

Proposition d'une classification des inflorescences d'*Ilex* L. (Aquifoliaceae)

Autor(en): **Loizeau, Pierre-André / Spichiger, Rodolphe**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **47 (1992)**

Heft 1

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-879568>

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.

Proposition d'une classification des inflorescences d'*Ilex* L. (Aquifoliaceae)

PIERRE-ANDRÉ LOIZEAU
&
RODOLPHE SPICHIGER

RÉSUMÉ

LOIZEAU, P.-A. & R. SPICHIGER (1992). Proposition d'une classification des inflorescences d'*Ilex* L. (Aquifoliaceae). *Candollea* 47: 97-112. En français, résumés français et anglais.

Les inflorescences du genre *Ilex* sont étudiées. Trois groupes principaux sont reconnus: les thyrsoides, les thyrses et les unités de floraison solitaires à l'aisselle des feuilles. Cette classification se base sur la structure des inflorescences cymeuses et sur les relations des pousses saisonnières entre elles. L'unité de floraison est la cyme. Différents arrangements de ces cymes vont nous donner différents groupes chez les thyrsoides: dans les thyrsoides homocladiques, on trouve des thyrsoides, des pléiochasium et des dichasium; dans les thyrsoides hétérocladiques: des diplothyrsoïdes à arrangement décussé ou alterne. On a reconnu deux sous-groupes dans le groupe des thyrses: le sous-groupe des thyrses non proliférantes sont produites par un méristème latéral florifère, mais la fleur principale ne se développe pas et l'axe se termine par quelques petites bractées. Dans le sous-groupe des thyrses à méristème latéral mixte, les méristèmes latéraux près du sommet de la pousse saisonnière peuvent subir une prolifération, c'est-à-dire que l'apex de la pousse revient à une croissance végétative avec production de feuilles bien développées. Au niveau des pousses, le méristème terminal ("long shoot") est végétatif. Les méristèmes qui lui sont subordonnés, autrement dit les méristèmes latéraux ("short shoots"), sont différemment spécialisés en fonction des groupes: chez les thyrsoides et certaines thyrses, ils sont uniquement florifères. Chez d'autres thyrses, les méristèmes latéraux proches de l'apex de la pousse saisonnière ont une fonction mixte, séparée dans le temps: d'abord florifère, puis végétative. Dans le groupe des unités de floraison solitaires ces méristèmes latéraux ont une fonction mixte, mais simultanée dans le temps: les unités de floraison et les feuilles sont produites simultanément. Les unités de floraison paraissent alors solitaires à l'aisselle des feuilles.

ABSTRACT

LOIZEAU, P.-A. & R. SPICHIGER (1992). Proposal to a classification of the inflorescences of *Ilex* L. (Aquifoliaceae). *Candollea* 47: 97-112. In French, French and English abstracts.

The inflorescences of the genus *Ilex* have been studied. Three main groups are described: thyrsoïds, thyrses and solitary flowering units in the leaf axils. This classification is based on the structure of cymose inflorescences and on the relations between seasonal shoots. The flowering unit is the cyme. Different arrangements of these cymes define different groups in the thyrsoïds: in homocladic thyrsoïds, they are thyrsoïds, pleiochasia and dichasia; in heterocladic thyrsoïds, diplothyrsoïds with decussate or alternate arrangement. We have seen two subgroups in the thyrses: thyrses *sensu stricto*, and proliferating thyrses. In this second case, the apical meristem of the thyrse continues its development after flowering and produces leaves. At the level of the shoots, the main meristem (long shoot) is vegetative. The subordinated meristems, i.e. the lateral meristems (short shoots), are differently specialized within the above groups: by thyrsoïds and some thyrses are only floriferous. In other thyrses, the lateral meristems near the apex of the seasonal shoot have a mixed function, separated in the time: they are first floriferous, then vegetative. In the group of solitary flowering units, these lateral meristems have a mixed but simultaneous function, i.e. flowering units and leaves are produced together. So the former seem to be solitary in the leaf axils.

1. Introduction: état de la question

Une partie de l'évolution du genre *Ilex* est mise en évidence par l'observation des inflorescences.

LOESENER, le monographe de la famille (1901; 1908; 1942), a utilisé ce caractère pour constituer ses sous-genres ("Untergattung") et ses rangs ("Reihe"). Il a regroupé les espèces qui présentaient les mêmes caractéristiques inflorescentielles: cymes solitaires à l'aisselle des feuilles ou à la base de jeunes pousses, cymes regroupées en fascicules, inflorescences en grappe ou en panicule. Nos observations nous ont montré que la frontière entre ces différents groupes n'est pas marquée. En effet, plusieurs types d'inflorescence peuvent se retrouver sur un même échantillon.

Le travail de HU (1949) sur les *Ilex* de Chine n'en dit pas beaucoup plus que LOESENER sur l'organisation des inflorescences. L'auteur nous décrit ce que nous appellerons "l'unité de floraison" (SELL, 1976): la cyme ("trichotomous axillary cyme"), qui selon les circonstances peut soit s'enrichir par augmentation des ordres supérieurs, soit s'appauvrir par réduction de ceux-ci jusqu'à une fleur unique. Cette cyme solitaire à l'aisselle des feuilles ne peut apparaître que sur un rameau de l'année. HU propose ensuite un type fasciculé, qui n'apparaît que sur des rameaux de plus d'une année. Ces fascicules peuvent prendre différents noms en fonction de réduction ou d'augmentation des ordres des cymes, des longueurs des pédicelles, etc.: fascicules de branches individuelles formées de 1-3 fleurs, de cymes composées, de pseudo-ombelles, de pseudo-panicules, des paires, des fleurs solitaires, etc. Elle a aussi remarqué que des rameaux de l'année pouvaient porter des cymes solitaires à l'aisselle de feuilles ou de bractées, alors que les rameaux de plus d'une année portaient ces mêmes cymes réunies en fascicules.

Après avoir observé les *Ilex* du Pérou et des pays avoisinants, nous en avons déduit qu'une étude approfondie des inflorescences permet de tenter d'établir une classification phyllogénétique du genre. Cette étude démontre l'importance des inflorescences pour la détermination des niveaux infragénériques (sections ou sous-genres).

2. Eléments pour la définition de l'inflorescence chez les *Ilex*

Les différents groupes peuvent être caractérisés par des dominances plus ou moins fortes de deux éléments de la morphologie des *Ilex*: la dominance du méristème terminal sur les méristèmes latéraux (chap. 2.2.) et la dominance de l'unité de floraison principale sur les pousses de renfort (chap. 2.3.).

Il faut toutefois remarquer que les formes de transitions entre ces groupes sont nombreuses. Ces groupes sont donc à considérer comme des étapes dans un système évolutif continu.

2.1. Les structures comparables

La principale difficulté pour la caractérisation des inflorescences réside dans la recherche des éléments comparables. TROLL 1964 (cité par WEBERLING, 1989), définit l'inflorescence comme "the shoot system which serves for the formation of flowers and which is modified accordingly". Selon WEBERLING (1989), les pousses de l'année sont les éléments comparables chez des plantes ligneuses. Cet auteur (pp. 231) précise que "the seasonal shoots of a tree correspond to the innovation shoots of a herbaceous perennial.¹ Whilst the innovation shoots of the latter normally also come into flower, those of woody plants remain partly vegetative. The flowering shoots of the herbaceous perennials are therefore equivalent to only the fertile innovation shoots of the woody plant". Et TROLL (1960, in 1950-1975, cité par WEBERLING, 1989) considérant les arbres et la position des pousses florifères: "either the current main shoot comes into flower, or the formation of flowers occurs on lateral short shoots which arise from long shoots, usually of the previous year".

¹Rappelons que les pousses d'innovation chez les herbacées pérennes sont issues de bourgeons d'innovation, situés respectivement sous la zone d'inhibition, la zone d'enrichissement et la fleur terminale d'une synflorescence "monotelic" ou la florescence principale d'une synflorescence "polytelic" (WEBERLING, 1989).

2.2. Les méristèmes

Ces deux types de pousses sont produites par deux types de méristèmes chez les *Ilex*: le méristème terminal, qui donne toujours un rameau végétatif (ou “long shoot”), et les méristèmes latéraux (ou “short shoots”), qui sont soit uniquement florifères, soit mixtes: florifères et végétatifs.

