

Andropogoneae

Objektyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Boissiera : mémoires de botanique systématique**

Band (Jahr): **9 (1960)**

PDF erstellt am: **11.07.2024**

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Tribus : **ANDROPOGONEAE** Kunth 1835 : 156, sensu lato & Hack. 1889, sensu minime restricto.

Subtribus unica : **ANDROPOGONINEAE** Stapf 1917 : 6 & Pilg. 1940 : 153, sensu elato.

Dans notre système général, nous y revenons ci-après, la tribu des Andropogonées ne peut comprendre qu'une seule sous-tribu.

Relativement à la délimitation acceptée par Hackel dans sa monographie de 1889, la nôtre n'est modifiée que sur un seul point : exclusion d'une espèce de *Saccharum*, reclassée par Pilger (1954 : 365) dans les Panicées ; cette espèce est le *Leptosaccharum filiforme* A. Camus 1923 : 727 (et 1956 : 342) = *Saccharum filiforme* Hack. 1889 : 127. L'opinion de Pilger est fondée sur une meilleure interprétation : 1° de l'architecture spiculaire aux épillets tous également pédicellés (sans trace d'hypothétiques épillets sessiles abortifs) ; 2° de l'architecture spiculaire où la pièce nommée glume inférieure par Hackel est, en réalité, la glumelle inférieure d'une fleur stérile, généralement mais non pas toujours réduite à cette glumelle.

Les auteurs anciens, dont Linné, ont donné aux genres maintenant classés parmi les Andropogonées des amplitudes parfois très différentes de celles maintenant admises. Kunth lui-même n'avait pas exactement reconnu les limites naturelles utilisées par Hackel. Depuis ce dernier auteur, ces limites, précises et faciles à identifier, ont été unanimement admises. Il ne semble donc pas qu'il y ait eu depuis 1889 d'espèces ou de genres improprement classés parmi les Andropogonées.

Nous devons confesser toutefois qu'un des genres (*Spathia* Ewart & Davies 1917 : 260, une seule espèce, d'Australie tropicale) ainsi que le dixième environ des espèces mentionnées par l'*Index kewensis* (tous suppléments publiés à ce jour inclus) nous sont demeurés trop mal connus pour être classés dans cette monographie. Nous n'avons pas jugé utile de citer ces espèces « non satis cognitae ». Les types en sont dispersés dans des herbiers peu accessibles pour un botaniste européen ; certains d'entre eux ont été détruits lors des deux guerres mondiales ; les diagnoses en sont imprécises ou incomplètes au point d'en rester incompréhensibles en l'absence du type correspondant.

Il nous faut signaler en outre que la définition classique des Andropogonées a récemment (1956) été élargie par Stebbins pour qui doit y être inclus le genre suivant :

Tripsacum L. 1759 : 1261

une espèce, *T. dactyloides* L. l. c. américaine et assez commune.

Michaux (1803) avait déjà pensé de même, en rattachant à ce genre, sous le nom de *Tripsacum cylindricum*, une indiscutable Andropogonée : le *Rottboellia* (*Coelorrhachis*) *cylindrica*.

L'épi, subcylindrique, du *T. dactyloides* comprend deux parties bien distinctes : l'inférieure a des épillets solitaires, chacun à deux fleurs dont l'inférieure stérile et la supérieure femelle ; ces épillets ont

leur glume inférieure soudée à la base de l'article correspondant, massif et profondément creusé. La partie supérieure comprend des épillets géminés mais toujours sessiles, contigus, chacun à deux fleurs mâles, leur glume inférieure articulée sur la base de l'article correspondant ; dans cette partie supérieure les articles constituant le squelette de l'épi sont nettement moins épaissis que dans la partie inférieure.

Classiquement ces caractéristiques suffisent à rejeter le genre *Tripsacum* parmi les « maydées » : graminées à épillets unisexués, morphologiquement différenciés (ici par l'articulation glumaire présente ou absente et l'inégal épaississement de l'article joint) et séparément localisés sur la plante, ainsi visiblement monoïque. Nous avons conservé la délimitation classique, tout en modifiant sa valeur taxinomique.

Avant de nous en justifier, il faut examiner plus complètement : **la place des Andropogonées dans l'ensemble des Phanérogames.**

Dans l'introduction à cette monographie, nous avons déjà défini et classé : Phanérogames et Cryptogames, angiospermes et gymnospermes (Oligocotylédones), Dicotylédones et Monocotylédones.

