

Anatomie florale comparée de *Cardiochlamys* et *Cordisepalum*. Illustration de l'hétérobathmie des Convolvulaceae-Cardiochlamyeeae

Thierry DEROIN

Histothèque végétale-Palynothèque, USM 0602,
Département Systématique et Évolution,
Muséum national d'Histoire naturelle,
CP 39, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)
deroin@mnhn.fr

RÉSUMÉ

L'anatomie florale de trois espèces de Convolvulaceae-Cardiochlamyeeae a été étudiée afin de préciser les caractères et tendances morphologiques de cette tribu très récemment circonscrite grâce à l'analyse des gènes chloroplastiques, et apparaissant comme une lignée basale dans la phylogénie de la famille, en groupe frère des Humbertieae. La proximité moléculaire des genres *Cardiochlamys* et *Cordisepalum* est confirmée par la vascularisation originale de leurs réceptacles, très régulière et avec une composante trimère. La grande disjonction des deux genres (le premier de Madagascar, le second du Sud-Est asiatique) est marquée par la spécialisation plus grande des anthères chez *Cordisepalum* et du gynécée chez *Cardiochlamys*. L'accélération évolutive constatée dans les pièces sexuées s'est néanmoins effectuée en maintenant certaines plésiomorphies, notamment les connectifs histologiquement très proches de ceux des Humbertieae, Erycibeeae et même Maripeae et la permanence du soubassement placentaire, vestige du placenta massif primitif. Le gynécée de *Cardiochlamys* apparaît hautement dérivé par la présence d'un gynophore, l'absence de cloison dans l'ovaire et la réalisation d'un véritable polymorphisme carpellaire, sans autre exemple connu parmi les Convolvulaceae. Cette étude illustre une fois encore l'importance des genres endémiques de Madagascar alliant un grand conservatisme morphologique et un dynamisme évolutif toujours surprenant.

MOTS CLÉS

Convolvulaceae,
Solanales,
vascularisation florale,
gynécée,
gynophore,
hétérobathmie,
Asie du Sud-Est,
Madagascar.

ABSTRACT

Comparative floral anatomy in Cardiochlamys and Cordisepalum. Illustration of heterobathmy in Convolvulaceae-Cardiochlamyaceae.

Floral anatomy was studied in three species of Convolvulaceae-Cardiochlamyaceae in order to clarify morphological features and trends in this tribe, recently defined by analyzing chloroplastic genes, and evolving as a basal lineage in the phylogeny just as a sister-group of the Humbertiaceae. Molecular affinity of *Cardiochlamys* and *Cordisepalum* is strengthened by their regular receptacle vasculature with a trimerous component. The large disjunction of these genera (respectively Malagasy and South-East Asian) is emphasized by a higher specialization of anthers in *Cordisepalum*, and gynoeceum in *Cardiochlamys*. Nevertheless, evolutive acceleration, as seen in sexual parts, took place by keeping several plesiomorphies, especially in connective histology, recalling that of Humbertiaceae, Erycibeae, and even Maripeae, and maintenance of a placental pedestal, remnant of a solanaceous massive placenta. The gynoeceum of *Cardiochlamys* appears however highly derived by showing a gynophore, lacking any ovarian septum, and exhibiting a true carpel polymorphism, an until now unrecognized feature in the family. Thus, this study highlights again the meaning of endemic Malagasy Convolvulaceae both for pinpointing archaic traits, and defining original evolutive trends.

KEY WORDS

Convolvulaceae,
Solanales,
floral vascularisation,
gynoeceum,
gynophore,
heterobathmy,
South-East Asia,
Madagascar.

INTRODUCTION

Le genre *Cardiochlamys* a été établi par OLIVER en 1883, pour une plante récoltée à Madagascar par BARON, LYELL et PARKER, et nommée *C. madagascariensis*. Trois autres espèces ont été ultérieurement décrites, l'une de Madagascar : *C. velutina* Hallier f., 1893 ; les deux autres d'Asie : *C. thorelii* Gagnep., 1915 (Laos) et *C. sinensis* Handel-Mazzetti, 1920 (Yunnan). Cette dernière espèce a été attribuée en 1972 au genre *Porana* par VERDCOURT qui, simultanément, rapportait *C. thorelii* à un nouveau genre : *Cordisepalum*, en se fondant surtout sur la morphologie de la corolle et du pollen et sur son ovaire 4-ovulé. Ainsi, *Cardiochlamys* s.str. ne regrouperait plus que deux espèces endémiques de la Grande Île, à ovaire 2-ovulé (DEROIN 2001).