Le contrôle du méristème terminal sur les méristèmes latéraux est différent en fonction des espèces, et chez certaines d'entre elles, de leur position sur la pousse saisonnière. Selon BELL (1991, p. 248), “the potential of an axillary shoot to develop can frequently be considered in terms of its position in proximity to the apical meristem of the shoot bearing it”. Si les méristèmes latéraux proches de l'apex de la pousse saisonnière subissent une prolifération, c'est-à-dire que la thyse produit un axe végétatif après floraison, la différenciation entre “long shoot” et “short shoot” n'est plus aussi marquée. C'est pourquoi nous préférons définir les pousses par leur origine méristématique plutôt que par un caractère morphologique.

2.2.1. Relation entre les méristèmes terminaux et latéraux, et les inflorescences

Selon WEBERLING (1989), les parties homologues et donc comparables des arbres tropicaux sont les pousses de l'année. Dans ce cas, le problème de celui qui observe un spécimen d'herbier d'*Ilex* est d'expliquer la présence sur le même rameau de fascicules et d'unités de floraison solitaires à l'aisselle de feuilles (voir le chapitre suivant pour la définition du concept). HU (1949) explique ce phénomène par une séparation dans le temps de la production des deux types d'inflorescences en constatant qu'on trouve sur des rameaux de la première année des “fleurs solitaires” et dès la seconde des fascicules. Pourtant il s'agit de pousses dont la production est simultanée, et homologues selon la théorie de WEBERLING. Quelle est donc leur relation?

Nous pensons que la classification des grands groupes d'inflorescences du genre *Ilex* dépend en partie de la relation des méristèmes entre eux et de la capacité qu'a la plante d'enchaîner le développement de plusieurs de ces méristèmes dans la même poussée.

Le méristème terminal est toujours végétatif.

Les méristèmes latéraux subissent un contrôle du méristème terminal. Dans un premier groupe, ils sont totalement florifères (groupe des thysoïdes, voir chap. 3.1). Dans un second groupe, ce méristème latéral, au lieu de se terminer en fleur, ne produit que des bractées (groupe des thyrses, voir chap. 3.2). Chez certaines des espèces de ce second groupe, le méristème terminal impose un contrôle acrotonique du développement des méristèmes latéraux. Les thyrses situées à l'apex de la pousse saisonnière peuvent avoir assez de vigueur pour développer des feuilles à la suite des fleurs (sous groupe des thyrses proliférantes, voir chap. 3.2.1). Chez d'autres, les méristèmes latéraux subissent un contrôle apical important à tous les niveaux. Ils ne s'allongent pas, donnant l'impression d'avoir des fascicules (sous-groupe des thyrses courtes ou cymes fasciculées, voir chap. 3.2.2). Enfin dans un troisième groupe, ce ne sont que les méristèmes latéraux proches de l'apex de la pousse qui s'allongent, relayant en baïonnette le méristème terminal. Le méristème terminal meurt-il dans ce cas? Les unités de floraison se développent alors solitaires à l'aisselle des feuilles (groupe des unités de floraison solitaires, voir chap. 3.3).

2.3. Les unités de floraison chez *Ilex*

Comme nos prédécesseurs, nous considérons que la cyme est l'unité de floraison du genre. Nos études sur les espèces néotropicales, l'observation de l'unique espèce européenne et des sondages parmi les échantillons asiatiques de l'herbier de Genève (G) nous permettent de penser que nos observations peuvent s'extrapoler à l'ensemble du genre.

Mais qu'est-ce qu'une cyme? Selon SELL (1976), la cyme est une fleur à fleurs de renfort. Il la définit comme suit: “l'élément floral terminant l'axe principal correspond à l'unité de floraison principale; son épanouissement est toujours primiflore, c'est-à-dire précoce par rapport aux éléments floraux sous-jacents qui constituent les unités de floraison de renfort de 1^{er}, 2^{me}, 3^{me}, n^{me} ordre, portées par les pousses de renfort”. L'unité de floraison principale dans le cas des inflorescences à cymes est la fleur unique, portant des préfeuilles à l'aisselle desquelles peuvent naître des

pousses de renfort. Celles-ci peuvent elles-mêmes s'enrichir de nouvelles pousses de renfort à l'aisselle de leurs préfeuilles. Ce processus d'enrichissement conduit au dichasium. Dans ce cas l'axe de la fleur principale ne donne des pousses de renfort qu'au niveau de deux préfeuilles (dichasium), SELL (1976) nomme cette forte dominance de la fleur terminale sur les pousses de renfort "supercrotonie" (fig. 1-b).

Mais il peut aussi y avoir un certain équilibre entre l'unité de floraison principale et les pousses de renfort, phénomène appelé par lui "isotonie". On obtient alors par exemple une grappe définie de cymes (un thyrsioïde, fig. 1-a).

2.3.1. Enrichissement des inflorescences cymeuses

L'enrichissement des inflorescences cymeuses peut donc se faire à deux niveaux: d'une part au niveau des pousses de renfort relativement à la fleur principale (thyrsioïde, pléiochadium, diplothyrsioïde), d'autre part au niveau des pousses de renfort relativement aux fleurs principales des pousses de renfort de premier ordre (dichasium, fig. 1-b). Tout se passe comme si cette unité de floraison principale passait progressivement d'une dominance fortement florifère à une dominance fortement végétative.

Une forte capacité florifère de l'unité de floraison principale donne le thyrsioïde hétérocladique (WEBERLING, 1989): les pousses de renfort de la base du thyrsioïde principal se développent en sub-thyrsioïdes. WEBERLING (1989) parle alors de diplothyrsioïdes. Ces diplothyrsioïdes peuvent avoir un arrangement décussé ou alterné (fig. 2-a et b).

Une influence moindre conduit à une sorte d'homogénéisation (SELL, 1976) des pousses de renfort de premier ordre. Ces pousses de renfort subissent une superacrotonie de leur fleur principale (thyrsioïde homocladique, fig. 2-c). On peut les définir comme des dichasium.

Un cas particulier est représenté par le pléiochadium (fig. 2-d). L'unité de floraison principale a une forte influence, mais pas assez pour imposer un dichasium. Une troisième préfeuille se développe au-dessus des deux précédentes, à l'aisselle de laquelle se développe une pousse de renfort enrichie de la même manière que les précédentes.

Si la superacrotonie de l'unité de floraison est totale, on obtient un dichasium (fig. 2-e).

Le méristème terminal du thyrsioïde peut aussi perdre sa capacité à produire une fleur terminale: l'inflorescence est alors terminée par quelques bractées. On obtient une thyrsse (fig. 2-f).

Le méristème latéral uniquement florifère dans les groupes précédents devient alors mixte chez la thyrsse. Dans un premier cas, cette mixité est séparée dans le temps: la thyrsse fleurit, puis se prolonge en axe végétatif foliacé (thyrses proliférantes, fig. 2-g). Dans un second cas, cette mixité est simultanée, autrement dit le potentiel végétatif de ce méristème s'exprime totalement: la pousse est foliacée et les pousses de renfort se trouvent axillées aux feuilles (dichasium solitaires à l'aisselle des feuilles, fig. 2-h). Les pousses de renfort subissent toutes une superacrotonie de leur fleur principale (dichasium).

2.3.2. Variabilité des dichasium

On constate que dès le thyrsioïde homocladique (fig. 2-c), les pousses de renfort de premier ordre subissent une superacrotonie de leur fleur principale (équivalent à la fig. 1-b). Dès ce niveau, l'unité de floraison est le dichasium (unité de floraison de renfort).

En fonction de l'espèce, les dichasium s'enrichissent plus ou moins. Mais on observe aussi une variation intraspécifique, qui dépend de la position du dichasium sur l'inflorescence, du type d'inflorescence, et probablement des conditions du milieu (fig. 3). Sur des thyrses ou des thyrsioïdes, on observe un gradient croissant du sommet (avec des cymes d'ordres 1 ou 2) vers la base¹.

¹Nous désignons par le terme d'ordre la succession des fleurs apparaissant à l'aisselle d'une feuille. La fleur unique, pourvue de deux préfeuilles sur le pédoncule, est d'ordre 1, les fleurs qui se développent à l'aisselle des préfeuilles de la fleur d'ordre 1 sont appelées d'ordre 2, les fleurs se développant à l'aisselle de celles-ci sont d'ordre 3, etc.

