout à fait original.

En règle générale¹, le style est d'abord assez court pour que la masse formée par les deux stigmates soit au-dessous du manchon formé par les anthères : ensuite le style s'allonge à une vitesse relativement grande, de l'ordre de plusieurs millimètres en quelques heures, traverse ainsi le manchon de bas en haut : *la brosse de poils* des stigmates entraîne le pollen des étamines, mais sans que les stigmates s'en trouvent pollinisés, car à ce moment leurs faces réceptives sont appliquées l'une contre l'autre. Les insectes peuvent ensuite transporter le pollen ainsi extrait du manchon staminal et le déposer sur les stigmates épanouis (fig. 175) des fleurs fécondables.

Certaines espèces (notamment les Pissenlits) sont *parthénogénétiques*. De façon générale, les anomalies de la fécondation sont fréquentes chez les Astéracées.

Le fruit

Dans tous les cas, *le fruit provenant de l'ovaire infère est un akène*, couronné ou non d'une aigrette (*pappus*) (fig. 173 et 177).

Classification et principales espèces

On peut subdiviser l'immense famille des Astéracées en cinq sous-familles principales (fig. 176).

— Les deux premières sont des arbustes ou des plantes herbacées poussant principalement en Amérique du Sud (Andes), lieu probable de l'émergence de la famille au début de l'ère Tertiaire, il s'agit de formes archaïques d'Astéracées, dont les fleurs sont à corolle zygomorphe bilabée 1/4 (Barnadesioïdées) ou bilabée 2/3 (Mutisoïdées); cette dernière comprenant le Gerbera, plante sud-africaine cultivée chez nous en serre pour ses beaux capitules en forme de marguerite; malgré les apparences de fleurs ligulées au centre et de fleurs tubulées en périphérie, toutes les fleurs sont en fait bilabées 2/3.

1. Il existe quelques variantes : chez les Centaurées, le style ne s'allonge pas; les filets des étamines, sensibles au contact, se contractent brusquement si un insecte les touche et abaissent ainsi le manchon staminal qui se fait « brosser ».

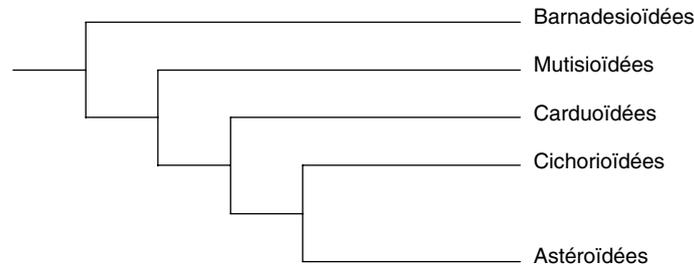


Fig. 176. Classification des Astéracées, d'après APG II, simplifiée.

— Les *Carduoïdées* possèdent des fleurs typiquement roses, bleues ou pourpres, toutes en tubes (fig. 177), comme celles du capitule du Bleuet. Les Chardons, les Cirses et beaucoup d'Astéracées épineuses méditerranéennes se retrouvent dans cette sous-famille. En Pharmacie, l'Artichaut et la Bardane et le Chardon-Marie sont bien connus pour leurs vertus hépatiques ou dépuratives; de l'Artichaut, c'est le réceptacle charnu que l'on consomme sous le nom de fond d'artichaut, tandis que la base des « feuilles » d'artichaut correspond aux bractées de l'involucre.

— Les *Cichorioïdées* correspondent à des Astéracées à latex, dont le nom est évoqué dans les noms comme *Lactuca*, Laitue, Laiteron. C'est lui qui donne un goût amer aux Chicorées et aux Endives. Les capitules ne portent que des fleurs ligulées terminées par 5 dents, formant une languette typiquement jaune, parfois bleue. En pharmacie on utilise le Pissenlit et la Piloselle pour leur action diurétique et dépurative. Des légumes tels que le Salsifis, la Scorzonère appartiennent à ce groupe.

— Les *Astéroïdées*, avec 16 000 espèces, forment l'essentiel des Astéracées. Ce groupe diversifié caractérisé par ses capitules « radiés », comportant au centre, des fleurs tubulées généralement jaunes et à la périphéries des fleurs ligulées terminées par 3 dents, blanches comme chez la Pâquerette ou la Marguerite ou d'autres couleurs. Dans ce groupe on inclue aussi des espèces ayant perdu secondairement leurs fleurs ligulées comme la Tanaisie, l'Eupatoire, la Santoline et les Armoises.

Les Astéroïdées sont elles mêmes divisées en nombreuses tribus dont les plus importantes sont :

- Les *Anthémidées*, dont beaucoup présentent des feuilles pennatiséquées odorantes et sont connues en pharmacie : l'Achillée millefeuille, la Tanaisie, les Anthémis, et Matricaires, la Camomille, les Armoises (Absinthe et Génépi utilisés aussi pour les liqueurs, Semen-contra utilisé comme vermifuge), les Pyrèthres dont certains entrent dans la composition de mélanges insecticides; les Marguerites et Chrysanthèmes sont ornementaux.
- Les *Astérées* comprennent surtout les Asters, Pâquerettes, Verges d'or et Vergerettes, celle du Canada étant utilisée en pharmacie.

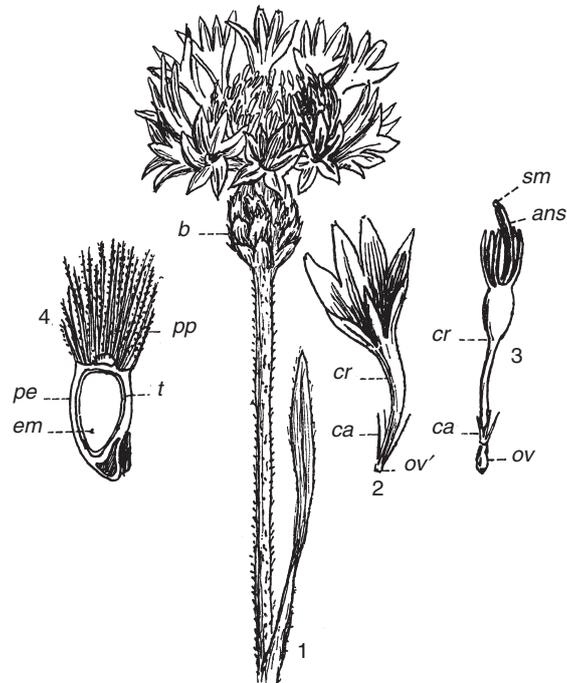


Fig. 177. *Bleuet*. 1, capitule; 2, fleur périphérique; 3, fleur centrale; 4, coupe longitudinale de l'akène; *b*, bractée de l'involucre; *ca*, calice; *cr*, corolle; *ans*, anthères soudées; *ov*, ovaire; *ov'*, ovaire avorté; *sm*, stigmate; *pp*, pappus; *pe*, péricarpe; *t*, tégument séminal; *em*, embryon.

- Les Senecionées forment un groupe à part avec l'immense genre Seneçon présenté plus haut et aussi le Tussilage utilisé en pharmacie.
- Les Hélianthées sont une tribu surtout américaine aux feuilles souvent opposées, ce qui est singulier dans la famille; elles comportent le Tournesol, cultivé pour son huile riche en acides gras insaturés et ses tourteaux., le Topinambour, également du genre *Helianthus*, L'Échinacée, aux propriétés immunostimulantes, nous vient de la pharmacopée des indiens d'Amérique du Nord et différentes plantes ornementales comme les Rudbeckias, les Dahlias, Cosmos et Zinnias. Le Guayule, plante mexicaine riche en latex, est une alternative prometteuse au caoutchouc de l'Hévéa. Son caractère hypoallergique se prête à divers emplois (fabrication de préservatifs par exemple).

Dans les autres tribus : on connaît l'Arnica (fig. 178) pour ses propriétés vulnérinaires, le Souci en pommades cicatrisantes et l'Eupatoire chanvrine, dont le nom évoque son usage ancien comme plante hépatique (*Eupatorium*), le Pied-de-Chat, utilisé dans la tisane pectorale avec le Tussilage notamment.

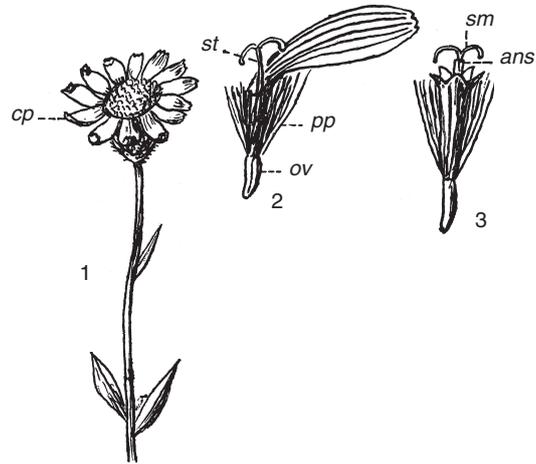


Fig. 178. *Arnica* (Astéroïdées). 1, extrémité de la tige florifère; 2, fleur ligulée à 3 dents (demi-fleuron) de la périphérie du capitule; 3, fleur du centre, tubuleuse (fleuron); *cp*, capitule; *sm*, stigmat; *st*, style; *ans*, androcée synanthéré; *pp*, pappus; *ov*, ovaire.

NOTIONS ÉLÉMENTAIRES SUR LA RÉPARTITION DES VÉGÉTAUX¹

Classer les végétaux, tenter de préciser les rapports de parenté des divers groupes est une approche primordiale et fondamentale. Toutefois une espèce végétale ne se comprend vraiment qu'à travers les populations qui la composent et replacée dans le milieu biologique dans lequel elle vit. Aussi, nous paraît-il souhaitable, dans les dernières pages de cet abrégé, de donner quelques notions élémentaires concernant la répartition et l'écologie des végétaux.

NOTION DE FLORE ET DE VÉGÉTATION

La flore

La flore est la liste des espèces² présentes dans une région déterminée plus ou moins étendue (flore du Bassin parisien, flore de France, par exemple).

Suivant leur origine on peut distinguer différents types de plantes :

— **Les plantes indigènes ou spontanées**, qui ont peuplé la région depuis un temps fort long (à l'échelle géologique); elles constituent le fond de la flore. Suivant l'« aire géographique »³ qu'elles occupent on reconnaît des *plantes à large répartition* qui ont souvent une grande souplesse d'adaptation à des conditions de vie diverses (procédés de dissémination, multiplication très efficace etc.); et des *plantes endémiques* (du grec *endemion*, maladie indigène) plus ou moins strictement limitées à de petites régions du Monde.

— **Les plantes naturalisées**, dont l'introduction est postérieure à l'époque préhistorique. Ces plantes occupent parfois une surface considérable et se sont incorporées à la flore locale : ainsi le Robinier faux-acacia (p. 161) dont l'aire naturelle est très limitée (Est des États-Unis); de même l'Elodée du Canada [espèce appartenant aux Hydrocharitacées, petite famille se rangeant dans les Alismatales, monocots archaïques (p. 92)], introduite accidentellement en 1845 en Normandie et rencontrée aujourd'hui dans tous les cours d'eau européens.

