

Anatomie florale de *Maripa* (Convolvulaceae-Erycibeae)

Thierry DEROIN

Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, F-75005 Paris, France.
deroin@mnhn.fr

RÉSUMÉ

L'anatomie florale de *Maripa axilliflora* et *M. violacea* a été étudiée, afin de compléter nos connaissances sur la structure florale des Erycibeae, tribu située à la base des Convolvulaceae, ainsi que de retracer l'évolution de leur gynécée, en utilisant le cadre ontogénétique précédemment défini dans les Ipomoeae s.l. Plusieurs parallèles peuvent être établis avec les Solanaceae les plus primitives, surtout dans les Cestreae, tant en ce qui concerne l'histologie que la vascularisation du réceptacle. Les anthères sont cependant dépourvues de placentoïdes, mais en revanche des amas d'oxalate de calcium sont reconnus au niveau des stomiums, pour la première fois dans les Convolvulacées. Le gynécée conserve certains caractères ancestraux rappelant *Humbertia*, tels que le maintien d'un soubassement placentaire important ou encore un disque nectarifère inclus dans la paroi ovarienne. Le septum apical manque chez *M. axilliflora*, mais existe chez *M. violacea*. L'accélération évolutive du gynécée des Erycibeae est suggérée à la fois par la vascularisation et même par la morphologie externe de l'ovaire. Elle se combine aux tendances particulières de la tribu, à savoir l'effacement du style et de la cloison, et le grand développement du stigmate.

MOTS-CLÉS

Maripa,
Convolvulaceae,
Solanales,
évolution,
gynécée,
oxalate de calcium,
vascularisation florale.

ABSTRACT

Flora anatomy in Maripa (Convolvulaceae - Erycibeae).

Floral anatomy was studied in two *Maripa* species (*M. axilliflora* and *M. violacea*) to complete our knowledge of flower morphology in Erycibeae, a basal tribe in Convolvulaceae, and to assess gynoecial evolution within an ontogenetical framework previously defined in Ipomoeae s.l. Several parallels can be established with primitive Solanaceae, especially Cestreae, both in pedicel and stamen histology and in receptacle vasculature. The anthers lack, placentoids whereas, the presence of oxalate packages at the level of the stomium is reported for the first time in Convolvulaceae. The gynoecium retains some archaic characters reminiscent of *Humbertia*, such as a well-

KEY WORDS

Maripa,
 Convolvulaceae,
 Solanales,
 evolution,
 gynoeceum,
 oxalate packages,
 floral vascularisation.

developed placental pedestal, and a nectariferous disk wholly embedded in the ovary wall. An apical septum is lacking in *M. axilliflora* but is present in *M. violacea*. Evolutionary gynoecial acceleration may be suggested both in vasculature and in ovarian outline, combined with a trend specific to the tribe towards the loss of a style, enlargement of the stigma, and disappearance of the septum.

Lors d'une précédente étude du genre malgache *Humbertia* (DEROIN 1992) nous avons souligné, outre le syndrome de caractères primitifs présenté par ce taxon — corroboré par les premiers résultats de l'analyse moléculaire (S. STEFANOVIC, Seattle, comm. pers.) —, l'intérêt d'un élargissement des recherches aux genres voisins de la tribu des Erycibeae, qui apparaissait comme basale dans la phylogénie des Convolvulaceae. Trois ans plus tard, la description d'un nouvel *Erycibe* du Viêt Nam (DEROIN & FALAISE 1995) confirmait la présence, au moins dans le gynécée de ce genre, d'un ensemble de caractères manifestement dérivés, tels que la 4-ovulie, ainsi que l'absence simultanée de style, de cloison et de soubassement placentaire. Un seul caractère ancestral semblait persister : l'inclusion du disque nectarifère dans la paroi ovarienne à l'anthèse.

Afin de mieux comprendre la diversité morphologique de cette tribu, on était donc conduit à analyser l'anatomie florale d'un genre intermédiaire, à savoir *Maripa* Aubl., taxon américain croissant de Belize à la Bolivie, très présent dans le bassin amazonien, et pour lequel nous avons pu trouver un matériel bien conservé dans l'Herbier de Paris. Entre-temps, une première approche de la phylogénie du gynécée des Ipomoeae s.l. avait été effectuée (DEROIN 1999), elle nous a fourni un cadre interprétatif précieux pour repérer les parallélismes et les divergences avec les Erycibeae.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les recherches ont été menées sur du matériel sec de l'Herbier de Paris (P) : *Maripa* (subg. *Ripama* D.F. Austin) *axilliflora* Mart. ex Meisn. :

Barrier 502, Pérou, Amazonie du Nord-Ouest, Dep. Loreto, rio Yubineto, affluent du rio Putumayo, 3 boutons floraux tout proches de l'anthèse, 1 nov. 1978. — *Maripa* (subg. *Maripa*) *violacea* Aubl. : *Lescure 641*, Guyane française, route de St. Laurent à Mana, 3 fleurs en début d'anthèse, 11 avril 1977.

Ces échantillons ont été restaurés par de l'ammoniaque à 10 %, maintenue à 60°C, puis rincés à l'eau courante et postfixés par le F.A.A. Une fleur de chaque espèce a été déshydratée par le butanol et incluse dans la paraffine siliconée « Histomed » (Pf = 60°C), selon le procédé standard (GERLACH 1984), puis sectionnées en série à 12 µm d'épaisseur et colorées par le Bleu Astra à 0,5 % et la Fuchsine de Ziehl à 10 %. Les préparations sont montées dans l'Eukitt après déshydratation par l'acétone. Elles sont conservées au Laboratoire de Phanérogamie, dans la collection de l'auteur, respectivement sous les n^{os} 121 et 75. Les autres boutons floraux ont été coupés longitudinalement et éclaircis par le chlorallactophénole salicylé (LANGERON 1942), afin de préciser leur organisation vasculaire et la morphologie du gynécée. Ce traitement avait été préalablement appliqué au matériel de comparaison (*Humbertia*, *Erycibe*). Les clichés ont été pris sur un photomicroscope Zeiss, avec un filtre polaroïd orangé et en utilisant un film Ilford Pan F Plus (50 ASA). La lumière polarisée a été utilisée pour repérer aisément les structures cristallines.

OBSERVATIONS

Vascularisation du réceptacle

Le pédicelle floral des deux espèces (Figs. 1A, 2A) présente une organisation très voisine en section transversale : un épiderme papilleux, dédou-