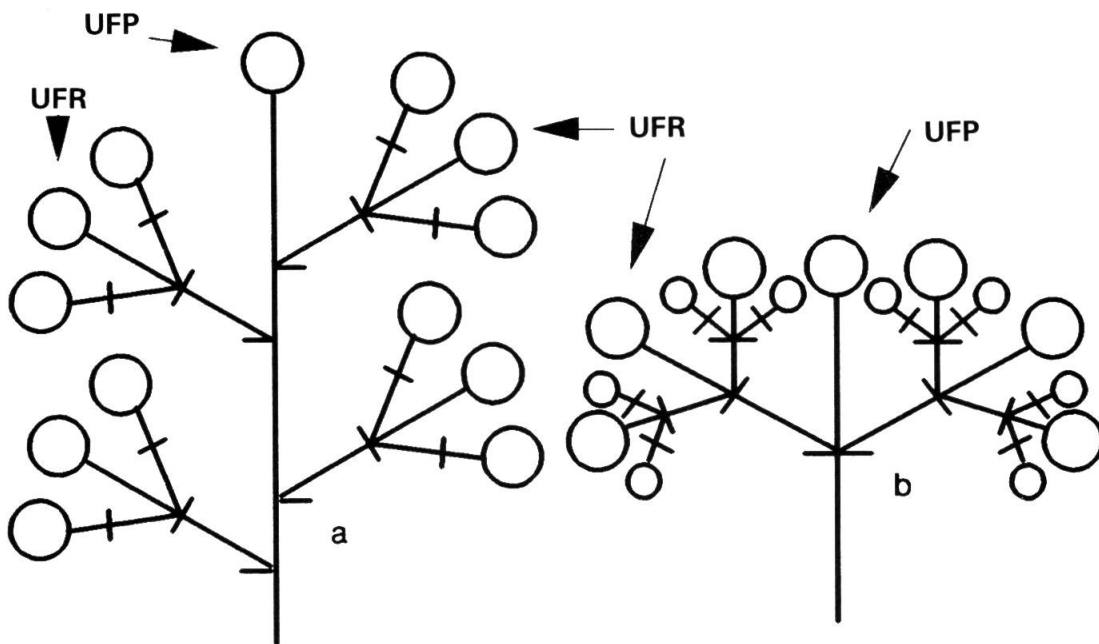
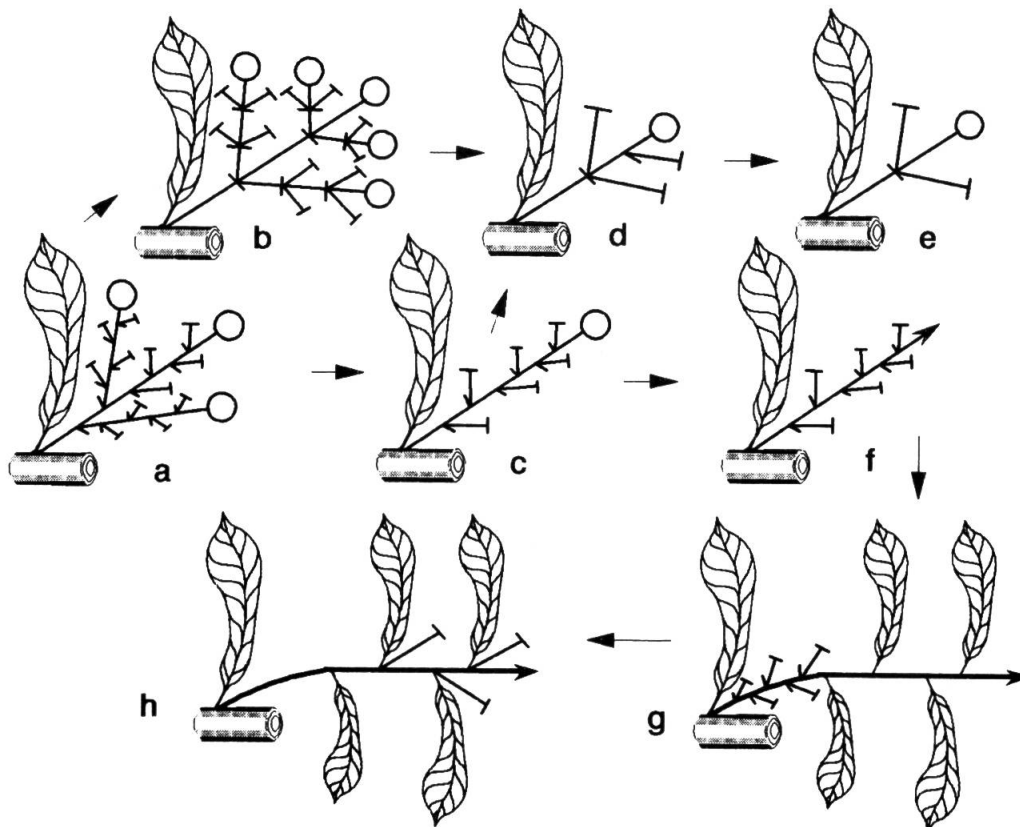


Fig. 1. — Influence de l'unité de floraison principale.
a: isotonie; **b:** superacrotomie; **UFP:** unité de floraison principale; **UFR:** unité de floraison de renfort.

Fig. 2. — Evolution du méristème latéral. Méristème totalement florifère: **a-e**; mixte: **f-g**; végétatif: **h**.
a: diplothyrsoïde à arrangement alterné; **b:** diplothyrsoïde à arrangement décussé; **c:** thyrsoidé homocladique; **d:** pléiochasium;
e: dichasium primaire; **f:** thyrsé; **g:** thyrsé proliférante; **h:** dichasium secondaire.



Ce gradient pourrait bien correspondre à une certaine quantité "d'énergie" qui permettrait à la plante de produire des axes florifères. Cette hypothèse est corroborée par le fait que chez les thyrses dont l'axe principal ne s'allonge que très peu (fascicules), la variation entre les unités de floraison est beaucoup plus faible, voire nulle, car l'énergie pourrait être plus également distribuée. On a une sorte d'homogénéisation de ces unités. On observe aussi une homogénéisation des unités sur un rameau portant des dichasium solitaires à l'aisselle des feuilles.

La variabilité généralement observée au sein de chaque sexe d'une espèce est de 1-2 ordres, rarement 3. Un grand nombre d'espèces est uniquement d'ordre 1 pour les fleurs femelles, alors que les espèces pour lesquelles nous avons pu observer les fleurs mâles sont plus enrichies. Mais la variabilité des fleurs mâles comme des fleurs femelles se fait rarement sur un ambitus de plus de deux ordres.

Si la structure de base de l'unité de floraison est toujours la même, on peut toutefois observer des variations sur ce thème par avortement d'un certain nombre de fleurs (fig. 4-a,b), ou allongement ou réduction des pédoncules ou des pédicelles (fig. 4-c), ou inégalité du point d'insertion des préfeuilles (fig. 4-d). Il arrive aussi que le pédicelle d'un ordre supérieur reste accolé au pédicelle duquel il est issu (phénomène de concaulescence). On a alors l'impression que le bourgeon n'est pas axillaire à une préfeuille (fig. 4-e).

2.4. Morphologie des pousses

2.4.1. Croissance des pousses

Les pousses végétatives ou florifères ont une structure qui semble être constante parmi toutes les espèces. Juste au dessus des nœuds se trouvent un certain nombre de cicatrices foliaires, relativement rapprochées. Ce sont les vestiges des bractées (phérophylles¹) qui ont servi à protéger le bourgeon terminal pendant la période de repos. Nous avons observé que ces bractées sont généralement au nombre de 4 à 5. Puis l'espace interfoliaire s'allonge. Les feuilles de la partie proximale de la pousse ne se développent pas complètement, relativement à celles de la partie médiane qui ont un développement normal. Vers l'apex les feuilles diminuent souvent de dimension, car elles n'ont généralement pas encore atteint leur pleine maturité.

Cette structure correspond aux rameaux proleptiques ("proleptic branches", HALLÉ & al., 1978). Ce type de ramification se caractérise principalement par une discontinuité temporelle du développement d'un méristème latéral par rapport au méristème terminal.

2.4.2. Hélice foliaire

La phyllotaxie du méristème terminal est de 2 tours et 5 feuilles (la sixième en face de la première) pour revenir à son point de départ (2/5, c'est-à-dire un écartement de 144° entre chaque feuille). La structure est la même dans une thyrsa axillaire (méristème latéral): les phérophylles et les unités de floraison tournent selon le même rythme. Si il y a prolifération (développement végétatif du sommet de la thyrsa, voir plus loin), le rythme des feuilles par rapport aux phérophylles est conservé.