1. Avec la collaboration de G. Aymonin.

2. Pour éviter de préciser s'il s'agit d'espèces, de sous-espèces, de variétés etc., on emploiera le terme d'unité taxinomique ou de taxon. La flore est donc la liste des unités taxinomiques. Le mot flore désigne aussi un ouvrage permettant d'identifier les espèces d'une contrée, grâce à des clés de détermination.

3. La chorologie (du grec *choros*, territoire) étudie la délimitation des aires de répartition des espèces ou, plus généralement, des taxons.

— **Les plantes adventices.** – Elles ont été introduites, souvent accidentellement, par l'homme et peuvent représenter un pourcentage important de la flore (plus de 25 % aux îles Hawaïi, par exemple), mais elles ne se naturalisent pas entièrement, faute de trouver les conditions de climats, sols... leur permettant de résister à la concurrence vitale des plantes indigènes. Actuellement, les plantes invasives sont surtout la Jussée dans les pièces d'eau, l'Ambrosie dans les friches, la Renouée du Japon dans les bosquets et sur les bermes ou la Caulerpe, une algue verte, qui menace les herbiers de Posidonie en Méditerranée.

Végétation

On appelle végétation l'ensemble des végétaux qui couvrent un territoire et en forment le « paysage ». En première approximation, cette notion est indépendante de toute connaissance floristique : la végétation, c'est la forêt, la lande, le gazon... qu'ils soient respectivement formés de Hêtres ou de Chênes, de Bruyères ou de Genêts, de Dactyles ou de Bromes. En fait, la végétation d'un territoire déterminé traduit la manière dont les éléments de la flore s'harmonisent ou se concurrencent en fonction des exigences propres de chaque espèce, ceci par rapport aux conditions du milieu dans lequel elles vivent (voir paragraphe suivant).

D'une manière plus précise, chaque type de végétation, quel que soit le niveau de précision que l'on recherche, est défini par deux éléments :

- la *structure générale* : forêts, landes, pelouses...
- la composition floristique.

La structure permet de délimiter les *formations végétales*, en se basant notamment sur l'analyse du volume occupé par les diverses espèces ou *stratification* : ainsi on détermine l'importance relative des strates arborescente, arbustive, herbacée... On s'intéressera aussi à l'importance relative des différents *types biologiques* rencontrés : plantes vivaces, annuelles, à bulbes ou à rhizomes (fig. 71), au caractère *ouvert* (bosquets) ou *fermé* (forêt continue)...

La composition floristique permet, soit de rendre plus précise la définition des formations végétales (forêt à Hêtres ou « hêtraie », prairie à Avoine élevée etc.) et de parvenir à la mise en évidence de « groupes écologiques », soit, par une connaissance des pourcentages des différentes espèces rencontrées, de délimiter les *associations végétales*.

Formations végétales, groupements et associations végétales seront définis en détail plus loin.

DÉTERMINISME DE LA FLORE

La composition de la Flore est avant tout la conséquence des variations de divers facteurs historiques parmi lesquels on peut distinguer les processus évolutifs et les vicissitudes paléogéographiques.

Les processus évolutifs

Au cours des ères géologiques les groupes les mieux adaptés ont, peu à peu, supplanté ceux qui avaient moins de possibilité d'expansion; ainsi à l'ère Primaire ou ère des ptéridophytes succède au Secondaire celle des Gymnospermes, puis celle des Angiospermes (Tertiaire-Quaternaire) : les Astéridées aux organes sexuels mieux protégés se différencient à partir de groupes aux fleurs apparentées etc. (fig. 179).

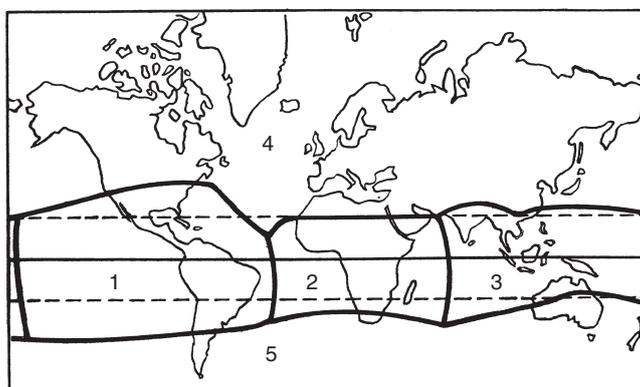


Fig. 179. Les cinq grands empires floraux, d'après Emberger. 1 : empire néotropical; 2 : africano-malgache; 3 : asiatico-pacifique; 4 : holarctique; 5 : antarctique-australien.

Les vicissitudes paléogographiques

Par exemple, l'avancée des grands glaciers qui recouvrirent au quaternaire la majeure partie de l'Europe septentrionale (jusqu'à Lyon, au sud) élimina la flore ligneuse tertiaire (les Magnolias, notamment) laissant la place à une flore froide; cette dernière, après le retrait des glaces, s'est réfugiée aujourd'hui dans les hautes montagnes de l'Europe du Sud et dans le grand Nord. Les flores d'Amérique du Nord et de l'Europe, parce que ces continents se sont très tôt séparés l'un de l'autre, eurent tout le temps de s'individualiser et de se spécialiser (cf. p. 136) : elles sont différentes malgré un aspect assez semblable, beaucoup d'espèces systématiquement voisines, y jouant un même rôle biologique. Ces espèces homologues appartenant à des flores différentes sont dites *vicariantes* (du latin *vicarius*, suppléant); notre Genévrier (p. 57), notre Hêtre (p. 172), notre Osmonde royale (p. 36), par exemple, sont, en Amérique du Nord, remplacés par des espèces très proches.

Les diverses flores ont ainsi évolué pour leur propre compte et sont devenues d'autant plus spécialisées que de vastes régions marines ou d'autres barrières (hautes montagnes etc.) les isolaient les unes des autres. C'est ce qui explique que la majorité des îles ont une forte proportion d'espèces particulières (espèces endémiques) : les îles de l'Océan indien, notamment, possèdent

chacune des espèces propres de Palmiers. À l'inverse, lorsque de telles barrières n'existaient pas (comme dans les plaines indo-européennes) la même espèce peut avoir une aire de dispersion très vaste.

La conjonction des processus évolutifs et des vicissitudes paléogéographiques a conduit à la création de *grandes unités floristiques* continentales ou pour le moins régionales : « empires » (fig. 179). « régions », « domaines »... floristiques.

DÉTERMINISME DE LA VÉGÉTATION

La végétation exprime la façon qu'ont les plantes de s'adapter aux facteurs externes (climat, sol...). L'écologie (du grec *oikos*, maison, habitat) est la science qui étudie les rapports des êtres vivants (plantes, animaux...) avec leurs habitats.

L'influence du milieu : les différents facteurs externes

Le climat

Les facteurs thermiques sont les plus importants et conditionnent en grande partie la répartition des végétaux. Le rôle du gel est fondamental. Ainsi, l'Olivier (p. 220), plante sensible aux basses températures, a une aire strictement limitée à la région méditerranéenne; de même, les Monocots, dépourvues de tissus secondaires (cf. p. 87), ne peuvent acquérir une grande taille (Bananiier, Palmiers...) que dans les régions chaudes.

L'alimentation en *eau* est un facteur de répartition presque aussi important : les besoins en eau des plantes sont en effet considérables (un végétal absorbe par jour environ son poids d'eau). Il faut tenir compte non seulement de la pluviosité globale mais aussi de sa répartition au cours de l'année.

Les *alternances* de chaleur et de lumière jouent également un grand rôle (thermopériodisme, photopériodisme...).

De plus, il faut prendre en considération, non seulement le climat général d'une région, mais aussi, sous l'influence de différents facteurs locaux (nature de la topographie, de la couverture végétale, de l'exposition au vent au soleil...) sa différenciation en *microclimats*.

Le sol

L'influence du sol – ou facteur édaphique (du grec *édaphos*, sol) – est aussi très grande. Les propriétés physiques du sol (porosité, rétention d'eau...), sa nature (argileuse, sablonneuse...), sa composition (teneur en azote, terrains calcaires, siliceux...), son origine (à partir d'alluvions, ou de roche mère...), son évolution en niveaux superposés ou horizons ayant chacun leurs caractéristiques particulières, etc., sont des facteurs déterminants pour la végétation. Les botanistes connaissent depuis longtemps la différence qui existe entre les espèces des terrains calcaires (plantes calcicoles, basiphiles ou indifférentes) et celles des terrains siliceux (plantes silicicoles, acidiphiles), différence qui

dépend plus du pH du sol que du taux en calcium (les terrains calcaires captent toutefois mieux la chaleur).

Les facteurs vivants (ou facteurs biotiques)

Interactions

Les *interactions* entre êtres vivants sont multiples. Les plantes agissent les unes sur les autres en modifiant notamment l'environnement : ainsi les arbres d'une futaie imposent des conditions d'éclairement, de température, d'humidité particulières (*cf.* les microclimats). Dans le sol, s'observent soit une *concurrence* alimentaire (importance du réseau racinaire...) et chimique (rejet de substances toxiques...), soit au contraire des *symbioses* diverses [associations des Orchidacées avec des *Rhizoctonia* (p. 99); des Aulnes, des Fabacées (p. 156) avec des procaryotes fixant l'azote atmosphérique...]. L'action des microparasites, des insectes, des animaux supérieurs traduit la lutte pour la vie, tant pour les plantes que pour les animaux qui leur sont inféodés (notion de *biocénose*¹).

Surtout l'Homme, resté longtemps un facteur biotique parmi les autres, a plus récemment créé autour de lui une « technosphère » : urbanisme, autoroute, pratiques culturales intensives avec emploi d'herbicides chimiques, pollutions radioactives... modifient considérablement les équilibres naturels.

Adaptation des plantes

Aux exigences du milieu, les plantes répondent *en adaptant au mieux leur organisme à celui-ci*. Par exemple, les végétaux peuvent supporter la mauvaise saison (hiver des régions tempérées et froides, période sèche des régions intertropicales...); dans nos pays, l'extrémité des jeunes pousses, où se trouve le méristème terminal, est protégée par la formation de bourgeons épais adaptés au froid hivernal. RAUNKIAER a utilisé ces caractères pour définir plusieurs *types biologiques* (fig. 180).

En 1 et 2 sont schématisées les plantes à partie aérienne durable et qui, suivant que leur taille est supérieure ou inférieure à 0,50 m, sont appelées *phanérophytes* (du grec *phaneros*, visible) ou *chaméphytes* (du grec *khamai*, à terre, rampant); les arbres (en 1, sur la figure), arbustes, arbrisseaux de nos forêts correspondent aux premiers; les seconds sont représentés par des sous-arbrisseaux (Myrtille en 2, Bruyère...) et par des plantes herbacées dont la partie inférieure se lignifie plus ou moins (Thym, Petite Pervenche...).

Les types 3, 4 et 5 comprennent des plantes vivaces (à la limite, bisannuelles) dépourvues de tiges aériennes en hiver. Chez les : hémicryptophytes (du grec *hēmi*, à demi et *cryptos*, caché) les bourgeons hivernaux, situés au ras du sol,

1. Du grec *koinos*, en communauté; biocénose = ensemble d'êtres vivants dans le même biotope (= milieu). La biocénose, son milieu et les interactions des êtres vivants entre eux ou avec le milieu forment un écosystème.