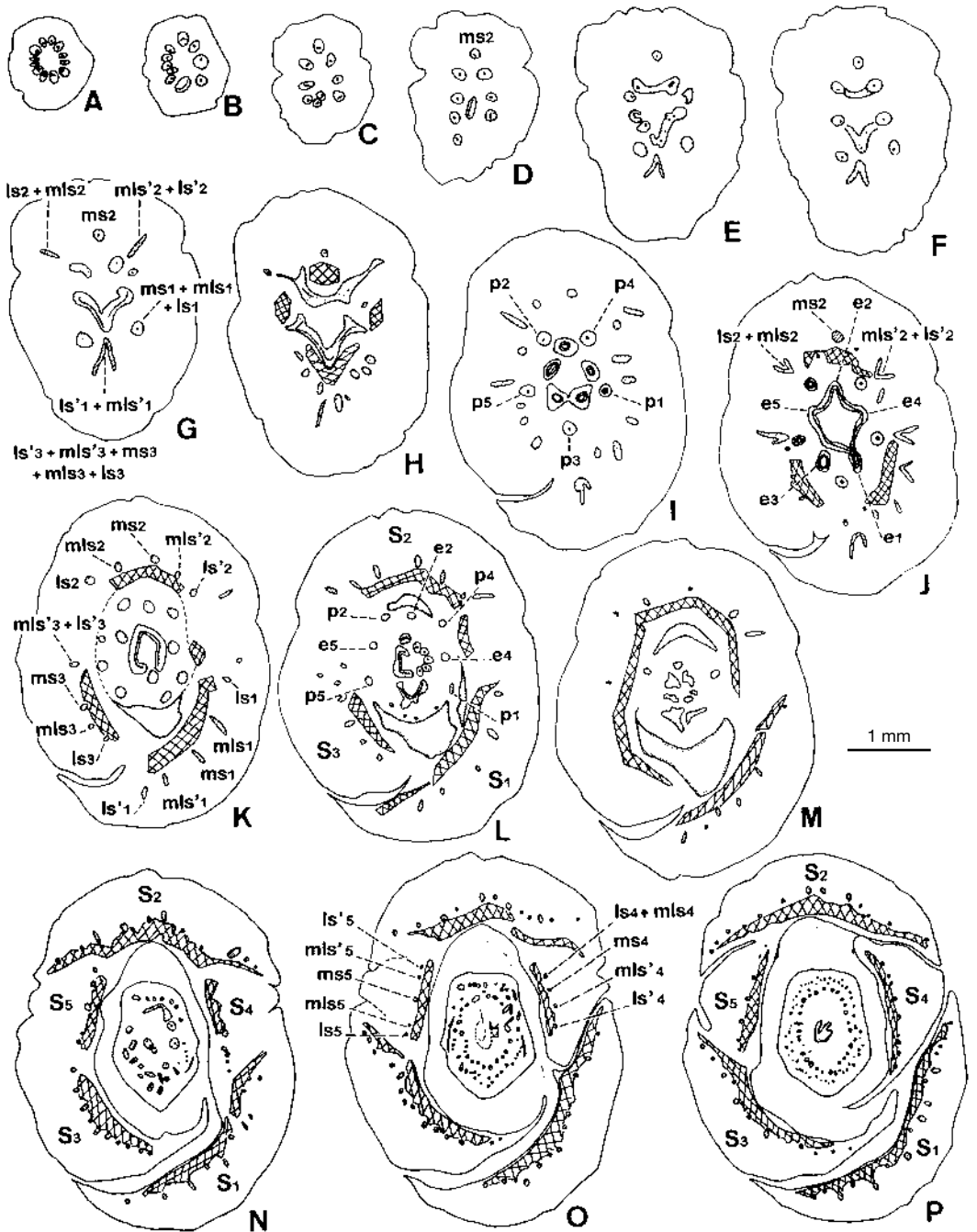


Fig. 1. — *Maripa axilliflora*, vascularisation du réceptacle : **A-C**, pédicelle floral ; **D-L**, vascularisation du périanthe et de l'androécée ; **M-P**, vascularisation du disque ovarien. Abréviations : e = faisceau staminal ; ls = faisceau latéral sépalair ; mls = médiolatéral sépalair ; ms = médian sépalair ; p = faisceau pétaleur ; S₁, S₂ = sépales externes ; S₃ = sépale intermédiaire ; S₄, S₅ = sépales internes. Sclérenchyme figuré en croisillons. Corolle non conservée dans la série M-P.

blé par places chez *M. axilliflora*, portant des poils unicellulaires sclérifiés réunis en bouquets ; un hypoderme de même hauteur que l'épiderme chez *M. axilliflora*, et renfermant des cristaux d'oxalate de calcium en oursins, deux fois plus épais et sans cristaux chez *M. violacea* ; un parenchyme cortical méatifère (8-9 assises cellulaires chez *M. axilliflora*, 10-13 assises chez *M. violacea*), incluant des cellules sécrétrices en périphérie externe ; 2-3 assises de cellules endodermiques collenchymateuses ; une dictyostèle à 10-12 faisceaux, amphiphloïques chez *M. axilliflora*, collatéraux à phloème interne chez *M. violacea* ; enfin un parenchyme médullaire renfermant également des cellules sécrétrices.

Le calice est irrigué conformément au schéma phyllotaxique (Fig. 1B-N), mais selon deux modalités : chez *M. axilliflora* (Fig. 1G) les sépales externes sont alimentés par 2 ou 3 traces et les plus internes (S_3 , S_4 et S_5) par une trace unique ; chez *M. violacea* les sépales possèdent 2 à 4 traces (Fig. 7B). Les sépales sont donc fondamentalement irrigués par 5 traces diversement fusionnées, mais demeurent vasculairement indépendants, car on n'y observe aucune fusion de faisceaux latéraux.

Les traces pétales et staminales (p et e) sont uniques et s'insèrent sur deux couronnes successives, bien séparées de la vascularisation du gynécée (Figs. 1I, J, 5A).

Histologie et nervation du périanthe

Dans les deux espèces, les sépales présentent en section deux zones distinctes (Fig. 2B), l'interne constituée de petites cellules polygonales à parois minces sclérifiées ; l'externe d'épaisseur triple formée de grandes cellules parenchymateuses arrondies, incluant quelques cellules sécrétrices comme chez *Humbertia* (DEROIN 1992), les faisceaux phloéoxylémiens se répartissent sur la face interne de la zone parenchymateuse. Cette dernière ne renferme en revanche aucune vascularisation accessoire. L'épiderme papilleux, fortement cutinisé, porte des poils simples à l'extérieur et est doublé par une strate de cellules hypodermiques arrondies, renfermant parfois quelques cristaux d'oxalate de calcium en oursins chez *M. axilliflora*.

La corolle est apparemment glabre et formée d'un parenchyme méatifère homogène. Tous les faisceaux y sont amphiphloïques et de structure atypique : les médians pétales présentent souvent une section cordiforme (Fig. 6A) et un xylème mésarche ; les faisceaux staminiaux (Fig. 6B) constituent des pseudostèles étirées tangentiellement. La gamopétalie n'implique ici aucune soudure de faisceaux pétales latéraux adjacents, mais est complétée par la fusion des bases staminales (Fig. 5B), comme il est probable dans toutes les Convolvulaceae.

Histologie de l'anthere (Fig. 8)

L'anthere, introrse, montre bien des similitudes avec celle de *Humbertia* (Fig. 8A) : à la base des loges, on observe un connectif très épais, une assise mécanique continue sur la face interne et interrompue sur la face externe, une assise tapétale continue à l'anthere, un faisceau staminal amphiphloïque étiré en bandelette. Les deux espèces de *Maripa* en diffèrent par leur épiderme continu sur les deux faces, la réduction du tissu fibreux et le développement de l'appareil sécréteur. *Maripa axilliflora* (Fig. 8B) est remarquable par son épiderme très papilleux, la grosseur des cellules sécrétrices, que l'on retrouve jusque dans l'hypoderme, la présence de très rares cellules à oxalate dans le connectif, le faisceau staminal à structure non pseudostélique, enfin la réflexion des assises mécaniques permettant une présentation secondaire du pollen sur les surfaces papilleuses. Des efflorescences d'oxalate de calcium en oursins sont présentes au niveau des stomiums des deux espèces (Fig. 2C), et paraissent beaucoup plus étendues chez *M. violacea*. Les cristaux formés dans les cellules épidermiques sont libérés par la désagrégation de celles-ci.