2.4.3. Bourgeons

Les bourgeons axillaires (méristèmes latéraux) sont généralement uniques sur une pousse saisonnière. Quelques espèces font toutefois exceptions, par exemple *I. andarensis* ou *I. inundata* dont les bourgeons donnant des thyrses sont doubles.

¹Les phérophylles ("pherophylls") sont des feuilles ou des bractées soutendant une pousse axillaire ou une feuille (WEBERLING, 1989). Cette structure correspond partiellement aux préfeuilles ("prophylla") de certains auteurs (BELL, 1991).

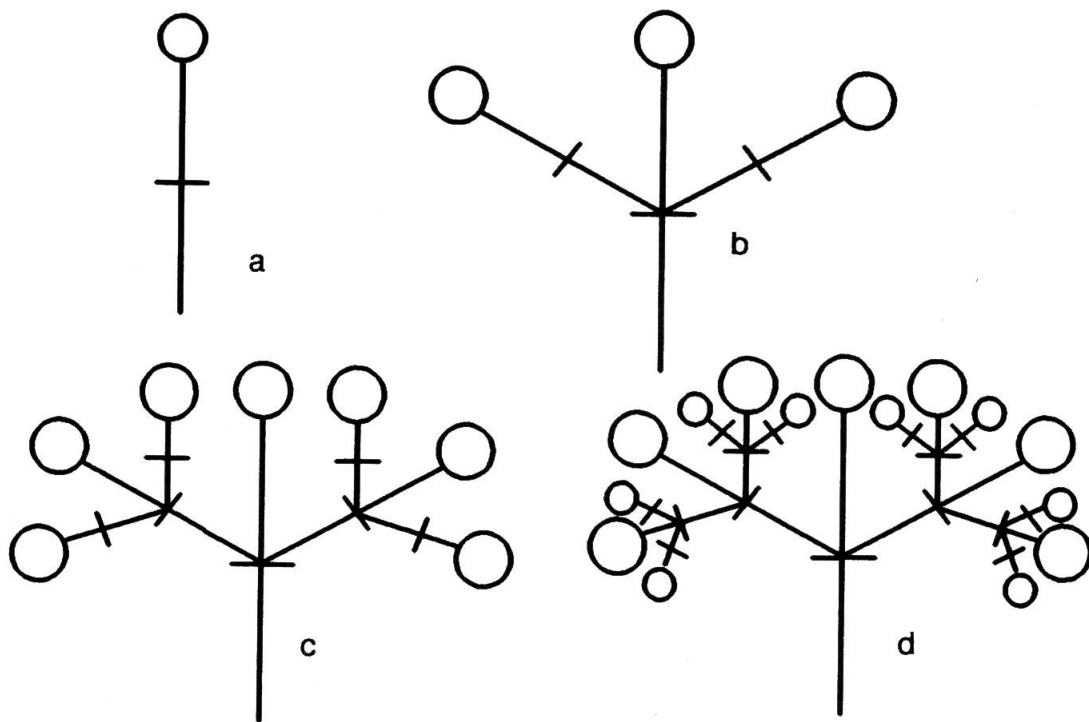
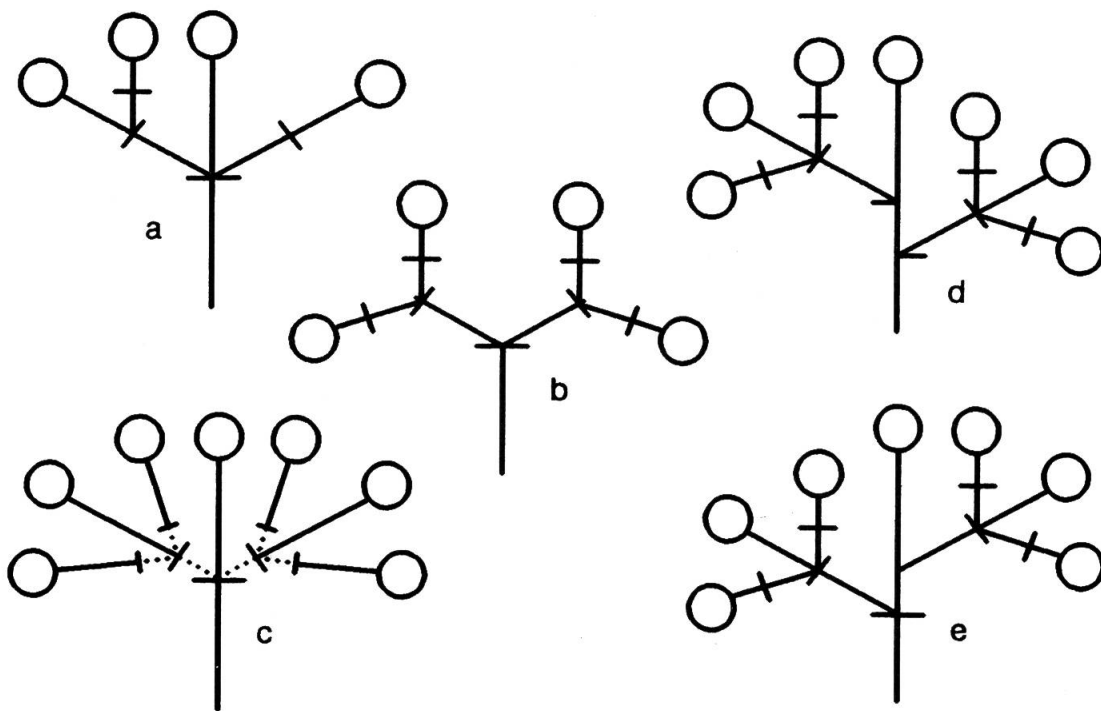


Fig. 3. — Enrichissement des cymes.
 a: cyme d'ordre 1; b: cyme d'ordre 2; c: cyme d'ordre 3; d: cyme d'ordre 4.

Fig. 4. — Modification de l'aspect des cymes. Explication dans le texte.



2.5. Position des inflorescences ou des unités de floraison sur la pousse saisonnière

D'une manière générale, les inflorescences ou les unités de floraison peuvent apparaître tout le long de la pousse saisonnière. Pourtant en fonction du type d'inflorescence, la tendance est plus marquée soit dans la partie proximale, soit dans la partie distale.

Les thyrses et thyrsoides se situent plutôt dans la partie distale de la pousse.

Les espèces qui ont uniquement des unités de floraison solitaires les portent aussi d'une manière générale sur la partie distale de la pousse.

Les thyrses proliférantes se situent dans la partie apicale de la pousse saisonnière, et les unités de floraison qu'elles portent se trouvent plutôt dans la partie proximale de cette thyrses proliférante.

3. Proposition de classification pratique du genre *Ilex* à partir des inflorescences

3.1. Groupe à inflorescences thyrsoides

Le premier groupe est formé par les espèces dont les inflorescences sont des thyrsoides. Le thyrsoïde est une thyrses déterminée. Le méristème terminal de la pousse principale est végétatif. C'est à l'aisselle des phéophylles généralement foliaires qu'on trouve des thyrsoides. Ces thyrsoides sont issus des méristèmes latéraux. Ceux-ci sont donc spécialisés dans la production florale.

Souvent les inflorescences n'apparaissent que sur des rameaux de deuxième année. Les pousses de l'année sont uniquement végétatives. Les méristèmes latéraux restent à l'état de bourgeon la première année pour ne se développer que dès la seconde.

Certaines espèces ne portent pas que des inflorescences déterminées. Il arrive assez souvent d'observer des thyrses parmi les thyrsoides. Mais la grande majorité des inflorescences est représentée par des thyrsoides. Cette possibilité est probablement l'expression de la transition entre ce groupe et le suivant.

3.1.1. *Thyrsoïdes hétérocladiques*

Nous avons réuni dans ce sous-groupe les thyrsoides munies de sub-thyrsoïdes, c'est-à-dire de thyrsoides se développant à l'aisselle de phéophylles situées à la base du thyrsoïde principal. On obtient alors une structure donnant l'impression d'avoir un "fascicule de thyrsoides". WEBER-LING (1989) nomme cette structure "diplothyrsoïde". On peut reconnaître deux arrangements:

3.1.1.1 *Diplothyrsoides à disposition alterne*

Dans ce sous-groupe, les pousses de renfort ont une phyllotaxie spiralée (fig. 5).