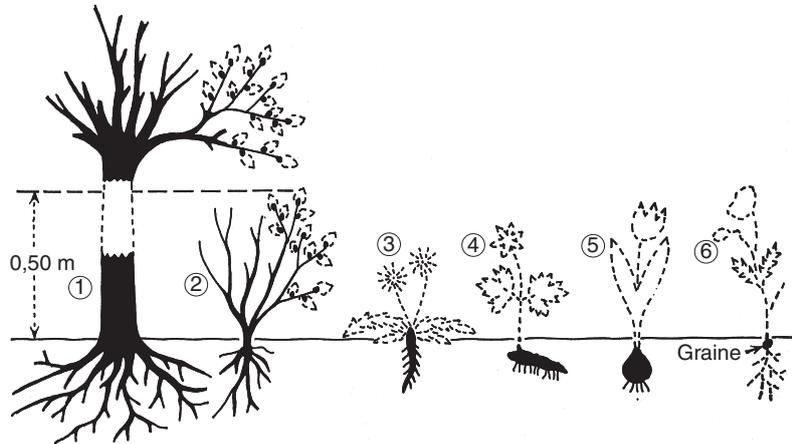


Fig. 180. Principaux types biologiques des plantes adaptées aux régions froides. En noir, la plante dans son état hivernal, en tirets, la plante en période estivale. Les types 1 à 5 correspondent à des plantes vivaces qui persistent plusieurs années. Le type 6 est celui des plantes annuelles qui passent à l'état de graine la période défavorable (période hivernale pour la totalité de celles-ci, mais aussi périodes sèches ou froides pour celles qui se reproduisent plusieurs fois dans l'année); sont des plantes annuelles la plupart des mauvaises herbes qui apparaissent durant la belle saison, d'où le nom de thérophytes (du grec *theros*, saisonnier) qui leur est donné : le Coquelicot, ici représenté, les Chénopodes, le Pâturin annuel, le Mouron blanc... en sont des exemples.

sont entourés par une rosette de feuilles persistantes (Pissenlit en 3, Paquerette...) ou par des écailles protectrices (Grande Ortie...). Chez les *cryptophytes* (ou « plantes entièrement cachées »), encore appelés *géophytes* (du grec *gé*, terre), les bourgeons à l'origine de la pousse feuillée estivale sont totalement enfouis dans le sol; ce sont des plantes à rhizome (Anémone en 4, Muguet...) ou à bulbes (Tulipe en 5, Colchique...).

De même, la nécessité pour des plantes de régions chaudes ou sèches de diminuer le jour l'ouverture de leurs stomates ou de les fermer totalement (ce qui diminue l'évaporation, mais aussi l'entrée du CO_2 , nécessaire à la photosynthèse) a conduit celles-ci à mettre au point des dispositifs anatomiques et physiologiques de la captation du dioxyde de carbone à faible concentration : plantes dites en C4 (cf. p. 111), plantes grasses.

Citons encore les plantes immergées (Elodées, Myriophylles, Potamots) ou flottantes (Lentilles d'eau, Jacinthe d'eau, Laitue d'eau), les *hydrophytes* et les plantes vivaces vivant constamment les pieds dans l'eau ou *hélrophytes*¹ (Roseau, Massette), celui des plantes fixées sur d'autres plantes sans leur

1. Du grec, *elodes*, marécageux.

prélever quoi que ce soit, les *épiphytes* (Lichens, Mousses, différentes Fougères ainsi que de nombreuses Broméliacées et Aracées en forêt tropicale pluvieuse) ou en leur prélevant des nutriments au niveau des sèves, les *hémicomme* le Gui (p. 192) ou les Rhinanthes (p. 228) et *holoparasites* tels que les Cuscutes (p. 237) ou les Orobanches (p. 228), les *saprophytes* comme les Monotropes (p. 206) et la Néottie (p. 100) et enfin, les plantes *carnivores*, vivant sur des sols très pauvres en azote, comme ceux des tourbières, qui se sont spécialisées dans la capture de petits animaux (*Drosera...* cf. p. 202).

Les formations végétales

Facteurs climatiques, édaphiques, biotiques, internes sont les divers paramètres qui déterminent très généralement la *structure* de la végétation.

Mais tous ces paramètres *n'ont pas la même importance*, certains jouant un rôle à l'échelle universelle et d'autres demeurant déterminants à l'échelon régional ou local. De loin, les facteurs principaux sont les facteurs climatiques. C'est ainsi que les conditions du climat, quels que soient les sols, l'intensité de la concurrence vitale, les mécanismes d'adaptation..., dessinent sur le globe de vastes zones disposées en bandes grossièrement *parallèles* à l'équateur (*étagement latitudinal*) appelées *biomes* : outre leur composante animale, ils comprennent des *formations végétales* telles que : forêts denses ombrophiles¹ équatoriales, forêts tropicales, savanes, steppes, déserts, forêts tempérées, toundras...

De même l'étagement de la végétation en *altitude* (forêts de feuillus suivies par les résineux, puis par les pelouses alpines au sommet) s'observe dans une grande partie du monde. Les seules exceptions sont, en fait, constituées par des types aberrants, locaux, correspondant à des morphologies exceptionnelles (« coussinets épineux » des hautes montagnes méditerranéennes, phanérophytes scapeux² des hautes montagnes tropicales).

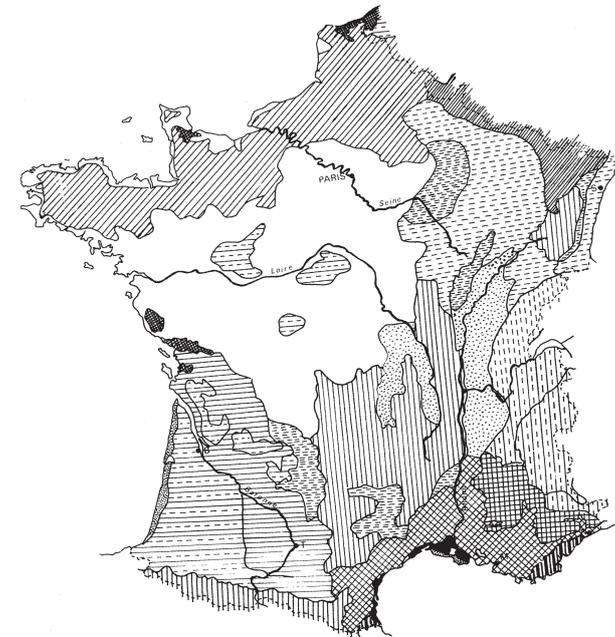
Les formations végétales sont caractérisés par un même aspect, une même physionomie et évoluent, dans les conditions naturelles, vers un état d'équilibre appelé « climax ». Ainsi, sous le climat du Bassin parisien, en l'absence de toute action humaine, le climax serait une futaie stable d'arbres à feuilles caduques (cf. par exemple, les réserves intégrales de la Forêt de Fontainebleau).

La *cartographie* de la végétation permet d'apprécier l'importance relative des grands ensembles. Citons la « Carte de la végétation de la France » au 1/200 000, celles aux 1/100 000 et au 1/50 000 pour les Alpes, celle de l'Europe au 1/3 000 000 (fig. 181) et celles au 1/1 000 000 pour le Monde.

Le critère le plus communément utilisé est celui des « étages de végétation » interprétés par l'analyse de « séries de végétation » facilement discernables et qui sont caractérisées par leur ou leurs espèces dominantes (séries dites « du

1. Du grec *ombros*, la pluie.

2. Du latin *scapus*, tige, hampe. Les Sénéçons arborescents (cf. p. 248) appartiennent à ces formations.



Végétation azonale

- végétation halophytique des côtes plates
- ▨ dune
- ▩ polder
- ▧ végétation des grandes vallées et plaines alluviales

Végétation atlantique

- chênaies acidophiles à *Quercus petraea* et *Quercus robur*
- ▨ chênaies et chênaies-hêtraies acidophiles à Bouleau
- ▩ chênaies thermophiles atlantiques à Chêne pubescent
- ▧ chênaies thermophiles et landes à *Quercus pyrenaica*
- ▨ hêtraies atlantiques

Végétation subatlantique

- ▨ chênaies subatlantiques à Chêne pubescent
- ▩ hêtraies-sapinières acidophiles des grands massifs herciniens
- ▧ hêtraies neutrophiles submontagnardes

Végétation centro-européenne

- ▨ chênaies à Charme et hêtraies-chênaies centro-européennes
- ▩ complexe de végétation calcicole préalpino-jurassien
- ▧ complexe de végétation continentale intra-alpine
- ▨ complexe de végétation haut-provençal

Végétation méditerranéenne

- ▩ végétation mésoméditerranéenne silicicole du Chêne liège
- ▨ végétation mésoméditerranéenne du Chêne vert

Fig. 181. Carte de la végétation de la France. (D'après P. Ozenda, Carte de la végétation au 1/3.000.000 des États membres du Conseil de l'Europe, 1978)

Chêne liège » ou « du Chêne vert » dans l'étage méditerranéen, dites « du Hêtre » dans l'étage montagnard, par exemple).

La série est une unité cartographique de végétation pratique, incluant les divers stades d'évolution de la végétation vers un climax potentiel qui existerait en l'absence d'interventions humaines. Ces données sont utiles à l'agronome, au forestier, au paysagiste, car elles traduisent bien les conditions écologiques.

Chaque série est caractérisée par une couleur particulière et les divers stades évolutifs ou physionomiques dans une série sont indiqués par l'intensité de cette couleur. De nombreuses conventions et sigles permettent de pousser très loin dans le détail la représentation des divers types de végétation d'une région, les fonds blancs étant réservés aux cultures et eux-mêmes complétés par des symboles traduisant types de cultures, de bocages etc.

Les gammes de couleurs choisies ont une signification écologique précise, les teintes bleu et violet étant, par exemple, choisies pour des végétations caractérisant des conditions d'hygrométrie atmosphérique élevée et de froid relatif, les teintes rouge et jaune s'appliquant à des conditions chaudes et sèches.

Dans nos régions, la dynamique de la végétation est telle que si, dans une série donnée, celle du Hêtre par exemple, il existe une pelouse, cette pelouse évoluera lentement vers une hêtraie si l'homme n'intervient pas : la fauche régulière ou le pâturage maintiendront le stade « pelouse » en évitant l'invasion par des broussailles puis par des arbres. Un champ, qui représente un stade poussé d'artificialisation de la végétation, aura lui-même des potentialités agricoles bien différentes selon qu'il se trouvera dans la série du Chêne vert ou dans celle du Hêtre.

Ces diverses études exigent une expérience qui ne peut s'acquérir qu'en fonction d'une longue pratique du terrain, mais l'utilisation de la photographie aérienne couplée au GPS (Global Positioning System) et au traitement informatisé des données par SIG (Système d'Information Géographique) apporte une aide considérable à l'élaboration des cartes de végétation.