Vascularisation et histologie carpellaire (Figs. 1-6)

La base du gynécée des deux espèces présente une structure générale similaire, avec :

— une région périphérique à caractère nectarifère, irriguée par des branches émises par les faisceaux pétales, et surtout staminiaux et carpellaires (Fig. 2D, vn), et dont les ultimes ramifi-

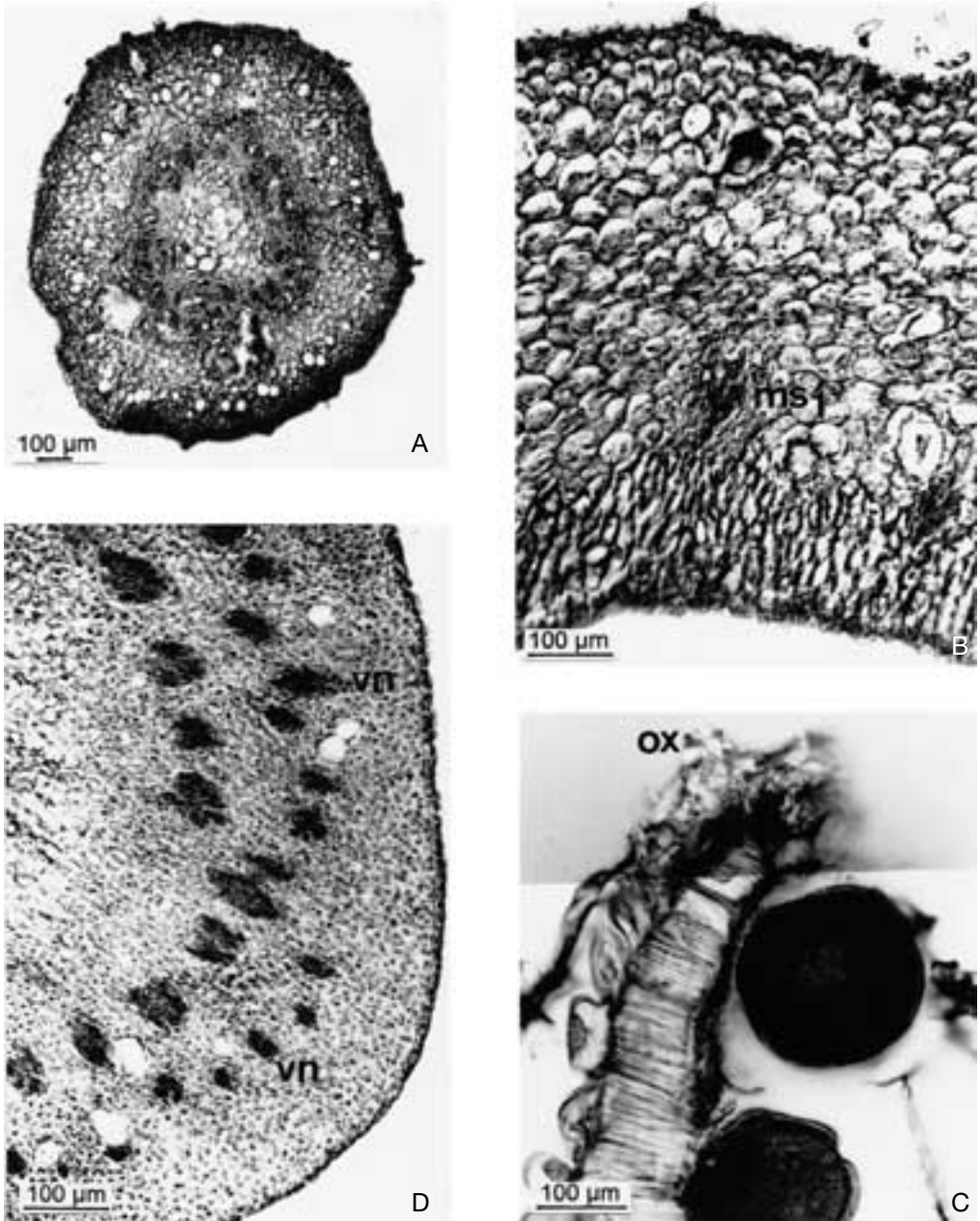


Fig. 2. — *Maripa axilliflora* : **A**, pédicelle floral en section transversale ; **B**, sépale S_1 au niveau de ms_1 ; **C**, détail du stomium ; **D**, détail de la vascularisation du disque ovarien. Abréviations : ox = cristaux d'oxalate de calcium ; vn = vascularisation nectarienne.

cations (vp) peuvent être encore reconnues dans la paroi carpellaire, au sommet des loges ovariennes (Figs. 3J, 5F) ;

— une région centrale dont la vascularisation résulte du remaniement d'une stèle 5-mère en une stèle 2-mère. Après le départ des traces staminales,

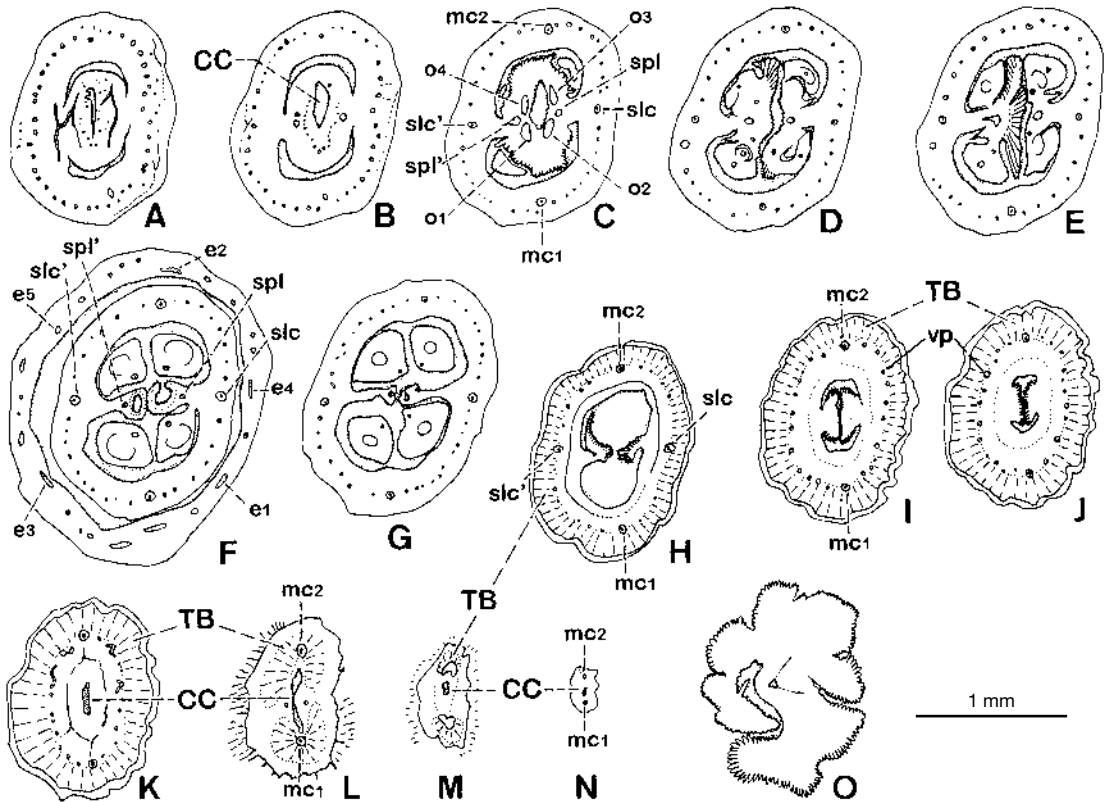


Fig. 3. — *Maripa axilliflora*, vascularisation du gynécée : A-G, région ovarienne ; H-N, région styloïde ; O, stigmate. Abréviations : CC = canal conducteur ; mc = faisceau médian carpellaire ; o = faisceau ovulaire ; slc = synlatéral carpellaire ; spl = faisceau synplacentaire ; TB = tissu bulleux.

le sommet de la stèle se fragmente en une couronne de faisceaux (une trentaine chez *M. axilliflora*, Fig. 1P), laquelle se dédouble sous les loges en deux cycles : l'externe formé des faisceaux carpellaires médians (mc_1 et mc_2) et des faisceaux latéraux, fusionnés chez *M. axilliflora* (Fig. 3C : slc, slc'), distincts chez *M. violacea* (Fig. 5C : lc_2 , lc'_2 et lc_1) ; le cycle interne est quant à lui composé de 2 arcs, correspondant à des faisceaux synplacentaires (Figs. 3C, 5B : spl, spl'), irriguant par leur ramification les 4 ovules anatropes dressés, insérés sur un placenta massif et papilleux, conférant à la base des loges un contour en croissant mince. On remarquera chez *M. axilliflora* le grand développement du canal conducteur CC jusque dans le placenta (Fig. 3B), ainsi que le prolongement des synplacentaires bien au-dessus de l'insertion des ovules (Fig. 3F).