Précédemment (1953) nous avons esquissé un classement général des Dicotylédones. En développant ce système — dont nous espérons pouvoir prochainement publier les conclusions principales — nous avons été amené à situer les graminées au terme de l'évolution générale des Phanérogames. Ce terme de graminées n'a, dans notre opinion, aucune valeur systématique. Il faut lui substituer celui de **Poales**, ordre ainsi régulièrement nommé d'après son genre type. L'ordre des Poales est immédiatement précédé par celui des Cyperales. Tous deux constituent la sous-classe des Glumiflores.

Dans les Poales on peut, à première vue, distinguer trois groupements différents entre eux par leur degré initial d'évolution ; c'est-à-dire trois familles, dans le sens restreint que nous donnons maintenant à ce mot.

1° Les **Bambusacées** : ont bien des fleurs encloses dans deux glumelles ; en revanche, à la base des épillets le nombre des bractées vides, glumes, est variable et ces glumes, comme chez les Cyperacées, sont pratiquement identiques aux glumelles. Les bambous sont donc, dans notre opinion, des « programinées », intermédiaires entre les Cyperacées et :

2° Les **Poacées**, graminées proprement dites.

3° Les **Zeacées** (du genre type *Zea*, la forme coutumière, maydées, fondée sur l'épithète d'espèce est incorrecte) : ont bien des glumes et des glumelles géminées ; en revanche, elles n'ont jamais d'épillets bisexués ni, à plus forte raison, de fleurs hermaphrodites. L'individualisation et la différenciation des organes sexuels sont très généralement l'indice d'un statut évolutif plus avancé ; nous considérons donc les graminées ainsi caractérisées comme constituant une troisième famille.

A vrai dire, cette famille en théorie la plus évoluée ne comprend guère que des genres apparemment très archaïques : *Euchlaena*, *Zea*, *Coix* et *Tripsacum* plus, dans la délimitation adoptée par nous, quelques petits genres de forêt dense, *Olyra* et *Leptaspis* notamment, que les flores classiques situent parmi les Pooïdées. Nous n'en discuterons

pas plus avant : le problème général des rapports entre l'archaïsme d'apparence et les réalités évolutives ayant déjà été traité dans l'introduction.

Différenciation sexuelle mise à part, les *Tripsacum* prennent place facilement dans le schéma de classement propre aux Andropogonées que nous exposerons plus loin. Ils prennent tout aussi bien place dans le classement, beaucoup plus discontinu, propre aux Zeacées et nul autre genre de ce groupe ne peut être situé dans les Andropogonées, même ceux dont les affinités avec les *Tripsacum* sont les plus évidentes.

Ces affinités jalonnent une variation évolutive continue. Or la variation évolutive propre aux Andropogonées, non seulement n'esquisse aucune tendance vers des épillets mâles ou femelles et différemment localisés dans l'inflorescence, mais encore présente une tendance surévolutive très nette, celle qui atteint son apogée avec les *Themeda*, vers des complexes contractés, pseudospiculaires ou même pseudo-floraux, mais toujours hermaphrodites. Toutes les Andropogonées classiques ont toujours des fleurs hermaphrodites, non ou diversement mêlées de fleurs mâles, femelles ou neutres. Statiquement et dynamiquement il nous semble donc certain que les *Tripsacum* ne sont pas des Andropogonées.

Ce problème théorique résolu, la définition des Andropogonées est donc précise jusqu'au niveau de la famille, celle des Poacées.

Il reste à diviser celle-ci en sous-familles, puis en tribus, conformément à notre système général.

Classiquement les graminées ont longtemps été distinguées en Panicoidées, à épillets articulés en deçà des glumes et Pooïdées à épillets non ainsi articulés ; dans le premier cas les glumes accompagnent l'épillet mûr, dans le second elles ne l'accompagnent pas. Or les glumes peuvent être plus longues que l'épillet ou plus courtes ; dans ce dernier cas leur protection est évidemment moindre ; de même cette protection est moindre quand elle cesse une fois la graine parvenue à maturité. Dans notre hypothèse générale, ces deux caractéristiques de grandeur et de durée sont adaptativement liées. Nous les utiliserons conjointement comme caractère tribal.

Comme caractère subfamilial, à une seule caractéristique, il nous paraît logique de choisir l'architecture de l'épillet au-delà des glumes. L'importance en est évidente. L'analyse des Poacées dans son ensemble montre que cette architecture peut se définir par une seule opposition dont existe encore le statut primitif, intermédiaire. Cette définition mène aux trois solutions indiquées ci-dessous par un symbole adaptatif, sa description et le nom subfamilial correspondant.