Les associations végétales

Les autres facteurs – principalement édaphiques et micro-climatiques, puis biotiques et internes –, *jointes aux facteurs historiques* à l'origine de la diversification des flores (*cf.* p. 260), jouent un rôle déterminant dans l'élaboration des multiples structures de la végétation, mais, cette fois, à *un échelon régional ou même local*. On peut alors distinguer avec beaucoup plus de précision des types de végétation (groupements, associations végétales) dont la cartographie éventuelle sera nécessairement réalisée à une grande échelle, de l'ordre du 20 000°. En utilisant ainsi les *critères écologiques et floristiques*, on met en évidence l'existence de « groupes écologiques » pouvant caractériser les types de végétations.

Par exemple, on reconnaîtra différents types de hêtraies, de chênaies, de maquis et de garrigues méditerranéens, de tourbières à sphaignes, de landes acides etc.

L'étude des « associations végétales » est l'objet d'une science particulière la *phytosociologie* qui, par l'*analyse floristico-statistique*, permet de comparer des séries de relevés (voir tableau ci-dessous) et de mettre en évidence des espèces significatives par leur degré de présence (espèces caractéristiques, exclusives, préférées, compagnes etc.). Ces relevés d'espèces sont effectués dans des aires où les conditions écologiques sont homogènes (*stations ou biotopes*) et sur des surfaces standards (100 mètres carrés par exemple), ce qui en pratique, n'élimine pas le problème délicat de l'échantillonnage, comme c'est d'ailleurs le cas pour tous sondages. L'analyse de la végétation, dans ces conditions, atteint une grande finesse : par exemple les « hêtraies » correspondent à 10-12 associations, le « maquis méditerranéen » à plus d'une quinzaine...

TABLEAU D'ASSOCIATION (extrait)

Numéro des relevés	371	377	381	383
Recouvrement des strates en%				
strate arborescente (A)	100	100	90	90
strate arbustive (a)	60	60	80	70
strate herbacée	50	60	60	50
strate muscinale	5	5	20	5
Surface des relevés en m ²	400	400	400	400
<i>Caractéristiques d'association</i>				
Carex alba Scop	2.2	2.2	2.2	1.3
Rubus saxatilis L.	-	1.1	2.2	-
<i>Caractéristique du Cephalanthero-Fagion</i>				
<i>Cephalanthera longifolia</i> (L.) Fritsch	+	-	-	±
<i>Caractéristiques du Fagion</i>				
Fagus sylvatica L. (A)	4.4	4.4	3.3	3.3
(a)	1.2	2.2	2.2	2.2
<i>Caractéristiques du Carpinion</i>				
Rosa arvensis Huds	+	-	-	+
<i>Caractéristiques des Fagetalia</i>				
Euphorbia amygdaloïdes L.	+	+	-	-
Epipactis helleborine (L.) Crantz	+	+	-	-
Mercurialis perennis L.	-	+	-	+
Daphne mezereum L.	-	+	+	+
Viola sylvestris Lam	+	+	+	+
Neottia nidus-avis (L.) Rich	+	+	-	-
Acer pseudoplatanus L. (A)	-	-	-	-
(a)	-	+	-	-
Mycelis muralis (L.) Rchb	-	+	-	-
<i>Caractéristiques des Querco-Fagetea</i>				
Hedera helix L.	2.2	2.2	2.2	1.
Corylus avellana L.	2.2	2.2	3.3	1.
Acer campestre L. (A)	+	-	+	-
(a)	-	-	1.1	-
Convallaria majalis L.	+	1.1	1.1	+
Lonicera xylosteum L.	-	-	+	-
Anemone nemorosa L.	+	+	+	+

TABLEAU D'ASSOCIATION (extrait)

Melica nutans L.	-	+	+	-
Carex digitata L.	-	-	+	-
Fraxinus excelsior L. (A)	-	-	-	+
Hepatica nobilis Chaix	-	-	1.2	-
Daphne laureola L.	+	-	-	-
<i>Caractéristiques des Quercetalia pubescenti</i>				
Cornus mas L.	1.2	2.2	3.3	3.
Melittis melissophyllum L.	+	+	+	+
Sorbus torminalis (L.) Crantz (A)	-	-	-	+
(a)	-	-	1.1	-
Primula veris L.	-	-	+	-
<i>Caractéristiques des Prunetalia</i>				
Cornus sanguinea L.	1.1	1.1	1.2	1.2
Viburnum lantana L.	1.1	1.1	1.1	1.1
Ligustrum vulgare L.	-	1.1	-	+
Evonymus europaeus L.	+	-	-	-
<i>Caractéristiques des Trifolio-Geranietea</i>				
Anthericum ramosum L.	+	+	+	+
Laserpitium latifolium L.	+	+	+	-
Polygonatum odoratum (Mill.) Druce	-	-	-	+
Vincetoxicum hircundinaria (L.) Pers.	+	+	-	-
Fragaria viridis Duch	-	+	-	+
Viola hirta L.	-	-	-	-
<i>Compagnes principales</i>				
Quercus petraea (Mattuschka) Lieblein (A) ..	2.1	1.1	2.1	1.1
(a) ..	1.1	-	+	+
Sorbus aria (L.) Crantz (A)	1.1	2.1	1.1	+
(a)	1.2	1.2	2.2	-
Carex flacca Schreb.....	1.1	1.2	1.2	+
Solidago virgaurea L.	+	+	+	+
Crataegus monogyna Jacq.	+	+	-	+
Carex montana L.	2.2	1.2	-	2.2
Sesleria caerulea (L.) Ard.	-	+2	+2	-
Brachypodium sylvaticum (Huds.) P.B.	-	-	+	+
Viburnum opulus L.	+	+	1.2	+
Melampyrum pratense L.	-	+	+	-
Stachys officinalis L.	+	+	+	+
Juniperus communis L.	1.1	-	+	-
Lathyrus linifolius (Reichard) Bässler	+	+	+	-
Tilia platyphyllos Scop	-	+2	-	-
Rubus sp.	+	-	-	-
Genista pilosa L.	-	+	+	+
Teucrium scorodonia L.	-	+	-	-
Clematis vitalba L.	-	+	-	-
Galium mollugo L.	-	-	+	-
Ilex aquifolium	+	-	-	-
Ribes alpinum L.	-	-	-	+
Hieracium murorum L.	-	+	-	-
Rubus idaeus L.	-	-	-	-
Monotropa hypopitys L.	-	-	-	-

Relevé floristique dans une association, le *Carici albae fagetum lingonense* de la Sous-alliance du *Cephalanthero-fagion* (Alliance du *Fagion*) (Extrait de J.-C. Rameau, *Ann Scient Univ*, Besançon, 1973).

Il s'agit d'une hêtraie calcicole. La Laïche blanche (*Carex alba* Scop.) et le Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) ont donné leurs noms à cette association que l'on trouve typiquement sur le plateau de Langres et dans le Chatillonnais, pays qu'occupait le peuple des Lingons, d'où le qualificatif de lingonense.

On appelle espèces caractéristiques d'une association celles qui ne se trouvent que dans un groupement, avec une fréquence très élevée; et dans un ou plusieurs autres groupements avec une fréquence faible.

Les espèces qui, sans être caractéristiques, accompagnent presque toujours un type donné d'association sont dites compagnes.

Dans la zone de relevé, on tient compte, pour chaque espèce, – de la surface du sol recouverte («abondance-dominance»), – de son mode de dispersion («sociabilité»). Des coefficients sont affectés à chacun de ces états et permettent leur expression chiffrée; le premier chiffre correspond à l'abondance-dominance, le second à la sociabilité.

Abondance dominance :

5. – plantes recouvrant plus de 75 % de la surface (espèce dominante);
 4. – plantes couvrant de 50 à 75 % de la surface;
 3. – plantes couvrant de 25 à 50 % de la surface;
 2. – plantes couvrant moins de 25 % de la surface, mais en peuplement encore dense tout au moins par endroits;
 1. – surface recouverte faible, mais plantes en quantité abondante;
- + (ou 0,50). – plantes disséminées.

Sociabilité :

5. – peuplement serré et continu;
4. – en larges touffes;
3. – en touffes moyennes;
2. – en petites touffes (quelques tiges confluentes);
1. – plantes isolées.

Par exemple 2.3, se rapporte à une espèce couvrant moins de 25 % du sol et se présentant en touffes moyennes.

La constance (statistique) de la composition floristique traduit, dans chaque cas, un *équilibre très précis* entre les facteurs externes et les facteurs biologiques et internes, ici prédominants. C'est que chaque plante, pour s'adapter à son environnement, en intègre tous les facteurs : sinon, elle disparaît. La composition du peuplement végétal d'une station n'est ainsi pas le fait du hasard : certaines au moins des espèces que l'on y rencontre sont des *indicateurs* des conditions variées qui caractérisent la station. Par exemple, le Chêne pubescent se trouve sur calcaire et le Châtaignier sur sol siliceux; l'Hellébore fétide se rencontre dans le sous-bois du premier tandis que la Germandrée des bois habite celui du second.

— La *comparaison* des diverses associations conduit à les *classer* en système hiérarchisé comparable à la classification taxinomique. Les Associations sont groupées en Alliances, elles-mêmes réunies en Ordres puis en Classes.

Chaque niveau est désigné par le nom du ou des genres ou des espèces représentatifs. Par exemple un type de hêtraie calcicole (voir ci-dessus) est appelé *Carici albae fagetum lingonense*, du nom du Carex blanc et de celui du genre *Fagus*, Hêtre; cette association fait partie de la Sous-alliance du *Cephanthero-Fagion*, du nom des genres *Cephalanthera* (Céphalanthère, famille des Orchidacées) et *Fagus*. Alliance du *Fagion*, Ordre des *Fagetalia*, Classe des *Querco-Fagetea* (du genre *Quercus*, Chêne).

— Toutefois, quels que soient les critères d'analyse, de telles recherches mettent en évidence le fait que la végétation n'est pas statique, mais évolue plus ou moins rapidement; dans nos régions, un exemple en est donné par le passage de groupements herbacés aux groupements ligneux : prés, landes, « taillis », forêts, se succèdent dans un ordre défini, jusqu'à obtention, théoriquement, du climax (cf. la notion de série, utilisée pour établir les cartes de végétation).