La paroi carpellaire montre une zonation histologique nette, très accusée chez *M. axilliflora* (Fig. 4B,D). Le parenchyme interne est constitué de cellules en strates plus ou moins tangentielles (env. 5 chez *M. axilliflora*, env. 10 chez *M. violacea*). Le parenchyme externe, 3 à 4 fois plus large, est formé de cellules isodiamétriques et renferme les faisceaux phloéoxylémiens au milieu (*M. axilliflora*) ou au tiers inférieur de son épaisseur (*M. violacea*). On notera que les cellules sécrétrices ne se disposent qu'à l'extérieur du cercle vasculaire, et deviennent quasiment contiguës à la base du style, formant alors un tissu « bulleux » (Fig. 4D), figuré en tiretés sur nos schémas (Fig. 3H-M). A ce même niveau, l'hypoderme est particulièrement distinct, l'épiderme externe étant d'épaisseur double de celle de l'épiderme interne.

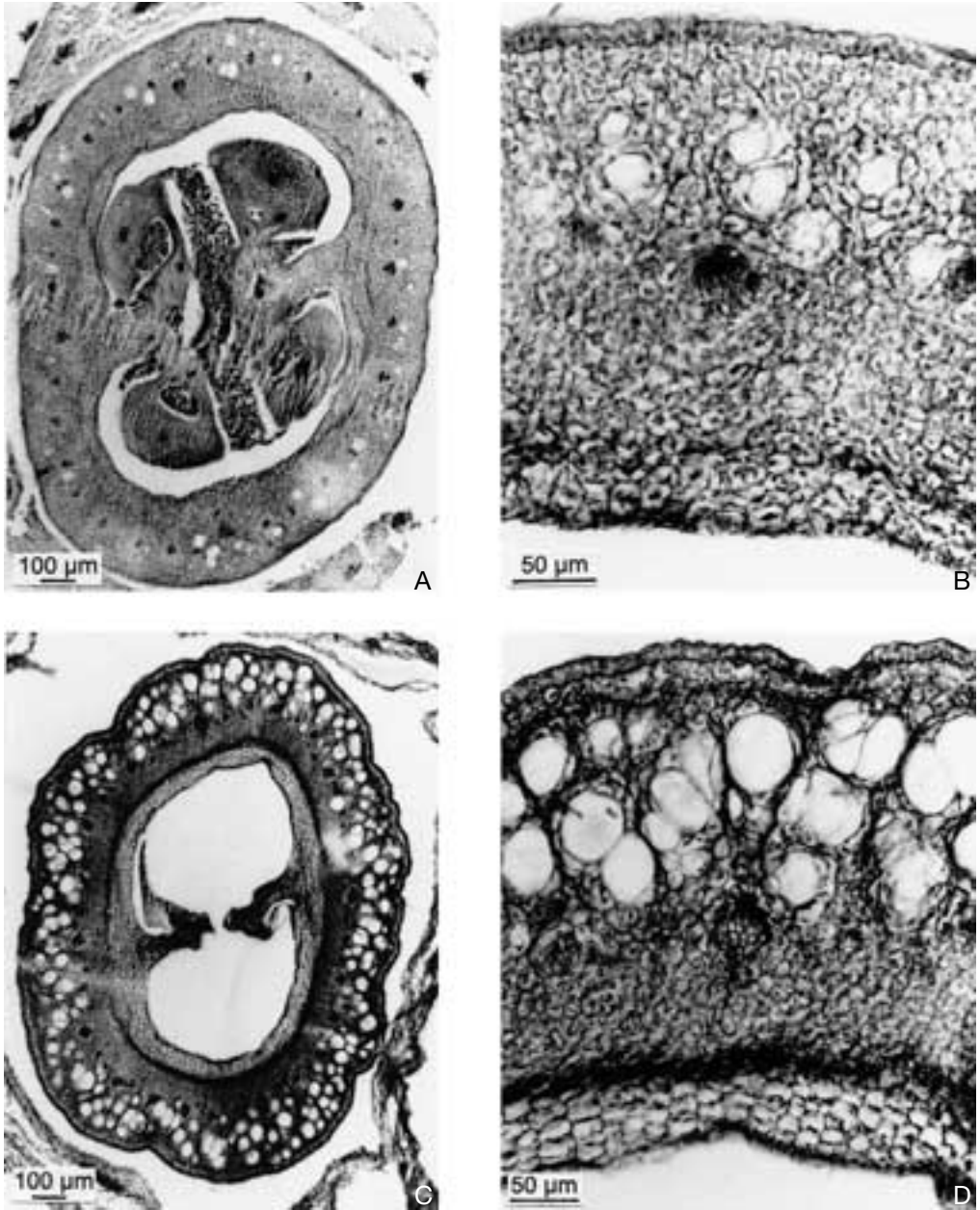


Fig. 4. — *Maripa axilliflora*, histologie du gynécée : **A**, ovaire en section transversale (cf. Fig. 3D) ; **B**, paroi ovarienne à ce niveau ; **C**, base du style (cf. Fig. 3H) ; **D**, paroi styloaire au même niveau.

Le cloisonnement de la région ovarienne est en revanche différent dans les deux espèces.

Chez *Maripa axilliflora*, le canal conducteur perforant le placenta massif s'ouvre vers les loges

dans la région d'insertion des ovules (Fig. 3D). La cloison se ressoude plus haut de façon lâche, en reformant deux petits canaux conducteurs (Fig. 3F), lesquels s'ouvrent à nouveau

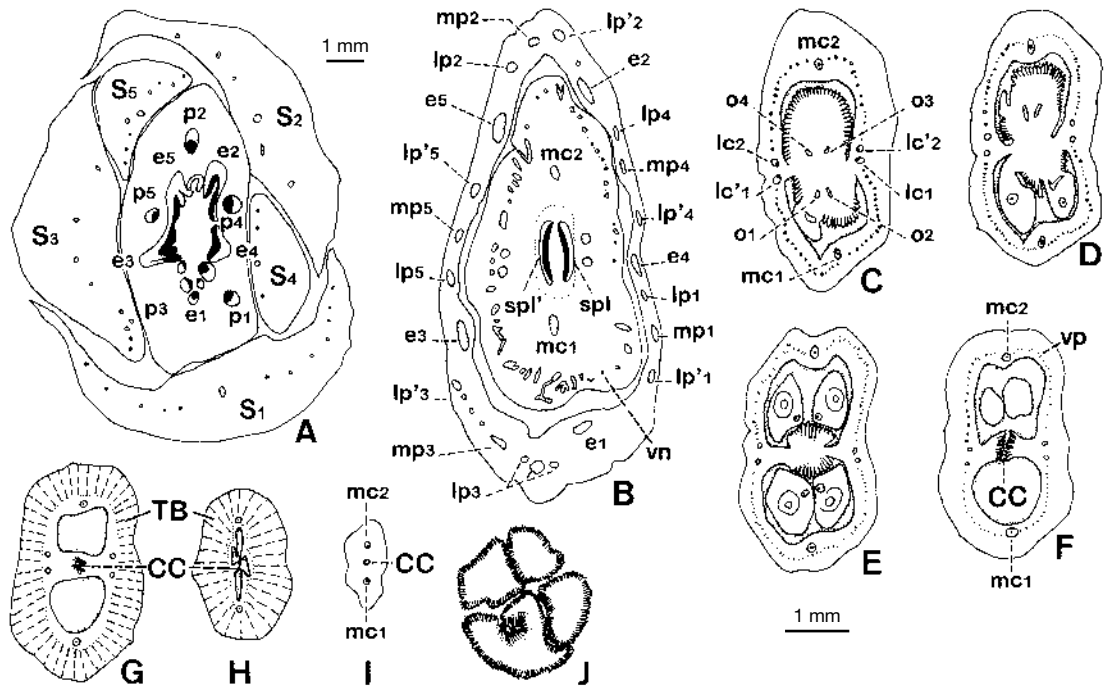


Fig. 5. — *Maripa violacea*, détails de la vascularisation : A, réceptacle et calice ; B, base du gynécée et du périanthe ; C-F, ovaire ; G-I, région stylobasale ; J, stigmate. Abréviations : cf. Fig. 3 et lc = faisceau latéral carpellaire ; lp = faisceau latéral pétalementaire ; mp = médian pétalementaire.

vers le centre à la base du style et fusionnent avec les 2 loges pour constituer un canal unique (Fig. 3J-L). Seuls les médians carpellaires passent dans le style pileux et se réduisent alors à leurs phloèmes, accompagnés chacun d'un croisement de tissu bulleux (Fig. 3M), ce dernier bientôt résorbé (Fig. 3N). Le stigmate, non vascularisé, est grossièrement lobulé-papilleux (Fig. 3O). Comme chez *Humbertia* (DEROIN 1992), il n'y a pas de septum apical chez cette espèce.