- 0 = rachéole arrêté sur la première fleur fertile. **Panicoidées**
 1 = rachéole non arrêté sur une fleur fertile. **Chloridoidées**
 2 = rachéole arrêté sur une fleur fertile autre que la première.
 **Pooïdées**

Nos conclusions rejoignent ici celles de Stebbins (1956, l. c.) qui en étudiant l'anatomie caulinare et foliaire des graminées y a reconnu, à l'intérieur de nos Poacées, trois types fondamentaux : *Panicum*, *Chloris* et *Poa*.

A l'intérieur de ces trois sous-familles, la définition des tribus et sous-tribus se fera au moyen de la double opposition suivante :

- 0. = glumes subégales et plus longues que l'épillet,
- 1. = glumes inégales entre elles,
- 2. = glumes subégales et plus courtes que l'épillet ;
- .0 = glumes accompagnant l'épillet mûr,
- .1 = glumes accompagnant ou non l'épillet mûr,
- .2 = glumes abandonnant l'épillet mûr.

Donc à l'intérieur des Poacées nous définirons notre tribu par :
 0 = rachéole terminé par la première fleur fertile (Panicoïdées) ;
 .00 = glumes enclosant l'épillet et l'accompagnant dans sa chute.

Les Andropogonées constitueront ainsi, dans la transcription décimale de ces symboles descriptifs, la première tribu (à sous-tribu unique) de la première sous-famille : Poaceae, 1.1.

Ces définitions générales sont susceptibles de précisions et même de corrections selon la sous-famille en cause. Nous ne pouvons les indiquer ici et, au demeurant, il semble plus utile de montrer, dans le cadre même de notre monographie, ce que peuvent être ces précisions ou corrections aux niveaux suivants de la hiérarchie systématique.

En tout état de cause, les Andropogonées sont aisément identifiables en tant que telles, dans le système de définition et délimitation adopté ici, au moyen de la clef dichotomique suivante, où les entrées vers d'autres groupes se terminent sur le mot : non.

Plantes sans fleur (*Cryptogames*) : non.

Plantes à fleurs = PHANÉROGAMES :

- ..Gymnospermes à ovules nus (*Oligocotylédones*) : non.
- ..Angiospermes à ovaires clos :
 - ..--Graines contenant deux préfeuilles (*Dicotylédones*) : non.
 - ..--Graines contenant une préfeuille = MONOCOTYLÉDONES :
 - ..--..Fleurs à périanthe visible et précisément défini : non.
 - ..--..Fleurs à périanthe nul ou mal défini :
 - ..--...--Bractées et bractéoles molles ou nulles, sinon les fleurs fertiles verticillées ou capitées : non.
 - ..--...--Bractées et bractéoles scarieuses et concaves, les fleurs fertiles successives ou solitaires = GLUMIFLORES :
 - ..--...--..Bractées et bractéoles unilatérales (*Cyperales*) : non.
 - ..--...--..Bractées et bractéoles bilatérales = POALES :
 - ..--...--...--Fleurs toutes et toujours unisexuées (*Zeacées*) : non.
 - ..--...--...--Fleurs toutes ou certaines bisexuées :
 - ..--...--...--..Bractées et bractéoles toutes semblables (*Bambusacées*) : non.
 - ..--...--...--..Bractées et bractéoles diversement différenciées = POACÉES :
 - ..--...--...--...--Axe florifère prolongé après la première fleur fertile : non.
 - ..--...--...--...--Axe florifère terminé par la première fleur fertile = PANICOÏDÉES :
 - ..--...--...--...--..Glumes abandonnant l'épillet mûr : non.
 - ..--...--...--...--..Glumes accompagnant l'épillet mûr :
 - ..--...--...--...--...--Glumes inégales entre elles ou plus courtes que l'épillet : non .
 - ..--...--...--...--...--Glumes subégales entre elles et aussi longues que l'épillet = ANDROPOGONÉES.

Il nous faut maintenant définir, toujours dans le même système : **les caractères générique, spécifique et intraspécifique** des Poacées en général et des Andropogonées en particulier.

Parmi les caractéristiques spécifiquement fixées, autres que les trois déjà employées comme subfamiliale et tribales, chez les Poacées en général comme chez les Andropogonées en particulier, on peut assez facilement distinguer deux groupements fonctionnels.

Le moins divers de ces groupements définit la composition et la forme des inflorescences. Il peut se résumer par quatre caractéristiques fondamentales, qui seront donc celles du genre.