3.1.1.2 *Diplothyrsoides à disposition décussée*

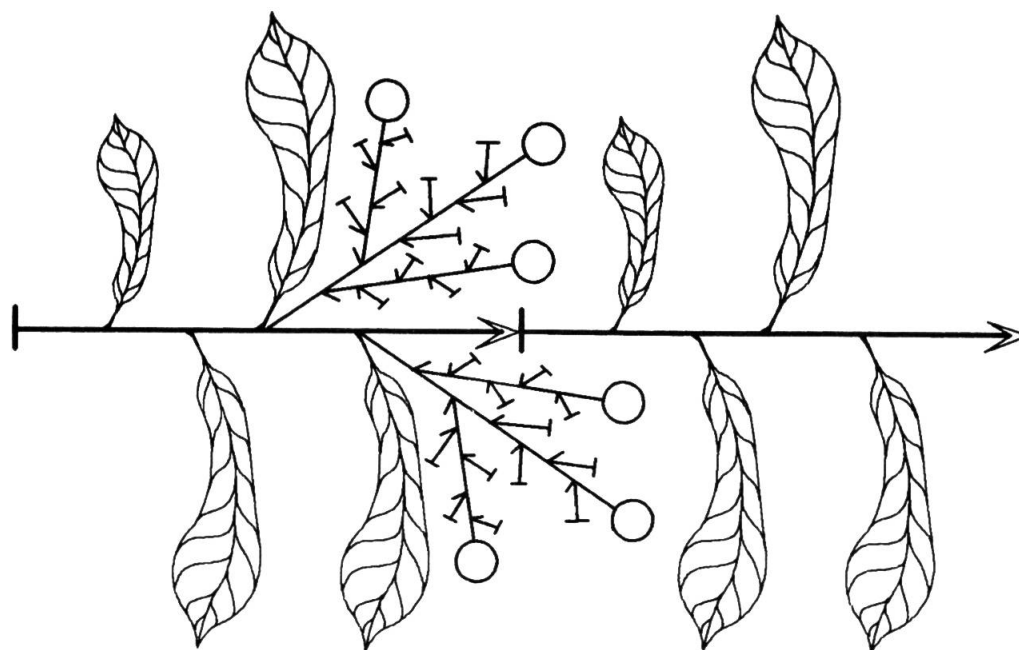
Les unités de floraison de renfort sont opposées et décussées (fig. 6).

3.1.2. *Thyrsoïdes homocladiques à disposition spiralée*

Les unités de floraison de renfort sont des dichasium. Le thyrsoïde est unique à l'aisselle d'une feuille (fig. 7).

3.1.3. *Pléiochasium*

Un cas particulier de thyrsoides homocladique est représenté par le pléiochasium (fig. 8). Une relative superacrotomie conduit au développement d'une structure apparentée au dichasium. En cela on pourrait l'apparenter à un thyrsoïde homocladique à disposition opposée. Pourtant, l'influence de l'unité de floraison principale n'empêche pas le développement d'une pousses de renfort supplémentaire. Cette pousse de renfort, un dichasium, a le même niveau d'enrichissement que les précédentes.



Légende des figures 5 à 13

- Axe principal avec méristème terminal
- — Axe latéral avec méristème latéral défini
Thyrsoïde
- ↗ Axe latéral avec méristème latéral indéfini
Thyrse
- ⊥ Axe des unités de floraison de renfort
Dichasium

Fig. 5. — Diplothyrsoïde à disposition alterne.
L'axe principal de l'inflorescence est le thyrsoïde principal, ceux qui sont issus d'un phéophylle de la base de cet axe sont des sub-thyrsoïdes.

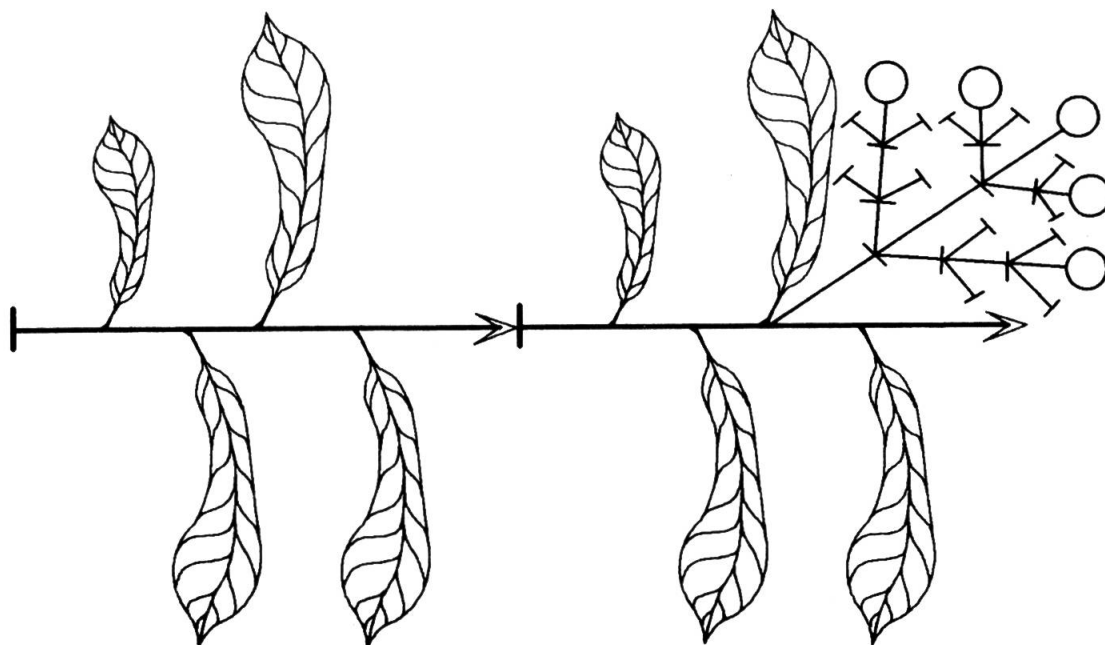
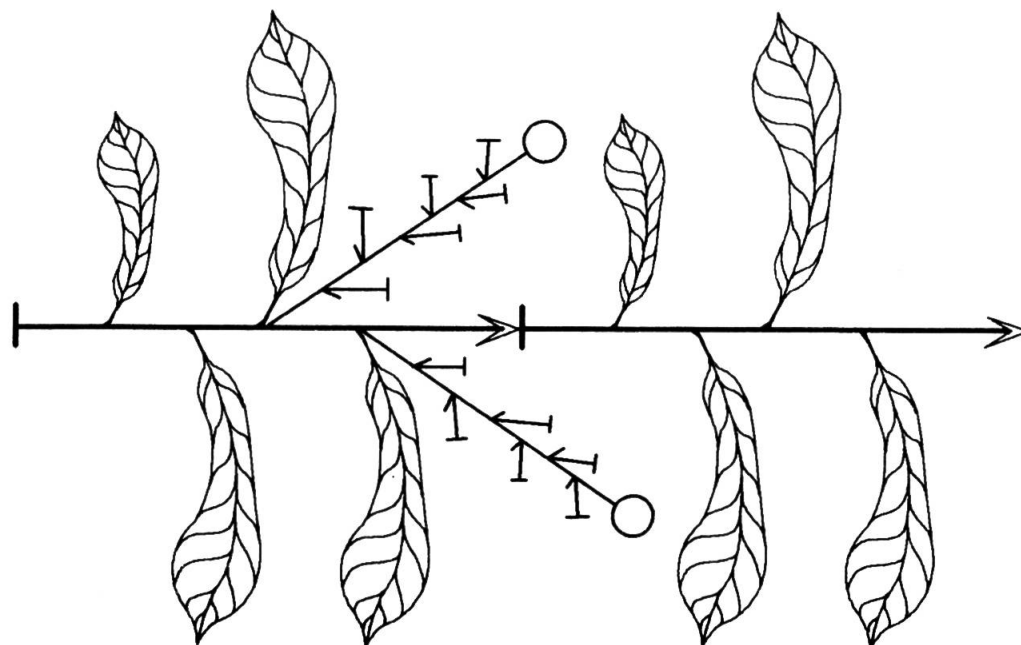


Fig. 6. — Diplothyrsoïde à disposition décussée.

Fig. 7. — Thyrsoïde homocladique à disposition spirales.