Le cloisonnement apparaît plus simple chez *M. violacea* : la cloison ne s'ouvre qu'au-dessus des ovules (Fig. 5D-F), le canal conducteur CC se refermant au sommet de l'ovaire (Fig. 5G) pour fusionner avec les 2 loges à la base du style (Fig. 5H), ici envahie par le tissu bulleux. Contrairement à l'espèce précédente, un septum apical est construit (Fig. 5G), conformément au cas général des Convolvulaceae (HARTL 1962).

INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

La différenciation histologique

À l'anthèse, l'histologie du pédicelle des deux espèces considérées est conforme à celle décrite chez les Convolvulaceae (PITARD 1899), et par conséquent plus avancée que chez *Humbertia* (DEROIN 1992), en particulier par la présence de cellules sécrétrices et d'un phloème interne. D'autre part, la stèle est partagée en une dizaine de faisceaux, comme dans *Ipomoea* (MOTTE 1955) et non continue (siphonostèle) comme chez *Humbertia*. L'existence de ces deux modèles de stèle pédicellaire a été reconnue dans les Solanaceae par ARMSTRONG (1986), qui oppose ainsi les Solanoideae dictyostéliques aux Cestroideae siphonostéliques, et plus récemment encore par RODRIGUEZ (2000), qui distingue de même les Solaneae et les Nicandreae.

Les sépales sont sclérifiés sur leur face interne, comme d'usage, et possèdent une

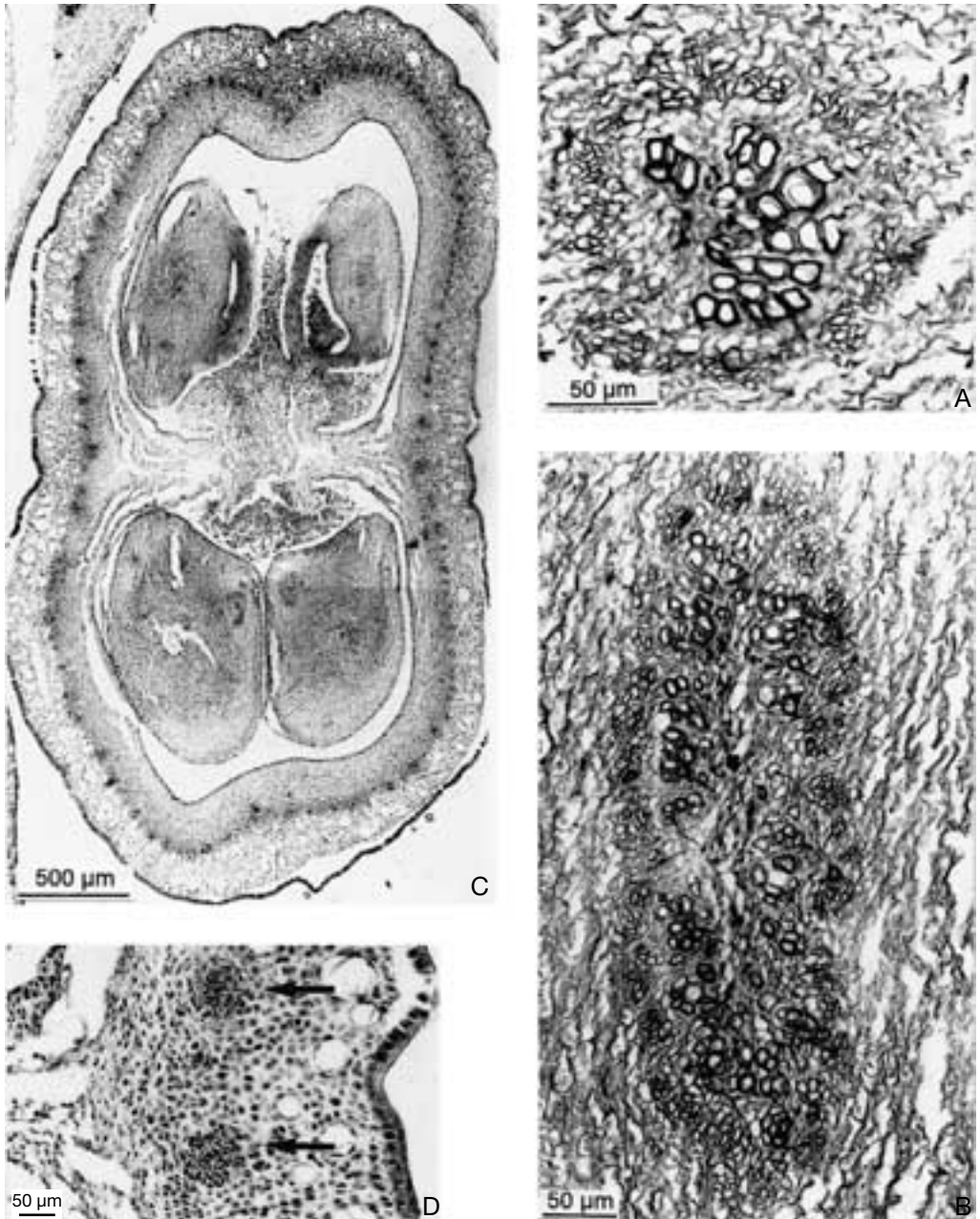


Fig. 6. — *Maripa violacea*, détails histologiques : **A**, médian pétalaire ; **B**, faisceau staminal (centre de la fleur à gauche) ; **C**, ovaire (cf. Fig. 5E) ; **D**, latéraux carpellaires séparés (flèches).

vascularisation simple, dépourvue des faisceaux externes accessoires reconnus chez *Humbertia*.