L'étude des groupements végétaux demanderait, en fait, un précis à lui seul. À une époque où les hommes sont sensibilisés à la qualité de leur habitat et de leur environnement, cette partie de la botanique mérite d'être de plus en plus étudiée. Il n'en est pas moins vrai que le domaine passionnant de l'écologie végétale ne peut être valablement abordé que lorsque est bien connue la systématique des plantes, laquelle reste la base de toute science végétale.

| INDEX

A

- Absinthe, 255
Acacia, 155
Acajou, 191
Acanthacées, 228
Acanthe, 228
Achillée millefeuille, 255
Acide férulique, 109, 147
Aconit, 133, **134**, 135
Acorales, 92
Acore, 92
Actinidia, 206
Actinidiacées, 206
Adonis, **131**, 132, 135
Adoxa, 246
Adoxacées, 246
Adventices, 259
Agavacées, **105**, 107
Agave, 105, **107**, 107
Agrume, 191
Aigremoine, 162, 163, 165, 167
Ail, 89, 107, **108**
Aizoacées, 198
Ajonc, 156
Akène, **76**, 182
Albumen, 59, **71**, 72, **73**, 81, 97
Alchémille, 163, 164, 165
Algues
– brunes, 4
– rouges, **3**, 3, 4
– vertes, **3**, 4, 12
Aliboufier, 204
Alismatacées, 91, **92**
Alismatales, **92**, 258
Alkékenge, 233
Alliacées, 107
Alliaire, 178
Aloès, 107
Amandier, 165, 167
Amaranthacées, 192, **196**, 196, 197
Amaranthe, 196, 197, 198
Amaranthus, 196
Amaryllis, 107
Amborella, 83, 84
Amborellacées, 83
Ambroisie, 250, 253, **259**
Anacarde, 191
Anacardiacées, 191
Anagallis, 208
Ananas, 77
Ancolie, **131**, 132, 133, 135
Androcée, 61, **66**
Androgynophore, 149
Androsace, 208
Anémochorie, 77
Anémogamie, 69
Anémone, 129, **131**, 132, 134, 135, 198, 263
Anémophile, **43**, 51, 69, 109, 114, 117, 127, 144, 148, 194, 197, 226
Angélique, 243
Angiospermes, **XVI**, 59
Anis
– étoilé, 85
– vert, 243
Annonacées, 121
Anthémis, 255
Anthère, 61, **66**
Anthéridie, 10, **11**, 11, 16, 33, 51, 53, 66
Anthérozoïde, 12, **16**, 16, 19, 20, 28, 32, 33, 38, 40, 43, 44, 46, 47, 51
Anthocérotés, 14, **21**
Anthocyanes, **10**, 10, 20, 21, 192, **193**, 229
Anthostema, 153
Antipode, 68, **69**, 72
Aperture, 79
Apétalie, 127
Apiacées, 66, 71, **238**, 240, 242, 243, 249, 254
Apiales, 238
Apium, **239**
Apocynacées, 126, 209, **211**, 211, 212, 213, 214, 230
Apocynoïdées, **213**
Apocynum, **211**
Apomorphe, **80**
Aquifoliacées, 238
Aquifoliales, 238
Arabette, 60, 64, 65, 115, 182
Aracées, 92, 264
Arachide, 160, 161
Aralia, 243

272 Index

- Araliacées, 238, **243**, 243
Araucaria, 56
Araucariacées, 57
Arbre
– à pain, 168
– de Judée, **155**
Archégone, 10, 11, **12**, 12, 16, 18, 21, 28, 30, 32, 33, 41, 46, 51, 53, 54, 68, 69
Arécacées, 93, 109, **109**
Arécales, 109
Aréquier, 110
Arganier, **208**
Argousier, 168
Arille, **56**, 74, 123
Arillode, 74
Aristolochie, 123
Aristolochiacées, 123
Arméria, 202
Armoise, 249, 255
Arnica, 256, **257**
Artichaut, 253, 255, **255**
Arum, 90, 92, **93**
Asclépiadoïdées, 213
Asclépias, 213, 214, **215**
Asparagacées, 94, **105**, 105
Asparagales, 94, **94**, 97, **105**
Asperge, 105, 107
Asphodèle, 107
Association végétale, 259, **266**, 266, 267
Aster, 255
Astéracées, 66, 70, 71, 126, 149, 155, 238, 240, 244, 247, **248**, 249, 250, 251, 254, 255
Astérées, 255
Astéridées, 127, 128, 143, 192, **203**, 219, 260
Astéroïdées, **255**, 255, 257
Astragale, 156, 160, 161
Astrance, 240
Aubépine, 167
Aubergine, 235
Aucuba, 209
Aulne, 168, 169, 170, **171**, 172, 262
Austrobaileyales, 84
Autogamie, 70
Auto-incompatibilité, **70**, 73
Autotrophes, 1
Auxine, 90, 115, 214
Avocat, 76
Avoine, 110, **114**, 116
– élevée, 259
Azalée, 206
- B**
- Badianier, 84
Baguenaudier, 161
Baie, 76
Balisier, 119
Ballote, 223, 224
Balsaminacées, 204
Balsamines, 204
Bambou, 87, **112**, 112, 114, 115, 116
Bananier, 109, **119**, 120, 261
Bandelettes, 243
Baobab, 183, 187
Bardane, 78, 255
Barnadesioïdées, 254
Basilic, 224
Bauhinioïdées, 155
Baumier du Pérou, **160**
Bégonia, 176
Bégoniacées, 147, **176**
Belladone, 231, **232**, 233, 235
Belle
– de jour, 236
– de nuit, 198
Benjoin, 204
Bennettiales, 46, **122**
Benoîte, 166
Berberidacées, 135
Berbérus, 135
Bétalaines, 192, 193, 198
Betterave, 196, 197, 198
Bétulacées, 126, 147, **168**, 168, 170, 171, 172
Bicornes, 205
Bigaradier, 189
Bignone, 228
Bignoniacées, 228
Bioaccumulateurs, 22
Biocénose, 262
Bioindicateurs, 22
Biscutella, 182
Bixa, 187
Bixacées, 187
Blé, 91, 110, 111, 112, 113, 114, 116
– noir, 110, **196**
Bleuet, 250, 255, **256**
Bocconia, 138
Bogue, 172
Bois, 25
– joli, 187
Boldo, 122
Borago, 229
Borraginacées, 78, 219, 220, **229**, 229

- Botryches, 24
 Bougainvillée, 198
 Bouillon blanc, **227**, 228
 Boule de neige, 246
 Bouleau, 168, 170, **171**, **172**
 Bourdaine, 167
 Bourrache, 229, 230, **231**
 Bourse à pasteur, **181**, 182
 Bouton d'or, 129
 Bractée, 51, **56**
 Brassica, 178
 Brassicacées, 70, 177, **178**, 180, 181, 182
 Brassicales, **177**, 178
 Brome, **116**, 259
 Broméliacées, **119**, 264
 Bruyère, **205**, 205, 206, 259, 262
 Bryone, **173**, 173, 174, 176
 Bryophytes, 10, **14**
 Buddleya, **227**, 228
 Bugle, 223, **224**
 Buis, 142
 Bulbe, **89**, 94
 Bulbille, 107
 Buplèvre, 240
 Bursicule, 101
 Buxacées, 142
- C**
- Cacahuète, 160
 Cacaoyer, 183, **187**, 187
 Cactacées, 144, **198**, 198
 Cactus cierge, 198
 Caféier, 216, **217**, 218
 Caïeu, 95, 107
 Caille-lait, **216**, 216, 217, 218
 Cajou, 191
 Calamite, 26
 Calamus, 110
 Calebasse, 175
 Calice, 62
 Calicule, **164**, 184, 185, 187
 Callitriche, 226, **228**
 Callose, **17**, 70
 Callune, 206
 Cambium, 25
 Camélia, 204
 Camomille, 249, **251**, 255
 Campanulacées, 238, **247**, 247
 Campanule, **247**, 247, 248
 Camphrier, 123
 Canellacées, 123
 Canellales, 121, **122**
 Canna, 119
 Cannabacées, 147, **168**
 Cannacées, 119
 Canne à sucre, 111, 112, 116
 Cannelier, 122, 123
 Capillaire, 30
 Capitule, **61**, 250
 Câprier, 182, 183
 Caprifoliacées, 238, 244
 Capsule, 15, 16, 18, **74**, 74, **75**
 Capucine, 183
 Caquilier, **181**, 182
 Cardère, 244
 Carduoïdées, 255
 Carène, 113, 155, 156, **157**, 159, 161
 Carex, 77, **117**, 119
 Caricacées, 183
 Caroncule, 42, 154
 Carotte, 238, 239, 240, 241, 243
 Caroubier, 161
 Carpelle, **59**, 64, 80
 Carpophore, **239**, 242
 Carvi, 243
 Caryophyllacées, 126, 193, **199**, 199, 200, 201
 Caryophyllales, 126, 192, **192**, 193, 196, 198, 199, 202
 Caryopse, **115**, 117
 Casque de Jupiter, 133
 Cassia, 155
 Casuarinacées, 172
 Catalpa, 228
 Catha, 146
 Catharanthus, 215
 Cattleya, 104
 Caudicule, 101, 103, 214
 Cédrat, 189
 Cédratier, 189
 Cèdre, 57
 Célastracées, 146
 Célastrales, 146
 Céleri, 243
 Cellule compagne, 59
 Cellulose, 1
 Centaurée, 254
 Centelle, 243
 Centranthe rouge, 244, 246
 Céphalanthère, 270
 Cératophyllacées, 86
 Cératophyllales, 86
 Ceratophyllum, 86

274 Index

- Ceratozamia, 47
Cercis, 155
Cerfeuil, 239, 243
– des bois, 243
Cerisier, 162, 163, 164, 165
Césalpinioïdées, **155**, 156
Chalaze, 68
Chaméphyte, 187, 204, 222, **262**
Champignons, 3, 4
Chanvre, 168
– indien, 168
Chardon, **251**, 252, 255
– bleu des dunes, 240
– Marie, 255
– Rolland, 240, 243
Charme, 168, **171**, 172
Charophytes, 12
Châtaigne d'eau, 177
Châtaignier, 168, 170, **171**, 172, 269
Chaton, 169, 170
Chaulmoogra, 148
Chaume, 111, **112**, 116, 117
Chéridoïne, 137, 138, **139**, 139, 140, 180
Chêne, 168, 169, **170**, **171**, 172, 259, 266, 269, 270
Chénopode, 196, 197, 198, 263
Chèvrefeuille, 244, 246
Chicorée, 249, 255
Chiendent, 112, 116
Chimiotactisme, 16
Chloranthacées, 122
Chlorobiontes, **3**, 4, 8
Chlorophylles, **1**, 4, 206
Chondrodendron, 135
Chorologie, 258
Chou, 70, 178, 182
– marin, **181**, 182
Chrysanthème, 255
Ciboulette, 107
Cichorioïdées, 255
Ciguë, 239, 243
Cirse, 255
Cistacées, 187
Ciste, 187
Citronnelle, 144
Citronnier, 188, 189, **190**
Citrouille, 173, 175
Citrus, 189, 191
Clade, **4**, 5, 8, 45, 79, 123, 143, 147, 192, 209, 238
Cladode, **105**, 106, 150
Cladogramme, 8
Classe, 5
Cléistogame, 70, **148**, 148
Clématite, 129, 134, **135**
Clémentinier, 189
Clerodendron, 222
Cléthracées, 206
Climax, **264**, 266, 270
Clusiacées, 146
Cocaier, 146
Cocotier, 110
Coiffe, 15, 18
Colchicacées, 96
Colchique, 96, **97**, 263
Coléochétophytes, 12
Coléoptile, 115
Coléorhize, 116
Columelle, 15
Columnifères, 186
Colza, 182
Combrétacées, 177
Commélinacées, 91, **109**, 119
Commélinales, **109**, 119
Commélinidées, 91, **109**, 117
Compagnon blanc, 200, **201**, 202
Concombre, 173, **174**
Cône, 53
Conifères, 45, **48**, 48, 54, 55, 56, 57, 59, 74, 121
Convallariacées, 105
Convolvulacées, 219, 236, **236**, 237
Convolvulus, 236
Coque du Levant, 135
Coquelicot, 136, 137, 138, **139**, 140, 263
Corbeille d'argent, **182**, 241
Corchorus, 187
Core-Eudicots, 143
Corète, 167
Coriandre, 243
Cormophytes, 10
Cormus, 10
Cornacées, 204
Cornales, 203, **204**, 204
Cornichon d'âne, 74
Cornifle, 86
Cornouiller, 204
Corolle, 62, **227**
Coronille, 160
Corymbe, 61
Cosmos, 256
Coton, 185
Cotonéaster, 167