G.1 — Nombre de fleurs fertiles (absolu ou relatif, par inflorescence, épi ou épillet) : faible = $0... / 2...$ = élevé.

G.2 — Disposition des épillets dans l'épi (ou l'inflorescence) : omnilatérale et dense = $.0.. / .2..$ = unilatérale et lâche.

G.3 — Succession des épis (ou des épillets) dans l'inflorescence : monopodiale et rapprochée = $..0. / ..2.$ = sympodiale et distante.

G.4 — Squelette de l'épi (ou de l'inflorescence) : massif = $...0 / ...2$ = gracile.

Le plus divers de ces groupements définit la composition et la forme des unités de propagation (fruit, épillet ou groupe d'épillets). Il peut se résumer par huit caractéristiques fondamentales, qui seront donc celles de l'espèce.

S.1 — Architecture et composition : complexe = $0..... / 2.....$ = simple.

S.2 — Poids : lourd = $.0..... / .2.....$ = léger.

S.3 — Volume : majeur = $..0..... / ..2.....$ = mineur.

S.4 — Dispositifs périphériques (poils périscopulaires par exemple) : nuls, rêches ou crochus = $...0.... / ...2....$ = plumeux, souples ou nuls.

S.5 — Texture des glumes, glumelles ou autres organes protecteurs : épaisse ou rigide = $....0... /2...$ = fine ou souple.

S.6 — Forme : étroite ou biconvexe = $.....0.. /2..$ = large ou plate.

S.7 — Cal ou autres appendices basaux : préhensiles ou aigus = $.....0. /2.$ = nuls ou émoussés.

S.8 — Appendices apicaux éventuels : préhensiles ou pointus = $.....0 /2$ = plumeux ou ailés.

Les **définitions et délimitations intraspécifiques**, en théorie reposent sur seize caractéristiques, non encore fixées dans l'ensemble de la tribu, anatomiquement ou physiologiquement liées. Enfin notre système prévoit un stade évolutif encore ultérieur, à trente-deux caractéristiques liées entre elles comme les précédentes, mais dans un autre organe ou pour une autre fonction. Dans la pratique, du fait même de leur non-fixation évolutive, l'identification, la définition, les corrélations de ces caractéristiques ne peuvent être que subjectives.

De surcroît, l'analyse comparée des caractéristiques de genre et d'espèce à l'intérieur des Andropogonées comme dans les sondages sommaires que nous avons effectués parmi les autres Poacées, révèle une indiscutable hétérogénéité dans la définition précise de chacune comme dans son degré actuel de variabilité autour de ses trois termes de ségrégation (valeurs adaptatives). Ainsi la longueur des épillets

fertiles varie de 18 à 2 mm chez les *Pogonatherum*, soit de 1 à 9, alors qu'elle varie seulement de 1 à 3 dans la plupart des autres genres plurispécifiques d'Andropogonées ; ainsi encore, une telle longueur égale à 6 mm correspond à un minimum anémochore ($S.3 = 2$) dans le genre *Heteropogon*, alors qu'elle correspond à un maximum zoochore ($S.3 = 0$) dans le genre *Hypogynium*.

A cette différence des limitations préalables, génériques pour une caractéristique d'espèce, s'ajoutent souvent des différences de définition objectives et non plus seulement relatives. Ainsi la notion même d'unité de propagation (objet de définition du caractère spécifique) n'est plus la même dans les genres ou espèces à rachis inarticulé que dans ceux et celles, beaucoup plus nombreux, où l'épi se décompose en articles dont chacun porte un épillet sessile, un pédicelle et un second épillet au sommet de ce pédicelle.

Ces diversités ont donc des causes elles-mêmes diverses et qui peuvent se répartir en deux groupes distincts.

Celles portant sur les valeurs des ségrégations adaptatives et leur variabilité rémanente sont d'ordre biogéographique : le reflet des conditions de milieu régnant au berceau, dans l'espace et le temps, du genre ou de l'espèce en cause.

Celles portant sur la définition objective du caractère en cause, de genre ou d'espèce, en revanche sont d'ordre phylétique ; reflet de la variabilité tribale au moment où se sont individualisés le genre ou l'espèce en cause, elles sont liées à l'âge du phylum, potentiel interne et purement biologique, non plus au déterminisme externe du milieu d'actualisation.

Nous avons déjà mentionné, dans notre introduction, cet apparemment inextricable enchevêtrement du continu de temps et du discontinu d'espace. Nous tenterons dans notre conclusion d'en faire une exacte analyse, limitée aux genres.