L'appareil sécréteur est bien représenté dans toutes les pièces florales, et particulièrement dense dans le connectif et la paroi du sommet de

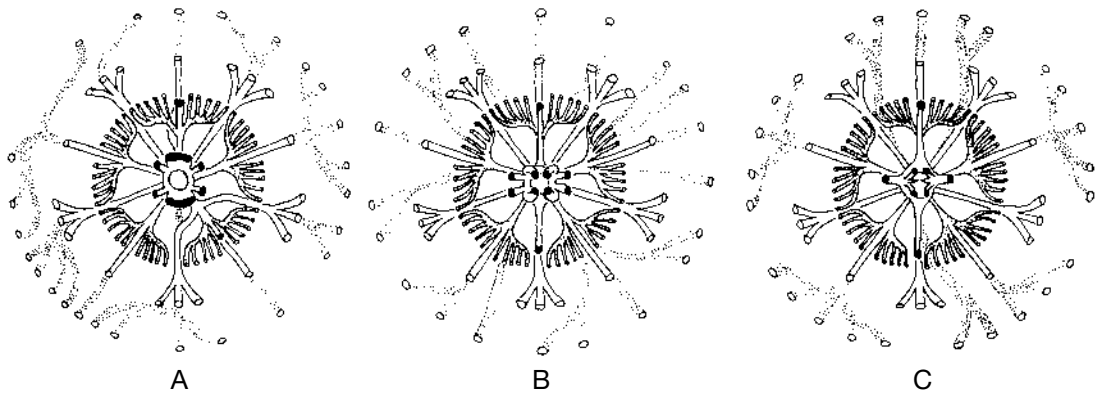


Fig. 7. — Diagrammes vasculaires floraux : **A**, *Humbertia madagascariensis* ; **B**, *Maripa violacea* ; **C**, *Maripa axilliflora*. Faisceaux sépalaires en pointillés, pétales et staminaux en blanc, carpellaires en blanc avec extrémités noires.

l'ovaire (tissu bulleux), région teintée de pourpre (anthocyanes ?) sur le vivant d'après AUSTIN (1973 : 376), au moins chez *Maripa violacea*. Cette dernière disposition, également reconnaissable dans le genre *Argyrea* (obs. pers.), doit être mise en rapport avec l'abscission du style au cours de la fructification.

En revanche, les cellules à oxalate de calcium sont concentrées au niveau des stomiums, mais se limitent à l'hypoderme et au parenchyme du connectif (*M. axilliflora*) ou manquent totalement ailleurs (*M. violacea*), condition inverse de celle montrée par *Humbertia* (oxalate abondant partout sauf aux stomiums). Cette présence d'amas d'oxalate, caractéristique des anthères de nombreuses Solanaceae et de quelques autres familles, notamment dans les Ericales (D'ARCY et al. 1996), est ici signalée pour la première fois dans les Convolvulaceae, et précisément dans la tribu primitive des Erycibae. On notera cependant que ces amas n'existent pas chez *Humbertia*, comme dans *Cestrum*, genre primitif parmi les Solanaceae (D'ARCY et al. 1996). D'autre part les étamines de Convolvulaceae n'ont pas fait l'objet d'une analyse systématique de ce point de vue. L'anthère des deux *Maripa* examinés est conforme à celles des Convolvulaceae connues par son tissu fibreux et l'absence de placentoïdes (CHATIN 1870), tandis que la faible taille relative des loges semble être un trait commun aux Erycibae.

L'organisation du faisceau staminal (Fig. 6B) est remarquable par le grand nombre de pôles

xylémiens exarches (15-25), ceux-ci se disposant tangentiellement (*M. axilliflora*, Fig. 8B), ou en cycle formant alors une pseudostèle (*M. violacea*, Fig. 8C), comme d'ailleurs dans *Humbertia* et même dans *Calystegia sepium* (L.) R. Br. (obs. pers.). Cette pseudostèle staminale paraît être fréquente dans les Solanales, puisqu'on la retrouve chez *Datura metel* L., où elle a même été interprétée comme l'indice d'une origine axiale de l'étamine (NOZERAN 1955, fig. 238). Elle nous paraît cependant davantage une spécialisation qu'un caractère ancestral, prolongeant en quelque sorte le caractère multipolaire du phloème staminal de la plupart des angiospermes (SCHMID 1976).

Le diagramme vasculaire floral (Fig. 7)

La vascularisation du calice des deux espèces étudiées est assez irrégulière et montre une organisation intermédiaire entre les 5 traces sépalaires fondamentales reconnues chez *Humbertia* (Fig. 7A) et la trace unique rapportée chez *Calystegia* et *Porana* (GRÉLOT 1898 ; GOVIL 1972), en passant par *M. violacea* (Fig. 7B, 4 traces au maximum) et *M. axilliflora* (Fig. 7C, 3 traces au maximum), comme chez *Convolvulus* et *Ipomoea*, et aussi la plupart des Solanaceae (ARMSTRONG 1996). Les pétales et les étamines sont irrigués par des traces simples, tandis que la zone nectarifère de l'ovaire est alimentée par des branches provenant à la fois des traces pétales, staminales et des faisceaux médians carpellaires.

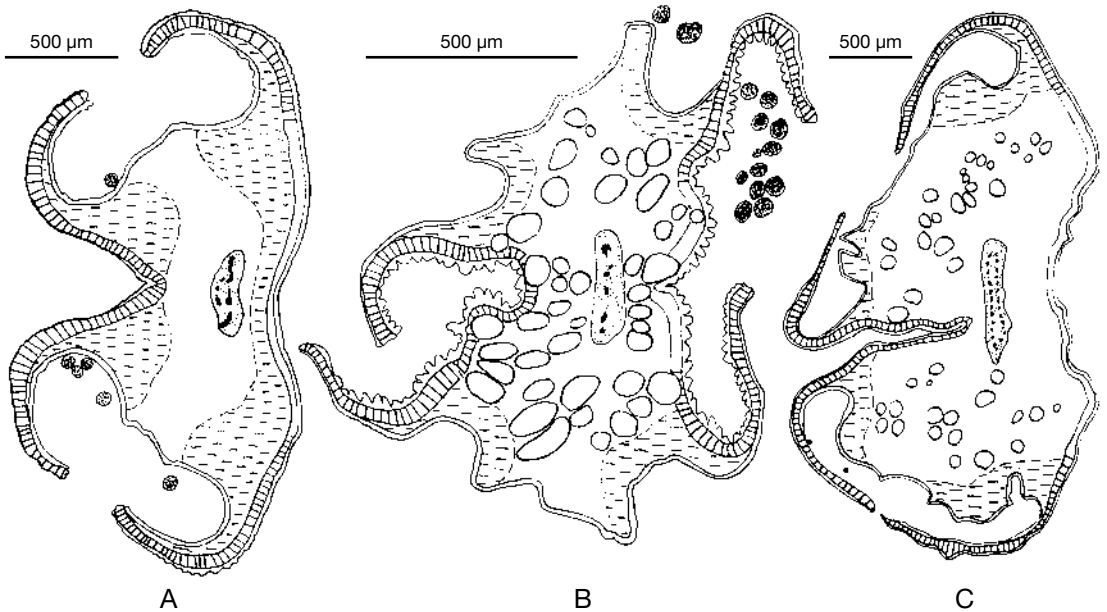


Fig. 8. — Anthères (sections transversales schématisques) : A, *Humbertia madagascariensis* ; B, *Maripa axilliflora* ; C, *Maripa violacea*. Tissu fibreux en tiretés, phloème en pointillés, xylème en noir.

Cette vascularisation mixte a été discutée par GOVIL (1972) qui conclut à une origine purement réceptaculaire du nectaire ovarien. Mais d'après MOTTE (1955), le disque ovarien de *Ipomoea purpurea* serait alimenté par des branches issues des seuls troncs staminaux. La signification morphologique du disque ne peut donc être définie rigoureusement. Chez *Humbertia*, nous avons fait l'hypothèse, à la suite de GUÉDES (1968), que ce disque résultait de la fusion congénitale des ligules dorsales de carpelles. L'examen de gynécées tétralogiques, notamment dans les fleurs doubles où le disque semble se foliariser, devrait permettre de trancher cette question.

La vascularisation du gynécée

Elle s'effectue selon deux modalités distinctes : chez *M. violacea*, les faisceaux latéraux des deux carpelles et les faisceaux ovulaires sont libres, comme chez *Humbertia*, alors que *M. axilliflora* montre une fusion des faisceaux latéraux en synlatéraux et celle des faisceaux ovulaires, disposition normale chez *Ipomoea*.