- Cotonniers, 187
 Cotylédon, **42**, 81
 Coucou, 208
 Courge, 173
 Courgette, 173
 Crambe, 182
 Crassulacées, 126, **144**
 Cresson, 183
 Crocus, 108
 Croisette, **217**, 218
 Crosne, 224
 Croton, 149
 Crucifères, 178
 Cryptophyte, 263
 Cucurbitacées, 147, **173**, 173, 174, 175, 176
 Cucurbitales, 146, 147, **173**
 Cumin, 243
 Cupressacées, 57
 Curaçao, 191
 Curcuma, 119
 Cuscute, 4, 236, **237**, 264
 Cuticule, **10**, 25, 223
 Cutine, 10
 Cyanobactérie, 4
 Cyathe, **150**, 153
 Cycadales, **41**, 43, 46
 Cycadeoidea, 122
 Cycadophytes, **45**, 47
 Cycas, 41, 42, 43, 46, **47**, 122
 Cyclamen, 208
 Cyme, 60, **61**, 150, 200, 232, 247
 Cynorrhodon, 166, 167
 Cypéracées, 89, 109, **117**, 119
 Cyprès, 48, **49**, 56, 57
 – chauve, 48
 Cystolithes, **173**, 229
 Cytise, 161
 Cytokinine, 90
- D**
- Dactyle, 116
 Dahlia, 256
 Daphné, 187
 Dattier, 110
 Datura, 231, 233, **235**
 Degeneria, 121
 Dégénériacées, 121
 Déhiscence, 73
 Delonix, 155
 Dentelaire, 202
 Derris, 161
- Diakène, **76**, 182, 219, 239, **242**
 Dialycarpellé, 80
 Dialypétale, 125
 Diaphragme, 112
 Diaspore, 77
 Diatomées, 3
 Didiéracées, 198
 Didynome, 226
 Digitale, **225**, 226, 227, 228
 Dillénia, 202
 Dilléniacées, 193, **202**
 Dioïque, 56, 173, **174**
 Dionée, 202
 Dioscorea, 77
 Dioscoracées, 94
 Dioscorales, 94
 Diospyros, 206
 Diplostémone, **127**, 177
 Dipsacales, 238, **244**, 246
 Diptérocarpacées, 187
 Dompte-venin, 211, 213, 214, 215
 Dormance, 42, 54
 Double fécondation, 71
 Douce-amère, 235
 Dragonnier, 88, 105, **105**, 107
 Drosera, **202**, 264
 Droséracées, 193, **202**
 Drupe, **76**, 167
 Drupéole, 167
 Dryade, **125**, 143
- E**
- Ébénacées, 206
 Ebène, 206
 Écaille ovulifère, **52**, 53, 56
 Ecballium, 74
 Échalote, 107
 Échinacée, 256
 Echinophora, 241
 Échinops, **251**, 252
 Écologie, 261
 Edelweiss, **251**, 252
 Églantier, 6, **164**, 167
 Égopode, 243
 Eléagnacées, 147, **168**
 Éléosome, 77
 Elodée, 77, **92**, 258, 263
 Embranchement, 5
 Embryon, 10, **11**, 42, **42**, 59, 71, 80, 115
 Embryophytes, 3, **10**, 11, 12, 13
 Endémique, 258

276 Index

Endive, 255
Endoderme, 25
Endomycorhize, 24
Endoprothallie, **40**, 53
Endosperme, 43, 45, **51**, 52, 53, 68, 73
Endozoochorie, 77
Entomogamie, **69**, 226
Entomophilie, **100**, 224
Epacris, 206
Éphédracées, 57
Ephèdre, 45, **57**, 57, 172
Épi, **61**, 113
Epicéa, 57
Épigyne, 80
Épillet, 112, **113**, 114, 117
Épilobe, 77, **177**
Epinard, 197, 198
Épine-vinette, 135
Épiphyte, 21, 28, 92, 98, 119, **264**
Érable, 42, 77, **191**
Erica, 204, **205**, 206
Éricacées, **204**, 205, 206
Éricales, 126, 203, **204**, 207
Eryngium, 240
Erythroxylicées, 146
Espèce, 5, 7
Estragon, 249
Étamine, 50, **53**, 64
Étendard, 155, 156, **157**, 159
Euastéridées, 203
Eucalyptus, 60, **177**
Eucommia, 209
Eudicots, 79, **124**, **128**, 155, 162
Eupatoire, 255, 256
Euphorbe, 149, **150**, 152, 153, 154
Euphorbia, 149
Euphorbiacées, 126, 144, 146, **149**, 151, 152, 153, 154, 165, 216, 252
Euphrase, 228
Eurosidiées, 146
Exine, 18, 51
Exozoochories, 77

F

Faba, 155
Fabacées, 74, 126, 147, **155**, 262
Fabales, 146, 147, **155**, 159
Faboïdées, **155**, 156, **158**, 159, 160, 161
Fagacées, 126, 147, **168**, 169, 170, 171, 172, 187
Fagales, 76, 144, 146, 147, **168**, 169, 172

Faisceaux
– criblés, 23
– vasculaires, 23
Famille, 5
Fedia, 244
Fenouil, 243
Fenugrec, 161
Feuille, 25, 89
Fève, **155**, 157
– de Calabar, 161
– de Saint-Ignace, 210
Ficaire, 129, 132, 133
Ficoïdes, 198
Figue, 77, **168**
Figuier, 168
– de Barbarie, 198
Filao, 172
Filet, 61
Filicales, 28
Fleur, **59**, **62**, 80
Fleuron, 257
Flore, 258
Foliole, 124
Follicule, **74**, 134, 189
Formation végétale, 259, **264**
Forsythia, 221
Fougère
– à graines, 46
– mâle, **27**, 29, 30, 39
Fragaria, 163
Fragon, 105
Fraise, 77, 166
Fraisier, 162, 163, **164**, 165, 166
Framboise, 166
Framboisier, 162, 167
Fremontodendron, 186
Frêne, 77, 203, **220**, 221
Fritillaire, 94
Fromager, 187
Fronde, 33
Fruit, 59, **73**
Fucus, 3
Fumeterre, 136, 137, 138, 139, 140
Funeraire hygrométrique, 14, **15**
Funicule, 68
Fusain, 146

G

Gaiac, 146
Gaine, 89
Galbule, 56

- Gamétange, 11
 Gamète, 51
 Gamétocyste, 11
 Gamétophyte, 12
 Gamocarpellé, 80
 Gamopétale, 125
 Garance, 216, **217**, **218**
 Gardénia, 218
 Garrya, 209
 Garryacées, 209
 Garryales, 209
 Génépi, 255
 Genêt, 157, 159, 161
 Genévrier, **56**, 57, 260
 Genièvre, 56
 Gentiana, 209
 Gentianacées, **209**, 210
 Gentianales, 209, 211, 216
 Gentiane, 209, **210**
 Géophyte, 263
 Géraniacées, 144
 Géraniales, 126, 143, **144**
 Géranium, 144
 Gerbera, 254
 Germandrée, **222**, 223, 269
 Gesnériacées, 21, **228**, 229
 Gesse, 157
 Gingembre, 119
 Ginkgo, 42, 43, 46, **47**, 48
 Ginkgophytes, **45**, 48
 Ginseng, 243
 Giroflée, 178, 180, **181**, 182
 Giroflier, 177
 Glaïeul, 42, **108**
 Globulaire, 226, **227**, 228
 Gloxinias, 228
 Glume, **112**, 113
 Glumelle, **113**, 114, 115, 117
 Glumellule, **113**, 114, 115, 117
 Glycine, 161
 Gnétacées, 57
 Gnétophytes, 43, 45, **57**, 58
 Gnétum, 45, **57**
 Gourde, 175
 Gousse, **74**, 159
 Grade, 4
 Graine, 33, **42**, 53, 73
 Grande Consoude, 231
 Grappe, 60, **61**
 Grassette, 228
 Gratteron, 78, **218**
 Grenadier, 177
 Griffes du Diable, 228
 Groseillier, 144
 Guayule, 256
 Gueule de loup, 228
 Gui, 77, **192**, 264
 Guimauve, 187
 Gymnospermes, 45
 Gynécée, 61, **66**
 Gynobasique, 164, 165
 Gynophore, 182
 Gynostège, 212
 Gynostème, 97, 101, **102**, 103
- H**
- Hamamélidacées, 144
 Hamamelis, 144, **145**
 Haricot, 155, 158, 159, 160, 161
 Harpagophytum, 228
 Hélianthées, 256
 Hellébore, 74, 131, **132**, 135, 269
 Hélophyte, 263
 Hémicryptophyte, 262
 Hémiparasite, 228
 Henné, 177
 Hépatiques, 14, 16, **20**, 21
 Hespéride, 191
 Hétérosporie, **30**, 31
 Hétérostylie, 71, **208**
 Hêtraie, 259, 266, 269, 270
 Hêtre, **168**, **171**, 172, 259, 260, 266, 269, 270
 Hévéa, 150, **154**, 256
 Hibiscus, 183, 186, 187
 Hippocrépis, 160
 Hippuris, 226
 Holoparasite, **228**, 264
 Homéotique, 64
 Homoplasie, 126
 Hortensia, 204
 Houblon, 168
 Houx, 238
 Hyacinthacées, 105
 Hydrangéacées, 204
 Hydrastis, 135
 Hydrocharitacées, **92**, 258
 Hydrochorie, 77
 Hydrocotyle, 243
 Hydroïde, 20, 21
 Hydrophyte, 263
 Hypéricacées, 146
 Hypogyne, 80

I

If, **56**, 57
 Ignose, 94
 Impatientes, 204
 Incyathescence, 153
 Indicatrice, 269
 Indusie, **27**, 29, 33
 Infère, 80
 Inflorescence, 60
 Infrutescence, 77, **119**, 168
 Intine, 18, 71
 Inuline, 204
 Involucelle, 244
 Involucre, 250
 Ipéca, 216, 218
 Ipoméé, 237
 Iridacées, 108
 Iridoïde, **205**, 249
 Iris, 108
 Isosporie, 30

J

Jaborandi, 188
 Jacinthe, 105, **107**
 – d'eau, 77, **119**, 263
 Jacobée, 248
 Jalap, 237
 Jasioné, **247**, 250
 Jasmin, 220, 221
 Jonc, 119
 Joncacées, 119
 Jonquille, 107
 Juglandacées, 147, **172**
 Jusquiamé, 231, 233, 234, **235**

K

Kaki, 206
 Kapokier, 187
 Karité, 208
 Kat, 146
 Khella, 243
 Kinkéliba, 177
 Kiwi, 206
 Knautie, **244**, 250
 Kolatier, 185, **187**
 Kramériacées, 146