Il résulte de ce qui précède qu'orientées vers une définition pratique des corrélations entre l'espèce et le milieu, les caractéristiques intraspécifiques pourront appartenir à trois catégories théoriquement distinctes :

1^o nouvelle ségrégation, plus fine, des caractéristiques d'espèce ou même de genre ;

2^o ségrégation des caractéristiques végétatives affectant le développement et l'architecture générale de l'inflorescence ;

3^o ségrégation des caractéristiques, ornementales plutôt que fonctionnelles, affectant le détail de la morphologie spiculaire.

Entrent dans la seconde catégorie la plupart des caractéristiques végétatives très visiblement liées à l'action actuelle du milieu : hauteur et port des chaumes ; forme et largeur des limbes foliaires et, donc, des spathes et spathéoles ; ramification apicale des chaumes et, donc, des « fausses inflorescences » qui les terminent dans un grand nombre d'espèces. Ces architectures, parfois très différenciées, soit par des spathéoles très ornementales, soit par des dispositions régulières en éventails ou en faisceaux, ont été souvent érigées en caractère d'espèce ou même de genre ; dans notre opinion, tout aussi bien en théorie qu'en pratique, elles constituent l'essentiel des spécifications présentement en cours mais ne sont pas encore spécifiées, sauf peut-être dans quelques unités liées à des biotopes exceptionnels.

En revanche, un grand nombre des caractéristiques de notre dernière catégorie — celle qui tend à définir les génotypes et phénotypes à l'intérieur des formes subdivisionnelles d'espèce — est d'ores et déjà précisément fixé dans un assez grand nombre de groupements dont la valeur hiérarchique va de l'écotype au genre. Ceci nous ramène au problème de l'archaïsme apparent ! Nous nous bornerons à dire de ces détails très visibles que, très bien fixés ici, là ils seront encore pleinement variables ; ceci est vrai des forficules marginales chez les *Sehima* de section *Eremochloa* comme des fovéoles ou pertuis si communs chez les *Dichanthium*.

Ceci est également vrai des arêtes glumellaires. L'importance généralement accordée à cette caractéristique mérite un examen attentif. Dans certains grands genres, cette arête est toujours très développée ; dans d'autres elle est toujours nulle ou presque. Ceci est encore plus vrai au niveau de l'espèce. En conséquence, les auteurs anciens ont fait largement usage des épithètes mutique et aristée. Hackel lui-même, comme nous le verrons plus loin, a cependant jugé nécessaire de créer une épithète nouvelle, *varia*, faute de pouvoir choisir entre les deux épithètes *aristata* et *mutica* au moyen desquelles Linné avait divisé son genre *Apluda*, tant le développement de l'arête varie, dans ce genre, d'une plante à l'autre et même d'un épi à l'autre sur une même plante. Il en va de même, à un degré légèrement moindre, car ici ce développement peut avoir actuellement une valeur subvariétale, pour les *Ischaemum aristatum* et *muticum* également de Linné. Dans l'ensemble des Poacées on peut observer que le développement de l'arête glumellaire, comme celui de tout autre détail morphologique propre à l'épillet, varie souvent selon la place de l'épillet dans l'inflorescence ou encore selon le développement général de la plante, d'autant plus aristée qu'elle est moins vigoureuse ; les riz, sauvages et cultivés, en sont un exemple typique. Il est, dans ces conditions, impossible d'accorder à cette caractéristique une valeur spécifique ou hiérarchiquement supérieure.

Cela ne nous a pas empêché de l'utiliser largement (ainsi que plusieurs autres de même valeur) dans nos clefs dichotomiques. Sa commodité, fréquente, est certaine. Il est non moins certain que tout le désarroi présent de la phytosystématique repose sur une confusion sans cesse accrue entre la commodité pratique d'un caractère différentiel et sa valeur taxinomique.

Clef dichotomique des genres (1).

- Épillets toujours subéquidistants, toujours semblables entre eux et à pédicelles brièvement subfiliformes, formant des épis graciles et unilatéraux. 9(.1) : *Dimeria*
 Épillets généralement géminés, sinon différents entre eux ou à pédicelles diversement développés, formant des inflorescences contractées à paniculées :
 ..Épillets géminés et tous les deux fertiles :
 ..-Épis à squelette massif et pédicelles non écartés :

(1) Pour la traduction des numéros d'ordre se reporter au tableau synoptique pp. 45-47.