Chez *Humbertia* (DEROIN 1992, Fig. 9A), les faisceaux latéraux et ovulaires fusionnent en deux arcs au sein d'un placenta central massif. Rien de tel dans les deux *Maripa* étudiés, où les faisceaux latéraux sont inclus dans la paroi ovarienne, soudés en synlatéraux chez *M. axilliflora* (Fig. 9D) et libres chez *M. violacea* (Fig. 9E). L'évolution vasculaire du gynécée paraît s'être accomplie dans le sens A-D-E. En effet, dans le genre *Argyreia* (DEROIN 1993), basal pour la tribu des Ipomoeae, on trouve *A. capitata* (Vahl) Choisy, dont l'ovaire (Fig. 9C) présente le même schéma vasculaire que *M. axilliflora*. Dans les deux cas, les faisceaux ovulaires émettent des branches qui fusionnent en deux synplacentaires. Or l'espèce malgache *A. vahibora* Deroïn (Fig. 9B) montre une disposition intermédiaire, plus proche de celle d'*Humbertia* : les synlatéraux sont dans la cloison, à mi-chemin du placenta et de la paroi ovarienne. Contrairement aux Solanaceae, dont le placenta subit une grande diversification (NEE 1986), les faisceaux carpellaires latéraux des Convolvulaceae tendent à adopter une position plus périphérique, en rapport avec la pauciovulie, la déhiscence du

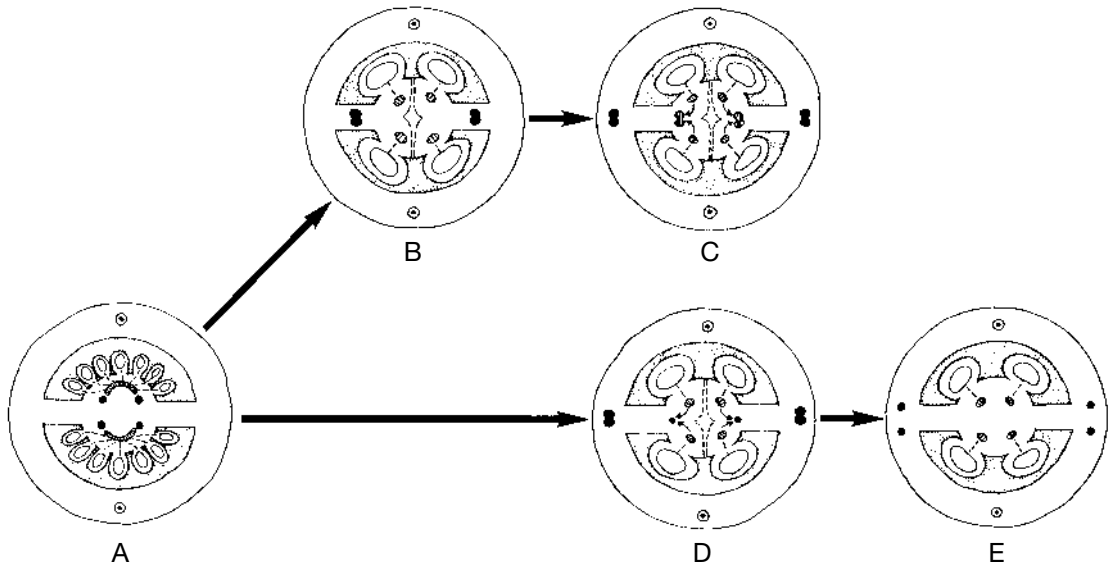


Fig. 9. — Vascularisations comparées du gynécée des Convolvulacées primitives et schéma évolutif hypothétique : **A**, *Humbertia madagascariensis* ; **B**, *Argyreia vahibora* ; **C**, *Argyreia capitata* ; **D**, *Maripa axilliflora* ; **E**, *Maripa violacea*. Faisceaux carpelaires médians : points cerclés ; latéraux : cercles noirs ; placentaires et ovulaires : cercles hachurés.

péricarpe et la disparition de la cloison, effective dans certains genres, dont *Erycibe*. La cloison est du reste toujours incomplète chez *Maripa* (AUSTIN 1973 : 310). La vascularisation du gynécée présente ainsi une grande diversité à l'intérieur de la tribu des Erycibee, et cette première constatation est confirmée par la morphologie comparée.

Morphologie comparée du gynécée des Erycibee

Les résultats obtenus sur deux espèces de *Maripa* nous permettent de relier logiquement les structures précédemment décrites chez *Humbertia* et *Erycibe*, d'ailleurs peu comparables à première vue. L'examen des sections sagittales de gynécée à l'anthèse (Fig. 10) permet de dégager trois caractéristiques :

— L'ovaire, de contour campanulé-surbaissé chez *Humbertia* (Fig. 10A), est franchement campanulé chez *Maripa violacea* (Fig. 10B) et *Erycibe tixieri* (Fig. 10D), cylindrique chez *M. axilliflora* (Fig. 10C) et globuleux chez *E. subspicata* (Fig. 10E), où le disque nectarifère toujours inclus devient équatorial. Ce même disque

constitue chez *M. axilliflora* (Fig. 10C) un vrai gynophore, que l'on retrouve très développé dans le genre *Cardiochlamys* (DEROIN 2001 : 68).

— Le placenta massif multiovulé de *Humbertia* (Fig. 10A) se reconnaît bien dans le piédestal placentaire de *Maripa violacea* (Fig. 10B), qui est encore présent mais très réduit chez *M. axilliflora* (Fig. 10C), et est indiscernable chez *Erycibe* (Fig. 10D,E), où de surcroît la cloison disparaît (DEROIN & FALAISE 1995).

— Le style ne présente aucune articulation basale et, parallèlement avec les tendances précédentes, subit un raccourcissement relatif, de pair avec une différenciation progressive du stigmate. On passe du stigmate en entonnoir (*Humbertia*, Fig. 10A) à un stigmate lobulé-papilleux de type « Ipomoea » (*Maripa*, Fig. 10B,C), enfin au large plateau stigmatique sessile de *Erycibe* (Fig. 10D,E).

La diversité du gynécée à l'anthèse pourrait résulter de modifications ontogénétiques de deux types.

Tout d'abord, comme dans la tribu des Ipomoeae (DEROIN 1999), et probablement dans l'ensemble de la famille, on note une accélération (sensu GOULD 1977 : 210) vers la réalisation dès