L

Labelle, 97, **100**, 101
 Labiées, 223, 224
 Laïche, **119**, 119, 269

Laiteron, 249, 255
 Laitue, 255
 – d'eau, 92, 263
 Lamiacées, 217, 219, 220, **221**, 221, 223, 224,
 228, 244
 Lamiales, 219
 Lamier, 224
 Lamium, 221
 Lantana, 224
 Lauracées, 121, **123**
 Laurales, 121, **122**
 Laurier
 – cerise, 162
 – des Bois, 187
 – rose, 212, 213, 215
 – sauce, 123
 – tin, 246
 Lavande, 221, 224
 – de mer, 202
 Légumineuses, 149, **155**, 156
 Lentibulariacées, 228
 Lentille, 160, 161
 – d'eau, 77, **92**, 263
 Lépidodendron, 26
 Leptoïde, 20, 21
 Liber, 25
 Lichens, 3, **4**, 59, 264
 Lierre, **243**
 – terrestre, 224
 Lignée verte, 3
 Lignine, 23, 25
 Ligule, 89, **112**, 117, 249, 252
 Lilas, 221
 Liliacées, **94**, 96, 107
 Liliales, **94**, 96
 Liliidées, 91, **94**, 109
 Limbe, 89
 Lin, 146
 Linacées, 146
 Linaire, **227**, 228
 Lis, 89, 91, 94, 95, **96**, 105
 Liseron, 236, 237
 Listère, 98, **104**
 Litchi, 191
 Lobélie, 248
 Loganiacées, 210
 Lonchocarpus, 161
 Loranthacées, 192
 Lotier, 156, 157, 161
 Lotus, 140
 Lupin, 158
 Luzerne, 156, 160, **161**

- Lychnose, 200
 Lycopode, 28, 33, **35**, 36, 38, 39
 Lysimaque, 208
 Lythracées, 177
- M**
- Mâche, 244, 246
 Macrosporange, **31**, 33, 41, 42, 51, 53, 54
 Macrospore, **31**, 33, 40, 41, 42, 51, 53, 54, 68, 69
 Magnolia, 121, **123**, 142, 260
 Magnoliacées, 123
 Magnoliales, 121, 122
 Magnoliidées, 5, 79, **121**, 122, 124, 127, 132
 Mahonia, 135
 Maïs, 110, 111, 116
 Mallotus, 152
 Malope, 186
 Malpighiacées, 146
 Malpighiales, 126, 146, **147**, 149
 Malva, 183
 Malvacées, 71, 178, **183**, 185, 186
 Malvales, 177, 178, 183
 Mandarinier, 189
 Manguier, 191
 Manioc, 150, **154**
 Marchantia, 20
 Marguerite, 251, 255
 Marjolaine, 224
 Marronnier, 191
 Massette, **119**, 263
 Maté, 238
 Matricaire, 255
 Mauve, 183, **184**, 185, 186, 187
 Médifixe, 114
 Méiospores, 10
 Melaleuca, 177
 Mélampyre, 228
 Mélanthiacées, 96
 Mélastomatacées, 177
 Mélèze, 48, 57
 Méliacées, 191
 Mélilot, 161
 Mélisse, 224
 Melon, 173, 175
 Ménispermacées, 135
 Menthe, 223, **224**
 Ményanthacées, 238, 248
 Ményanthe, 248
 Mercuriale, 149, 150, **151**, 152, 154
 Méricarpe, 144, 184, **187**, 239, 242
 Méristème, 2, 25, **26**, 59, 63, 88, 112, 124
 Méristémonie, 127, 143, 146, 177, 180, 182, 186, 204
 Micropyle, 41, 68
 Microsporange, **31**, 32, 40, 53
 Microspore, **31**, 51, 53, 66
 Mil, 111, 116
 Mildiou, 4
 Millefeuille, 252
 Millepertuis, 125, 143, **146**
 Mimosa, 155
 Mimosoïdées, 155
 Miroir de Vénus, 247
 Misère, 119
 Monimiacées, 122
 Monnaie du pape, 181, 182
 Monocots, 79, **86**, 91
 Monophylétique, 4, 13, 79
 Monopodique, 88
 Monotrope, 206, 264
 Monstera, 92
 Moracées, 147, 168
 Morelle noire, 235
 Mouron
 – blanc, 202, 263
 – bleu, 208
 – des oiseaux, 202
 – rouge, 208
 Mousses, 14, 16, 18, 20, 21, 28, 31, 35, 59, 146, 264
 Moutarde, 178, 179, 180, 182, 183
 Muflier, 60, 64, 65, 219, 226, **227**, 228
 Muguet, 91, 105, 107, 263
 Mûrier, 168
 Musacées, 119
 Muscadier, 123
 Muscari, 105, 107
 Mutisoïdées, 254
 Myosotis, 231
 Myosurus, 131
 Myriophylle, 263
 Myristicacées, 123
 Myrmécochorie, 77
 Myrosinase, 177
 Myroxylon, 161
 Myrsinacées, 208
 Myrtacées, 177
 Myrtales, 143, 177
 Myrtille, 206, 262

N

Narcisse, 107
 Naturalisé, 258
 Navet, 182
 Nectaire, 69
 Néflier, 167
 Nelumbo, 140
 Nelumbonacées, 140
 Nénuphar, 83, 140
 Néoténie, 60, 92
 Néottie, **100**, 103, 264
 Népenthacées, 193, 202
 Néroli, 191
 Nerprun, 167
 Niaouli, 177
 Nigelle, **133**, 134
 Nodosité, 156
 Noisetier, 144, 168, 169, **170**, 172
 Noix
 – d'arec, 110
 – de coco, 77
 – vomique, 210
 Nomenclature binomiale, 6
 Nothofagus, 168
 Noyer, 172
 Nucelle, 41
 Nucule, 170
 Nuphar, 83
 Nyctaginacées, 198
 Nymphaea, 83, **84**
 Nymphéacées, 83
 Nymphéales, 83, 126

O

Obdiplostémonie, 126, 127
 Obier, 246
 Ochréa, 193
 Ochrophytes, 3
 Ochrosia, 215
 Œillet, **199**, 200
 Œillette, 140
 Œuf
 – albumen, 71
 – embryon, 71
 Oignon, 107
 Oiseau de paradis, 119
 Oléacées, 219, 220
 Olivier, 219, **220**, 221, 261
 Ombelle, 61
 Ombellifères, 238, 240
 Ombellule, 240

Onagracées, 177
 Onagre, 177
 Oogamie, 12
 Oosphère, 12, 16, 19, 28, 32, 42, 43, 51, 52, 68, 69, 71, 72
 Opercule, 15, 16
 Ophioglosse, 28
 Ophrys, 97, 98, 99, 100, 101, 104
 Opium, 136
 Oranger
 – amer, 189
 – doux, 189
 Orchidacées, 86, 94, **97**, 98, 99, 101, 102, 103, 104, 108, 119, 149, 214, 262, 270
 Orchis, 97, **98**, 99, 100, 101, 104
 Ordre, 5
 Orge, 113, 116
 Origan, 224
 Orme, 168
 Ornithochorie, 78
 Ornithogamie, 119
 Orobanchacées, 229
 Orobanche, 228
 Orthosiphon, 222
 Ortie, 168, 263
 Oseille, 193, 194, 195, 196
 Osmonde, **33**, **36**, 260
 Ovaire, 59, 66, 80
 Ovule, **40**, 51, 53, **68**
 Oxalidacées, 146
 Oxalidales, 146
 Oxalis, 146

P

Paeoniacées, 144
 Palmiers, 87, 88, 89, 91, 109, 261
 Pamplemousse, 191
 Pamplemoussier, 189
 Pandanacées, 92
 Pandanales, 92
 Panicaut, 240
 Panicule, 113
 Papavéracées, 129, 136, **137**, 138, 139, 179, 180
 Papayer, 183
 Papilionacées, 155
 Pappus, 244, 245, 249, 250, 252, 254, 256, 257
 Papyrus, 119
 Pâquerette, 250, 255
 Paraphylétique, 4, 13, 38, 83, 94, 129, 144, 192
 Parcimonie, 9
 Parisette, 107

- Passifloracées, 146, 149
 Passiflore, 149
 Pastel, **181**, 182
 Pastèque, 173, 175
 Patate douce, 237
 Patience, 194
 Pâturin, 110, 116, 263
 Paulownia, 228
 Paulowniacées, 228
 Pavot, 136, 137, 138, 139, 140
 Pécan, 172
 Pêcher, 162
 Pédaliacées, 228
 Pédicelle, 16, 60
 Pédiculaire, 228
 Pélargonium, 144
 Pensée, 148
 Penstemon, 226, **227**
 Pentamérie, 193
 Pépin, 167
 Périanthe, 44, 61
 Péricyathe, 153
 Périgyne, 80
 Périsperme, **192**, 196, 197
 Péristome, 15
 Peroxysomes, 12
 Persil, 243
 Pervenche, 211, **212**, 213, 215, 262
 Pesse d'eau, 226, 228
 Pétale, 62, 64, 80, 125
 Pétalule, 126
 Pétiole, 89
 Petit houx, 105, **106**, 107
 Petite centaurée, 209, 210
 Petite Ciguë, 239
 Pétunia, 42, 77, 233, 235
 Peuplier, 77, 148
 Peyotl, 198
 Phacélie, 229, 230, 231
 Phanérophyte, 262, 264
 Phellogène, 26
 Philodendron, 92
 Phloème, 23, 25, 59, 173, 210
 – interne, 212, 232
 Phlox, 204
 Photopériodisme, 235, 261
 Phycoérythrine, 3
 Phyllanthacées, 149
 Phyllanthus, **149**, 154
 Phylogénie, 8
 Phylum, 5, 7
 Phytochrome, 60
 Phytolaccacées, 198
 Phytomélanines, 94, 97
 Phytosociologie, 267
 Pied
 – d'Alouette, **131**, **133**, 135
 – de chat, 254
 Piloselle, 255
 Piment, 231, **234**, 235
 Pimprenelle, 165
 Pin, 42, 48, 53, 56, 57
 – parasol, 45
 – sylvestre, 48, **49**, 50, 52
 Pinacées, 57
 Pinophytes, 43, 45, **48**, 58
 Pipéracées, 121, 123, 126
 Pipérales, 121, 123
 Pissenlit, 77, **249**, 254, 255, 263
 Pistachier, 191
 Pistia, 92
 Pistil, 61
 Pivoine, 74, 127, 144
 Placentation, 67
 Plantaginacées, 220, 225, 227, 228
 Plantago, 225
 Plantain, 226, **227**
 Plantéose, 219
 Plantes terrestres, 10
 Plaqueminer, 206
 Plastés, 1
 Platane, 140
 Platanthère, 98
 Platystemon, 137
 Plésiomorphe, 80
 Plombaginacées, 193, 202
 Poa, 110
 Poacées, 66, 86, 89, 109, **110**, 111, 112, 113, 115, 116, 117, 118, 119
 Poales, 109, **110**, 117, 119
 Podocarpacées, 57
 Podocarpus, 48
 Podophylle, 135
 Podostémacées, 146
 Poinsettia, 154
 Poireau, 87, 89, 107
 Poirier, 162, 164, 165, 167
 Pois, 155, 156, **157**, 161
 Poivrier, 123
 Polémoniacées, 204
 Pollen, **40**, 53
 Pollinie, 101, 103, 214, 215