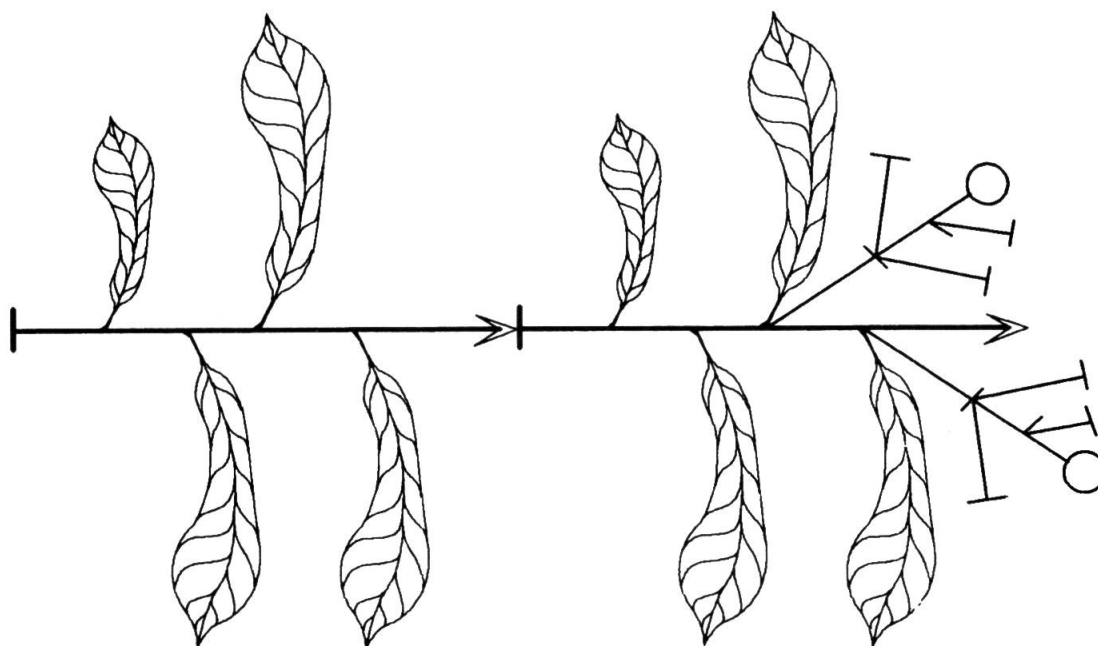


Fig. 8. — Pléiochasium.

3.1.4. *Thyrsoïdes homocladiques superacrotoniques (théorique)*

Ce cas, que nous considérons comme théorique pour le moment, verrait une superacrotonie de la fleur principale du méristème latéral. Cette pousse ne serait alors constituée que de dichasium (fig. 9). C'est par l'observation de la croissance des pousses et de l'architecture du rameau qu'on devrait pouvoir différencier ce cas de celui évoqué au chapitre 3.3. (dichasium solitaire à l'aisselle des feuilles). Mais cette observation est particulièrement difficile sur du matériel d'herbier généralement incomplet à cet égard. Il est d'autre part impossible à l'heure actuelle de reconnaître un dichasium issu d'un méristème latéral d'un dichasium issu de pousses de renfort. Pourtant nous avons défini théoriquement ces deux cas: le premier est un dichasium primaire, le second un dichasium secondaire.

C'est donc pour des raisons pratiques que nous avons préféré réunir ces deux cas "théoriques" relativement opposés dans le même groupe, en lui donnant un nom recouvrant ces deux situations.

3.2. Groupe à inflorescences en thyse

Le deuxième groupe, probablement le plus important en nombre d'espèces, est formé par celles dont les inflorescences sont des thyrses. Nous pensons que le méristème apical des thyrsoïdes (méristème latéral) du groupe précédent se transforme non pas en fleur, mais en bractées (le méristème apical, spécialisé dans la production florifère, reprendrait une fonction végétative).

Lorsque l'axe du méristème latéral reste court, ces thyrses contractées ressemblent à des "fascicules de cymes". Dans ce cas, le niveau d'enrichissement des cymes est le même pour presque toutes les unités de floraison de renfort de l'axe. Il semble que nous obtenions une sorte "d'homogénéisation" de celles-ci. Ceci pourrait être attribué à la proximité des unités qui subiraient une influence identique.

Nous avons reconnu deux types de croissances dans ce groupe.

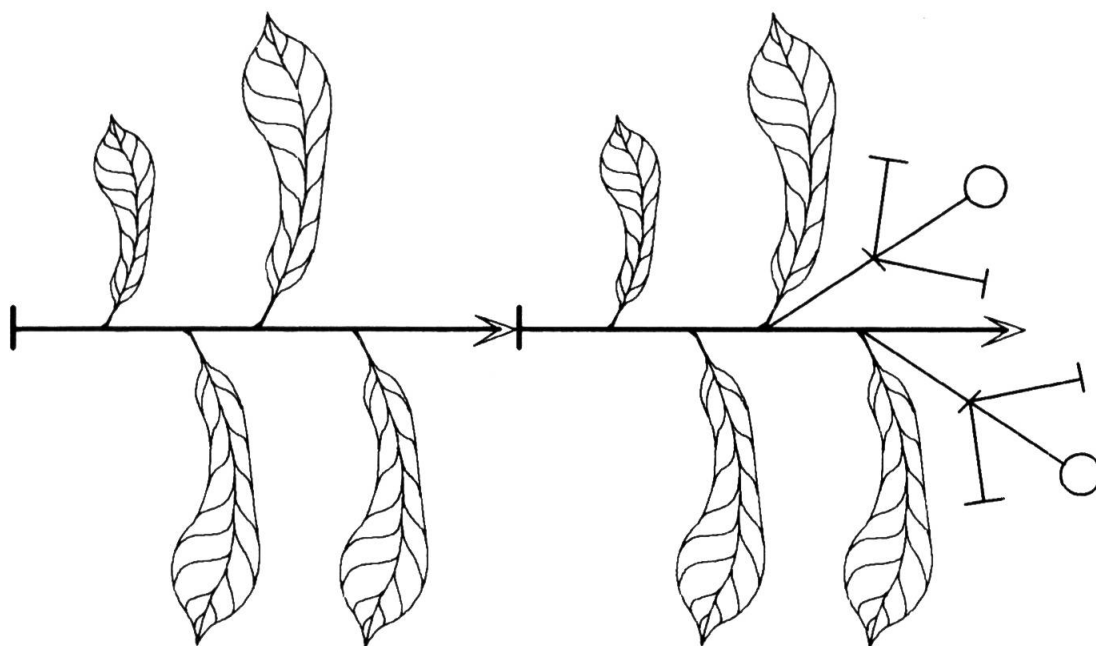


Fig. 9. — Dichasium primaire.

3.2.1 *Thyrse non proliférantes*

Dans ce premier sous-groupe, le méristème terminal poursuit son développement année après année et contrôle fortement le développement des méristèmes latéraux. Les méristèmes latéraux sont spécialisés dans une production uniquement florifère. Les bractées terminales des thyrses restent petites (fig. 10).

L'axe principal de ces thyrses (méristème latéral) est généralement court, voire très court.

Le cas le plus courant est celui représenté dans la figure 10: les axes issus de méristèmes latéraux sont très courts, donnant l'impression d'avoir des fascicules de cymes. Bien que nous ayons observé des cas où des pousses saisonnières étaient uniquement végétatives, nous pensons que la production des axes latéraux peut aussi se faire la même saison que les axes qui les portent.

3.2.2. *Thyrses proliférantes*

Dans ce deuxième sous-groupe, le méristème terminal contrôle moins fortement les méristèmes latéraux près de l'apex. Il peut être alors relayé par un ou plusieurs méristèmes latéraux. Ces méristèmes latéraux, florifères dans un premier temps, vont subir une "prolifération tardive" (WEBERLING, 1989). L'axe principal au sommet de la thyrses va poursuivre son allongement d'une manière végétative, postérieurement à la floraison. L'unité de floraison principale disparaît en quelque sorte, mais les unités de floraisons de renfort se développent normalement. Ce rameau aura une fonction mixte successive: florifère dans un premier temps, il deviendra végétatif plus tard. Sur cette pousse très allongée, les unités de floraison de renfort sont généralement réunies dans la partie proximale de la pousse. Elles se développent à partir de bourgeons axillaires aux phérophylles, celles-ci généralement sous forme de bractées. Cette disposition nous donne l'impression d'avoir sur la même plante des fleurs solitaires sur les rameaux terminaux issus de la partie distale de la pousse de l'année précédente et des thyrses dans la médiane.