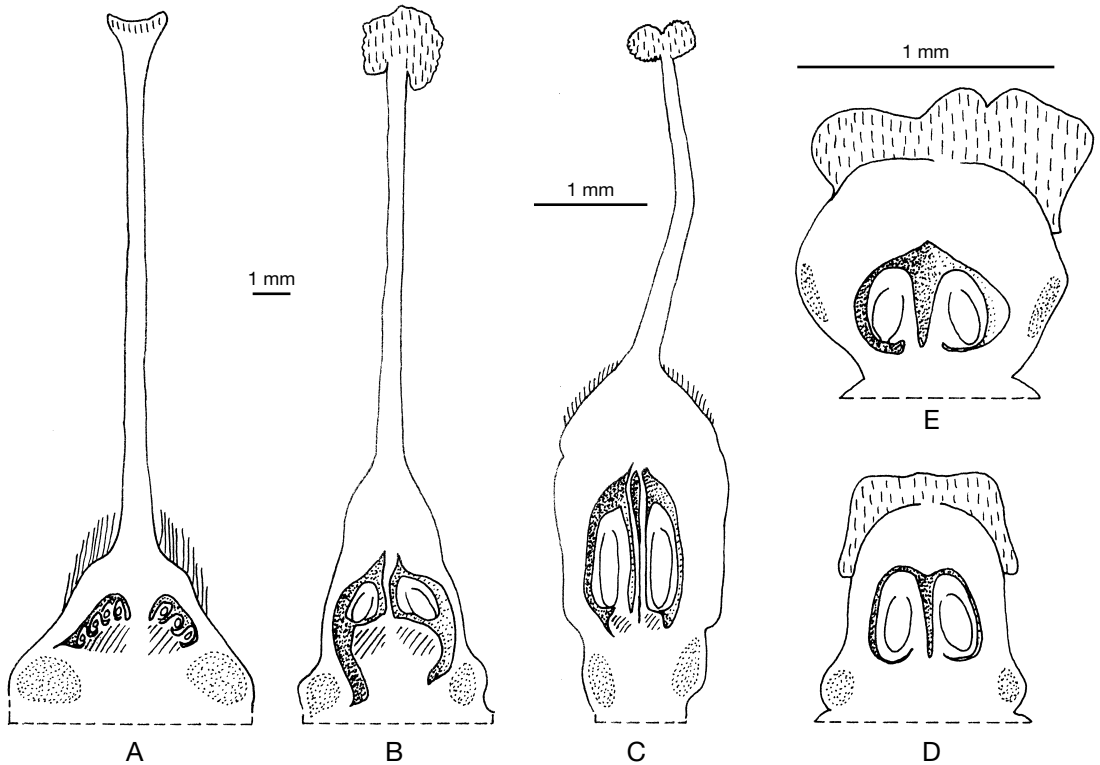


Fig. 10. — Diversité du gynécée de quelques Erycibae (sections longitudinales) : A, *Humbertia madagascariensis* ; B, *Maripa violacea* ; C, *Maripa axilliflora* ; D, *Erycibe tixieri* ; E, *Erycibe subspicata*. Tissu nectarifère en pointillés, soubassement placentaire en hachurés, stigmate en tiretés.

l'anthèse d'un ovaire globuleux, c'est-à-dire préfigurant de plus en plus tôt la morphologie du fruit mûr, toujours ellipsoïde ou ovoïde dans le genre (AUSTIN 1973). Cette tendance est d'ailleurs parfaitement exprimée dans certaines Ipomoeae herbacées annuelles comme par ex. *Ipomoea herpeana* Deroin (DEROIN 1999).

D'autre part les Erycibae montrent la troncature d'une phase tardive du développement carpellaire, à savoir le développement du style. Cette tendance caractérise bien la tribu.

CONCLUSIONS

Cette étude, limitée à deux espèces d'un genre qui en compte 19 (AUSTIN 1973), ne prétend pas fournir un schéma évolutif détaillé, mais apporte des informations que nous pensons nouvelles :

— L'histologie, l'organisation des étamines et la vascularisation florale des Erycibae présentent d'évidentes similitudes avec celles des Solanacées « basales », en particulier les Cestreeae. Toutefois, les tendances évolutives de ces caractères ne pourront être pleinement définies que par l'établissement d'une phylogénie détaillée des Solanales (travail en cours, S. STEFANOVIC, Seattle, comm. pers.).

— La morphologie comparée du gynécée doit être replacée dans un continuum ontogénétique depuis les primordiums carpellaires jusqu'au fruit mûr, comme il a été montré chez les Ipomoeae s.l. (DEROIN 1999). Chez les Erycibae, elle paraît caractérisée par une accélération, comme dans les autres tribus de la famille, mais combinée à des modifications propres telles que la disparition du style, la suppression de la cloison et l'apparition d'un septum apical. Dans cette hypo-

thèse, on notera que l'ovaire, de type juvénile chez *Humbertia* (Madagascar), apparaîtrait donc comme moyennement accéléré chez *Maripa* (Amérique du sud) et très accéléré chez *Erycibe* (Asie). On tient probablement là les premiers linéaments d'une radiation adaptative des Erycibae à l'intérieur de régions gondwaniennes. On notera que le style simple de *Humbertia* et de *Maripa* dérive probablement d'une fusion de deux branches stylaires primitivement indépendantes, comme le démontrent les espèces d'un autre genre d'Erycibae américaines : *Dicranostyles* (AUSTIN 1973 : 323).

Remerciements

Je remercie chaleureusement les deux rapporteurs anonymes, dont les remarques et corrections ont permis d'améliorer très sensiblement la présentation de ce travail.

RÉFÉRENCES

- ARMSTRONG J.E. 1986. — Comparative floral anatomy of Solanaceae : a preliminary survey : 101-113, in D'ARCY W.G. (ed.), *Solanaceae. Biology and Systematics*. Columbia University Press, New York.
- AUSTIN D.F. 1973. — The American Erycibae (Convolvulaceae) : *Maripa*, *Dicranostyles*, and *Lysiostyles*. I- Systematics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 60 : 306-412.
- CHATIN A. 1870. — *De l'anthere*. Baillière, Paris.
- D'ARCY W.G., KEATING R.C. & BUCHMAN S.L. 1996. — The calcium oxalate package or so-called resorption tissue in some angiosperms anthers : 159-191, in D'ARCY W.G. & KEATING R.C. (eds.), *The Anther : form, function and phylogeny*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, Melbourne.
- DEROIN Th. 1992. — Anatomie florale de *Humbertia madagascariensis* Lam. Contribution à la morphologie comparée de la fleur et du fruit des Convolvulaceae. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia* 14 : 235-255.
- DEROIN Th. 1993. — Origin and initial diversification of some gynoeical features in Convolvulaceae. XV. Intern. Bot. Congress, Yokohama, Japan, *Abstracts* : 361, *poster*.
- DEROIN Th. 1999. — Ontogeny and phylogeny in Convolvulaceae-Ipomoeae : preliminary comparative remarks on ovary morphology. *Syst. Geogr. Pl.* 68 : 225-232.
- DEROIN Th. 2001. — Convolvulacées, 171^e fam., in MORAT Ph. (ed.), *Flore de Madagascar et des Comores*, MNHN, Paris.
- DEROIN Th. & FALAISE H. 1995. — Un *Erycibe* (Convolvulaceae) nouveau du Haut Donnaï, Vietnam. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia* 17 : 183-189.
- GERLACH D. 1984. — *Botanische Mikrotechnik*, 3^e éd. Thieme, Stuttgart.
- GOULD S.J. 1977. — *Ontogeny and phylogeny*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge (Mass.), Londres.
- GOVIL C.M. 1972. — Morphological studies in the family Convolvulaceae. IV- Vascular anatomy of the flower. *Proc. Indian Acad. Sci. sect. B*, 75 : 271-282.
- GRÉLOT P. 1898. — *Recherches sur le système libéroligneux floral des gamopétales bicarpellées*. Thèse, Paris, Sér. A, n° 289. Masson, Paris.
- GUÉDÈS M. 1968. — Le carpelle et le gynécée de *Merremia angustifolia* Hallier f. (Convolvulacées). *Cellule* 67 : 139-161.
- HARTL D. 1962. — Die morphologische Natur und die Verbreitung des Apicalseptums. *Beitr. Biol. Pflanzen* 37 : 241-330.
- LANGERON M. 1942. — *Précis de microscopie*, 6^e éd. Masson & C^{ie}, Paris.
- MOTTE J. 1955. — Squelette floral de *Pharbitis purpurea* Voigt (= *Ipomoea purpurea* (L.) Roth). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 240 : 2010-2012.
- NEE M. 1986. — Placentation patterns in the Solanaceae : 169-175, in D'ARCY W.G. (ed.), *Solanaceae. Biology and Systematics*. Columbia University Press, New York.
- NOZERAN R. 1955. — L'étamine de *Datura* : 160. In Contribution à l'étude de quelques structures florales (Essai de morphologie florale comparée). *Ann. Sci. Nat., Bot.*, 11^e sér., 16 : 1-224.
- PITARD J. 1899. — *Recherches sur l'anatomie comparée des pédicelles floraux et fructifères*. Thèse, Paris, Sér. A, n° 337. J. Durand, Bordeaux.
- RODRIGUEZ I. 2000. — Flower anatomy and morphology of *Exodeconus maritimus* (Solanaceae, Solanaceae) and *Nicandra physalodes* (Solanaceae, Nicandreae) : importance for their systematic relationships. *Adansonia*, sér. 3, 22 : 187-199.
- SCHMID R. 1976. — Filament histology and anther dehiscence. *J. Linn. Soc. Bot.* 73 : 303-315.

*Manuscrit reçu le 30 janvier 2002 ;
version révisée acceptée le 21 mars 2002.*