282 *Index*

- Pollinisation, **43**, 69
Polyakène, 76, **133**, **187**
Polyembryonie, 191
Polygalacées, 147, 161
Polygonacées, 125, 132, 193, 195
Polygonum, 193
Polyphylétique, 4
Polypode, 27, 30
Polystémone, 131
Polytrics, 14
Pomélo, 191
Pomme, 166
– de terre, 231, 232, 235
Pommier, 162, 164, 165, 167
Ponctuations
– aréolées, 55
– scalariformes, 37, 44, 46, 92, 109, 204
Pontédériacées, 119
Portulacacées, 198
Posidoniacées, 92
Posidonie, 91, 92, 259
Post-obdiplostémonie, 126, 127
Potamot, 263
Potentille, 163, 164
Potiron, 173
Pourpier, 198
Préastéridées, 128, 143, 192
Préfloraison, 63
Prêles, 26, 28, 30, 32, 33, **34**, 36, 38, 39
Prérosidées, 142
Primevère, 71, **207**, 208, **208**, 208
Primula, 207
Primulacées, 126, 204, 206, 207, 208
Protéacées, 140
Protéales, 129, 140
Prothalle, 28, 35
Protoangiospermes, 4, 5, 79, **83**, 127
Protonéma, 14, 16, 18
Prune, 166
Prunier, 6, 162, 164, 165, 167
Pseudo-fruit, 77
Pseudotubercule, 98
Psilotum, 24
Ptéridophytes, 27
Pulmonaire, 231
Pyrèthre, 255
Pyrole, 206
Pyxide, 74, **75**, 198, 208, 227, 234
- Q**
- Qat, 146
Quassia, 191
Quillaja, 161
Quillajacées, 147, 161
Quinoa, 198
Quinquina, **216**, 218
- R**
- Rachis, 113
Racine, 23, 35
Radis, **181**, 182, 183
Rafflesia, 123
Rafflésiacées, 123
Raifort, 183
Raisinier, 193
Ramie, 168
Ramondie, 21
Ranunculales, 129
Rapette, 229
Ratanhia, 146
Rauwolfia, 215
Ravenala, 69
Ray-grass, 116
Réceptacle, 60, 80
Régliasse, 157, 161
Reine des prés, 165, 166
Relevés, 267
Renunculacées, 125, **129**, 130, 131, 135, 138, 144
Renoncule, **129**, **130**, 132, 133, 134, 135
Renouée, 193, 194, 195, 196, 259
Renunculales, **129**, 136, 138, 144
Réséda, 183
Résédacées, 183
Résupination, 100
Rétinacle, 101, **103**, 214, 215
Réversion, 24
Reviviscence, 21
Rhamnacées, 147, 167
Rhinanthe, 228
Rhizobium, 156
Rhizoctonia, 99, 262
Rhizoïde, 19, 23, 28
Rhizome, 25, 88, 105, 259, 263
Rhizophoracées, 146
Rhododendron, 206
Rhubarbe, 193, **195**, 196
Rhyntia, 24
Ricin, 150, 152, 154
Riz, 110, 111, 115, 116

- Robinier faux-acacia, 157, 161, 258
 Rocouyer, 187
 Romarin, 221, 223, 224
 Ronce, 162
 Roncier, 167
 Rosa, 161
 Rosacées, 5, 126, 147, 155, 158, 161, 162, 163, 165, 166, 167
 Rosales, 5, 146, 147, 161
 Rose, 127
 – de Chine, **185**, 186, 187
 – de Jéricho, 178
 – de Noël, 132, 135
 Roseau, 77, 116, 263
 Rosidées, 128, **143**, 144
 Rosier, 143, 162, 163, 165, 166, 167
 Rostellum, 101, **103**
 Rubia, 216
 Rubiacées, 209, 216, 217, 218
 Rudbeckia, 256
 Rue, 188, **189**
 Ruscacées, 105
 Ruta, 188
 Rutacées, 178, 188
- S**
- Sablier, 154
 Sabot de Vénus, 100, 101, **102**, 103, 104
 Sac
 – embryonnaire, 59, 68, 71, **72**
 – pollinique, 40, 51, 53, 56, 61, **66**, 176, 212
 Safran, 108
 Sagittaire, 91, 92
 Sainfoin, 157, 160, 161
 Saintpaulia, 228
 Salep, 99
 Salicacées, 146, 148
 Salicaire, 177
 Salicorne, 196
 Salsepareille, 90, **96**
 Salsifis, 255
 Samare, 77, 168, 170, 182, 221
 Sanguinaire, 138
 Sanguisorbes, 165
 Santal, 192
 Santalacées, 192
 Santalales, 192
 Sapin, 3, 48, 53, 56, 57
 Sapindacées, 191
 Sapindales, 126, 177, 178, 188, 191
 Saponaire, 199, 202
 Sapotacées, 126, 208
 Sapotillier, 126, 208
 Sarracéniacées, 206
 Sarrasin, 110, 125, 193, **194**, **195**, 196
 Sarriette, 224
 Sauge, 223, 224
 Saule, 148
 Saxifragacées, 144
 Saxifragales, 126, 142, 144, 192
 Saxifrages, 144
 Scabieuse, **244**, 250
 Scammonée, 237
 Scapeux, 264
 Sceau de Salomon, 105, **106**, 107
 Schisandracées, 84
 Schizocarpe, 187, 242
 Schizogènes, 177
 Schizolysigène, 188
 Scille, 105, 107, 108
 Scolopendre, 28, 30, 39
 Scorzonère, 255
 Scrobicule, 217
 Scrofulaire, **228**
 Scrofulariacées, 227, 228
 Sédum, 144
 Seigle, 113, 116
 Sélaginelle, 28, 31, 32, 33, **34**, 36, 38, 51, 54, 55
 Semen-contra, 255
 Senecionées, 256
 Sénéçon, 248, 256, 264
 Sépale, 62, 64
 Septum, 67
 Séquençage, 8
 Séquoia, 55, 57
 Séries de végétation, 264
 Serpolet, 224
 Sésame, 228
 Sève
 – brute, 23, 25, 192
 – élaborée, 23
 Shorea, 187
 Silène, 199, 200, 202
 Silicule, 180
 Silique, 74, 139, 159, 180
 Simarubacées, 191
 Smilacacées, 96
 Smilax, 96
 Soja, 161
 Solanacées, 70, 220, 231, 232, 235, 236
 Solanales, 219

284 *Index*

Solanum, 231, 233, 235
Soldanelle, 208
Sophora, 160
Sorbier, 163, 164
Sore, 27
Sorgho, 111, 116
Souchet, 117
Souci, 256
Soude, 196
Sous-espèce, 5
Spadice, 92, 93, 110
Spathe, 92, 93, 107, 109, 110
Spermatophytes, 40
Sphaignes, 14, 16, 20, 21
Spirée, 165, **166**
Sporange, 11, 16, 23, 24, 29, 30, 31, 32, 33, 41, 74
Spore, 15
Sporocarpe, 33
Sporocyste, 11
Sporogone, 15, 16, **17**, 18, 19, 20
Sporophyte, 12
Sporopollénine, **10**, 10, 18
Stachys, 224
Staminode, 101, 119, 226, 228, 233
Stellaire, **199**, 202
Stigmate, 68
Stipa, 116
Stipe, 109, 110
Stipelles, 158
Stipule, 124, 157, 217
Stomates, 20, 21, 25, 35, 36, 205, 223, 263
Strelitzia, 119
Strélitziacées, 119
Striga, 228
Strophanthus, 212, **215**
Strychnos, 210
Style, 68
Stylopode, 239, 242
Styracacées, 204
Supère, 80
Sureau, 203, **246**
Symbiose, 4, 24, 97, 99, 111, 147, 156, 168, 169, 205
Sympétalie, 125, 127, 203, 209, 238
Symphorine, 244
Sympodique, 89
Synanthérées, 250
Syncarpé, 67
Syncarpie, 61
Synergide, 68, 69, 72

T

Tabac, 70, 231, 233, 235
Tallage, 87
Tamaricacées, 193, 202
Tamaris, 202
Tamier, 94
Tanaïs, 255
Taro, 92
Taxacées, 57
Taxon, **5**, 258
Teck, 222, 224
Tégument, 41, 68
Tépale, 83
Tétrade, 103
Tétradynome, 178
Tétrakène, 223, 228, 230
Tetrapoma, 180
Tétraspore, 16, 31, 40
Thalamus, 60, 165, 166, 167
Thalle, 10
Théacées, 204
Thermopériodisme, 261
Thérophyte, 263
Thym, 221, 224, 262
Thyméléacées, 187
Tige, 10, 26
Tilleul, 183, 187
Tomate, 231, 232, 234
Topinambour, 249, 256
Totipotence, 2
Tournesol, 256
Trachéide
– aréolée, 55
– scalariforme, 37
Trachéophytes, 26
Tradescantia, 119
Trèfle, 155, 157, 159, 161, 248
Trimérie, 86, 107, 125, 130, 147, 193
Trochodendracées, 142
Troène, 221
Tropéolacées, 183
Tube
– criblé, 23, 59
– pollinique, 40, 43, 44, 51, 54, 68, 70, **71**, 72, 73, 169
Tulipe, 3, 89, 90, 91, 94, **95**, 95, 96, 263
Tunique, 89
Turbithe, 237
Tussilage, 256
Types biologiques, 259, 262, 263
Typhacées, 119

U

Ulmacées, 147, 168
 Urne, 18
 Urticacées, 147, 168
 Urticales, 147
 Utriculaire, 228
 Utricule, 117

V

Vaisseau, 23, 35
 Valériane
 – officinale, 244, 245, **246**
 – rouge, 246
 Vallisnérie, 92
 Vanille, 103
 Vanillier, 97, 98, 103, 104
 Végétation, 259
 Vella, 180
 Vérâtre, 96
 Verbénacées, 224
 Verge d'or, 255
 Vergerette, 255
 Véronique, 226, **227**, 228
 Verticille, 30
 Verveine, 224
 Vesce, 157, 161
 Vexillum, 155
 Victoria, 83
 Vigne, 144, **145**
 Viola, 147
 Violacées, 146, **147**, 148

Violette, 70, 77, **148**
 Viorne, **246**
 Vipérine, 230, 231
 Vitacées, 144
 Vitex, 222
 Vivipare, 33
 Voile, 98
 Vomiquier, 210

W

Welwitschia, 45, 57, **58**
 Wolffia, 92

X

Xanthorrhée, 107
 Xanthorrhoeacées, 107
 Xylème, 23, 25, 59

Y

Yèble, 246
 Yucca, 88, 92, 105, 107

Z

Zeste, 191
 Zingibéracées, 119
 Zingibérales, 109, **119**
 Zinnia, 256
 Zoochorie, 77
 Zygomorphie, 64, 108, 138, 155, 182, 191,
 219, 226, 231, 233, 244
 Zygomorphacées, 146
 Zygote, 11, 16, 42