Nous ne savons pas si le méristème principal (responsable de l'axe végétatif) avorte systématiquement (fig. 11) ou s'il poursuit son développement simultanément (dessin fig. 12).

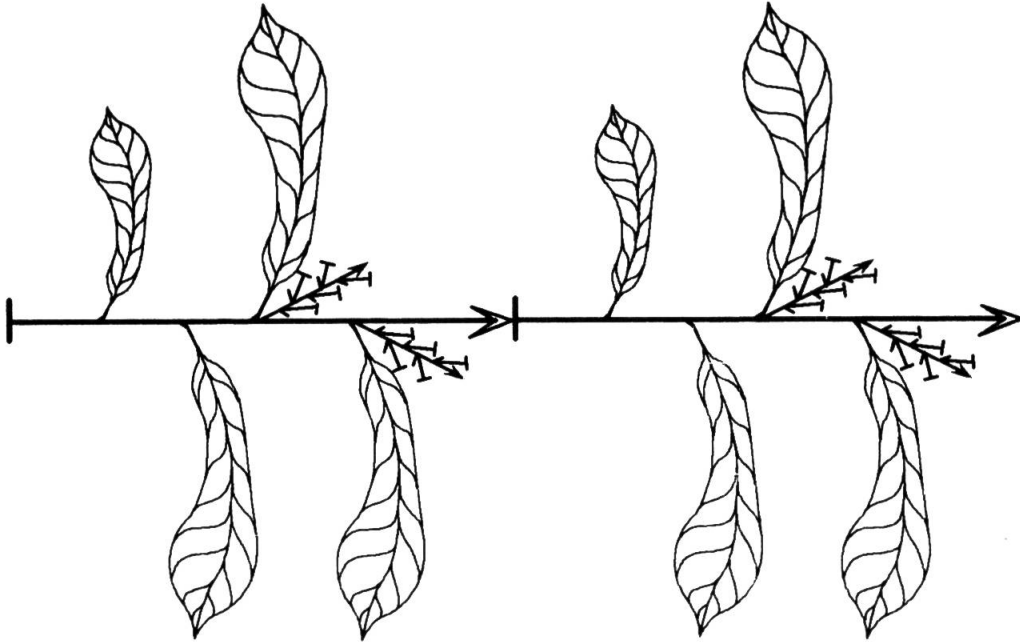
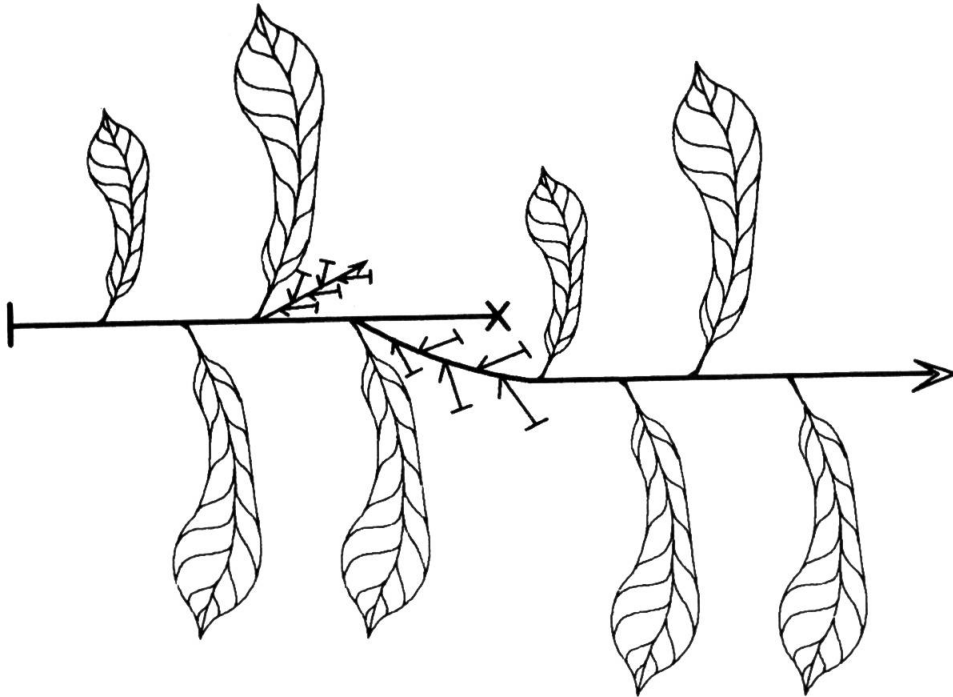


Fig. 10. — Thyrse dont l'axe principal ne s'allonge presque pas. Les dichasium semblent être réunis en fascicules.

Fig. 11. — Thyrse proche de l'apex proliférante. Le méristème terminal meurt.



Ces deux types de croissance ont une influence sur l'architecture des rameaux: le premier nous donne des rameaux relativement droits, avec peu de bifurcations. Le second donne des rameaux plus digités ou en baïonnettes. Chaque pousse saisonnière donne naissance à une ou plusieurs pousses, réunies au sommet de la pousse de l'année précédente.

Si l'allongement du méristème terminal, des méristèmes latéraux et des pousses de renfort semble être contemporain, la floraison ne se fait pas obligatoirement en même temps que cet allongement. Nous manquons d'observations sur le terrain à ce sujet. Mais il semble toutefois que certaines espèces se comportent comme *I. aquifolium* (européen), que nous avons pu observer in vivo tout au long de l'année. Pour cet exemple, le méristème terminal s'allonge en préparant des thyrses en bouton à l'aisselle de ses feuilles pendant la première année. Ces thyrses sont très courtes, donnant l'impression d'avoir des "fascicules de cymes". Puis la seconde année, les fleurs éclosent juste après l'hiver, pendant que le méristème terminal et les latéraux s'allongent à nouveau. Parfois certaines thyrses en floraison, proches de l'apex de la pousse, deviennent aussi proliférantes et s'allongent en même temps.

3.3. Groupe à dichasium solitaires à l'aisselle des feuilles ("fleurs solitaires")

Comme nous l'expliquons au chapitre 3.1.4., nous avons regroupé ici deux situations théoriques. La première a été décrite précédemment, l'autre l'est ici.

En effet certaines espèces ne semblent développer que des thyrses proliférantes. Le méristème terminal ne contrôle plus les méristèmes latéraux. Ceux-ci ne sont plus spécialisés dans la production florale, mais deviennent uniquement végétatifs. L'unité de floraison principale disparaît, les phérophylles sont tous foliacés, mais les unités de floraison de renfort se développent normalement. La fleur principale des pousses de renfort exerce une superacrotomie, ne permettant le développement que de dichasium. On a alors l'impression de n'avoir que des dichasium solitaires ("fleurs solitaires" chez LOESENER, 1901, 1908, 1942) à l'aisselle des feuilles. Il nous semble que dans ce cas, la répartition des unités de floraison de renfort se fasse plutôt dans la partie distale de la pousse, généralement à l'aisselle de feuilles bien développées (fig. 13).

La floraison est au moins contemporaine à la maturation des feuilles, voire postérieure.

Il faut remarquer que lorsque l'axe principal s'allonge et que les phérophylles donnent toutes des feuilles bien formées, les unités de floraison de renfort ont plus ou moins toutes le même niveau d'enrichissement les uns par rapport aux autres. Une homogénéisation se produit comme pour les "fascicules" (thyrses contractées).

4. Prospective évolutionniste

La tendance évolutive des inflorescences d'*Ilex* est capitale pour la compréhension de la classification du genre. Notre classification s'explique par une évolution logique des éléments les uns par rapport aux autres et surtout par l'influence des méristèmes les uns sur les autres.

La succession des types d'inflorescence à l'intérieur du genre *Ilex* est donnée dans la figure 2.

Le panicule est généralement la structure considérée comme primitive (SELL, 1976; WEBERLING, 1989). Il n'existe pas en temps que tel chez les *Ilex*. Mais nous considérons que le thyrsoïde hétérocladique (diplothyrsoïde) à disposition spiralée en dérive. Une pousse de l'année se développe végétativement. A l'aisselle des feuilles, les bourgeons axillaires donnent naissance à ce type de thyrsoïde. Deux possibilités d'évolution s'ensuivent: les sub-thyrsoïdes s'organisent et deviennent décussés (diplothyrsoïde à arrangement décussé), ou alors ils disparaissent par le fait que la capacité florale du méristème latéral dans son ensemble diminue (thyrsoïde homocladique). Dès ce moment les pousses de renfort prennent une structure qui sera la même dans tous les groupes. La fleur principale de ces pousses de renfort exerce une forte dominance. La pousse de renfort ne peut s'enrichir que par des pousses de renfort axillées à ses deux préfeuilles. Toutes les pousses de renfort sont des dichasium.

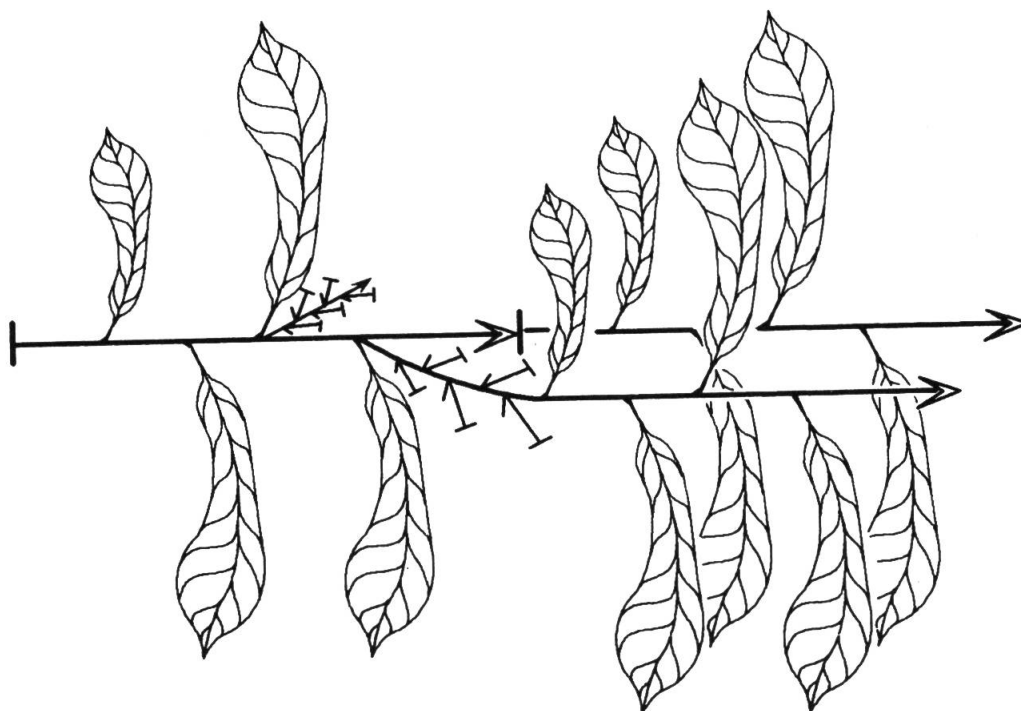
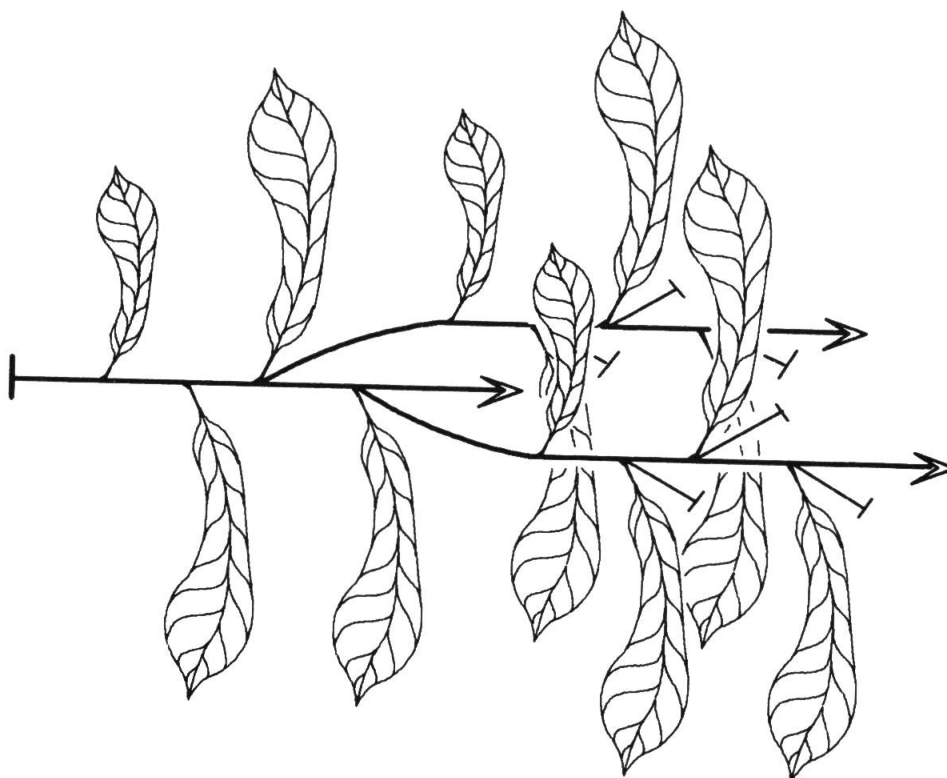


Fig. 12. — Thyrses proche de l'apex proliférante. Le méristème terminal poursuit son développement.

Fig. 13. — Dichasium solitaires à l'aisselle des feuilles. Les dichasium sont dits "secondaires".



Deux voies s'offrent alors: dans la première l'unité de floraison principale continue à exercer une domination de plus en plus forte. Le nombre de pousses de renfort diminue. A trois, on obtient le pléiochasium, à deux un dichasium.

Dans la seconde voie, la fleur terminale issue directement du méristème latéral ne se développe pas. L'axe se termine par quelques bractées qui protègent un bourgeon végétatif. On obtient une thyse. Chez certaines espèces, le développement ne se poursuit pas durant la saison, mais chez d'autres, ce nouveau méristème végétatif poursuit son développement en produisant un axe bien feuillé. Dans ce cas, le développement des méristèmes latéraux est acrotonique par rapport au méristème terminal. Ce sont les méristèmes proches de l'apex qui subissent cette prolifération.

Enfin le développement du méristème latéral ne se fait plus que végétativement, les pousses de renfort (toujours des dichasium) naissent à l'aisselle de feuilles bien développées. Ce cas est pour l'instant bien difficile à séparer du groupe dans lequel la fleur principale devient fortement dominante, jusqu'à ne permettre que le développement de deux pousses de renfort. L'aspect de l'inflorescence est alors dans les deux cas un dichasium. Ce n'est pour l'instant que par l'architecture des rameaux qu'on devrait pouvoir théoriquement les séparer. Les premières espèces ont une architecture où les pousses se succèdent d'une manière plus ou moins rectiligne, avec de temps en temps un développement latéral. Les secondes ont un développement plus éclaté: la fin de chaque pousse donne un relativement grand nombre de nouvelles pousses latérales. L'aspect général ressemble à une succession d'ombelles. Mais cette information est souvent manquante sur du matériel d'herbier. C'est pourquoi nous n'avons pas cherché à les séparer pour l'instant.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier le Prof. Dr F. Weberling pour ses informations qui ont largement contribué à la conception de cette théorie sur les inflorescences d'*Ilex*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BELL, A. D. (1991). *Plant Form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford University Press, New York.
- HALLE, F., R. A. A. OLDEMAN & P. B. TOMLINSON (1978). *Tropical Trees and Forests. An Architectural Analysis*. Springer Verlag, Berlin. 441 pp.
- HU, S. (1949-1950). The genus *Ilex* in China I-V. *J. Arnold Arbor.* 30: 233-344, 348-387; 31: 39-80, 214-240, 241-263.
- LOESENER, TH. (1901). Monographia Aquifoliacearum I. *Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. German Nat. Cur.* 78. Halle.
- LOESENER, TH. (1908). Monographia Aquifoliacearum II. *Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. German Nat. Cur.* 89(1). Halle.
- LOESENER, TH. (1942). Aquifoliaceae. In: ENGLER, A. & K. PRANTL, *Nat. Pflanzen-Fam.*, Aufl. 2., 20b: 36-86.
- SELL, Y. (1976). Tendances évolutives parmi les complexes inflorescentiels. *Rev. Gén. Bot.* 83: 247-267.
- TROLL, W. (1950-1975). Kommission für biologische Forschung. *Akad. Wiss. Lit. Mainz, Jb.* 1959: 112-131 (1960).
- TROLL, W. (1964). *Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*. Vol. I, Jena.
- WEBERLING, F. (1989). *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 405 pp.