Cependant la distinction des deux genres reposait sur des bases fragiles, VERDCOURT reconnaissant lui-même la difficulté à diviser génériquement la tribu classique des Poraneae dans laquelle on les incluait alors. Un travail récent de phylogénie moléculaire des Convolvulaceae (STEFANOVIC

et al. 2003) montre le caractère très hétérogène de la tribu des Poraneae s.l., et conduit à distinguer une tribu des Cardiochlamyaceae comprenant : *Cardiochlamys* Oliv., *Cordisepalum* Verdc., *Dinetus* Sweet, *Poranopsis* Roberty et *Tridynamia* Gagnep. Les deux premiers genres sont phylogénétiquement très affines, *Poranopsis* paraissant beaucoup plus proche encore de *Cordisepalum* (STEFANOVIC 2001 ; STEFANOVIC *et al.* 2002) : sont-ils réellement distincts ? Il n'est en effet pas indifférent de savoir si l'aire de *Cardiochlamys* est très disjointe, comme le pensait GAGNEPAIN, ou si l'on doit retenir les deux genres. D'autre part, le phytomorphologiste ne peut qu'être intrigué par l'existence d'ovaires 2- ou 4-ovulés dans des taxons fortement apparentés : il y avait là une occasion de compléter le tableau de l'évolution du gynécée des Convolvulaceae.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les recherches ont été entreprises sur du matériel sec de l'Herbier de Paris (P) et plus particulièrement

rement sur deux fleurs proches de l'anthèse et appartenant à chacune des espèces suivantes : *Cardiochlamys madagascariensis* Oliv. : Decary 7365, Madagascar, Nord d'Ankazobe, 11 mars 1930 ; *Cardiochlamys velutina* Hallier f. : Perrier de la Bâthie 14419, Madagascar, Massif d'Andringitra, 1800 m, fév. 1922 ; *Cordisepalum thorelii* (Gagnep.) Verdc. : Poilane 9121, Vietnam, Annam, prov. de Phanrang, Ca-na, 70 m, 12 déc. 1923. Bien que les spécimens retenus paraissent assez anciens, l'abondance et l'état de conservation de leurs fleurs se sont révélés particulièrement convenables à notre étude.

Les 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. Toutes les fleurs ont été déshydratées par le butanol et incluses dans la paraffine siliconée « Histomed » (Pf = 60 °C), selon le procédé standard (GERLACH 1984), puis sectionnées (transversalement et longitudinalement) en série à 15 mm d'épaisseur, enfin 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 dans l'Histothèque végétale du Département Systématique et Évolution du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, respectivement sous les références : Deroin 147, 146 et 148.

OBSERVATIONS

HISTOLOGIE ET VASCULARISATION DU RÉCEPTACLE

Le pédicelle floral des trois espèces (Figs 3A ; 4A) montre une organisation assez comparable en section transversale : un épiderme cutinisé, à cellules quadratiques chez *Cordisepalum thorelii*, portant des poils multicellulaires sclérifiés et ramifiés, doublé seulement chez *Cardiochlamys madagascariensis* par un hypoderme d'égale épaisseur ; un parenchyme cortical lacuneux large de trois à cinq assises cellulaires chez *Cardiochlamys*, tendant à un aërenchyme dans *C. velutina*, et de cinq à six assises un peu collenchymateuses chez *Cordisepalum thorelii* ; un endoderme, toujours présent mais plus distinct chez *Cardiochlamys* ; une siphonostèle occasionnellement fragmentée

présentant une à quatre strates de fibres phloémiennes, peu différenciées chez *C. madagascariensis* ; un large cambium épais de trois à sept assises cellulaires ; une douzaine de pôles xylémiens, bien lignifiés dès l'anthèse chez *Cordisepalum thorelii* ; un phloème interne réparti en six pôles ; enfin un parenchyme médullaire à grandes cellules arrondies, formant un aërenchyme chez *Cardiochlamys velutina*.

Le réceptacle est irrigué conformément au schéma phyllotaxique (Fig. 7), on observe alors en sections ascendantes : l'émission successive de trois traces uniques alimentant chacune des bractées, dont l'ensemble forme une sorte d'épicalice ; l'insertion alterne de trois traces se ramifiant dans les sépales externes, puis de deux traces non ramifiées irriguant les sépales internes. Les traces pétales (p) et staminales (e) – ces dernières plus ou moins dédoublées (Fig. 1H : e₁ et e₃) – se disposent en deux couronnes distinctes et séparées du gynécée. On notera l'absence de sclérenchyme floral à l'anthèse des trois espèces étudiées, ainsi que l'absence de lacune centrale (λ) chez *Cordisepalum thorelii*. Cette dernière espèce est également bien caractérisée par ses sépales à sommets unifaciaux (Fig. 4O).

HISTOLOGIE DE L'ANTHÈRE (FIG. 5)

L'anthère, introrse, présente d'importantes variations : à la base des loges on observe, chez *Cordisepalum thorelii* (Fig. 5A), un connectif réduit, totalement fibreux, à hypoderme sclérifié et faisceau amphiphloïque unipolaire. L'anthère de *Cardiochlamys* montre au contraire un connectif épais et partiellement fibreux, surtout en face ventrale, pourvu de cellules sécrétrices, à hypoderme parenchymateux et faisceau amphiphloïque à deux ou plusieurs pôles de xylème. Dans les trois espèces étudiées, on notera l'épiderme continu à l'anthèse et l'absence de cellules à oxalate.

VASCULARISATION ET HISTOLOGIE DU GYNÉCÉE (FIGS 1-6)

À ce niveau également, on constate une divergence entre *Cardiochlamys* et *Cordisepalum*.

Le premier genre se caractérise par un gynophore, résultant du développement du disque ovarien, lequel enchâsse plus ou moins l'ovaire.

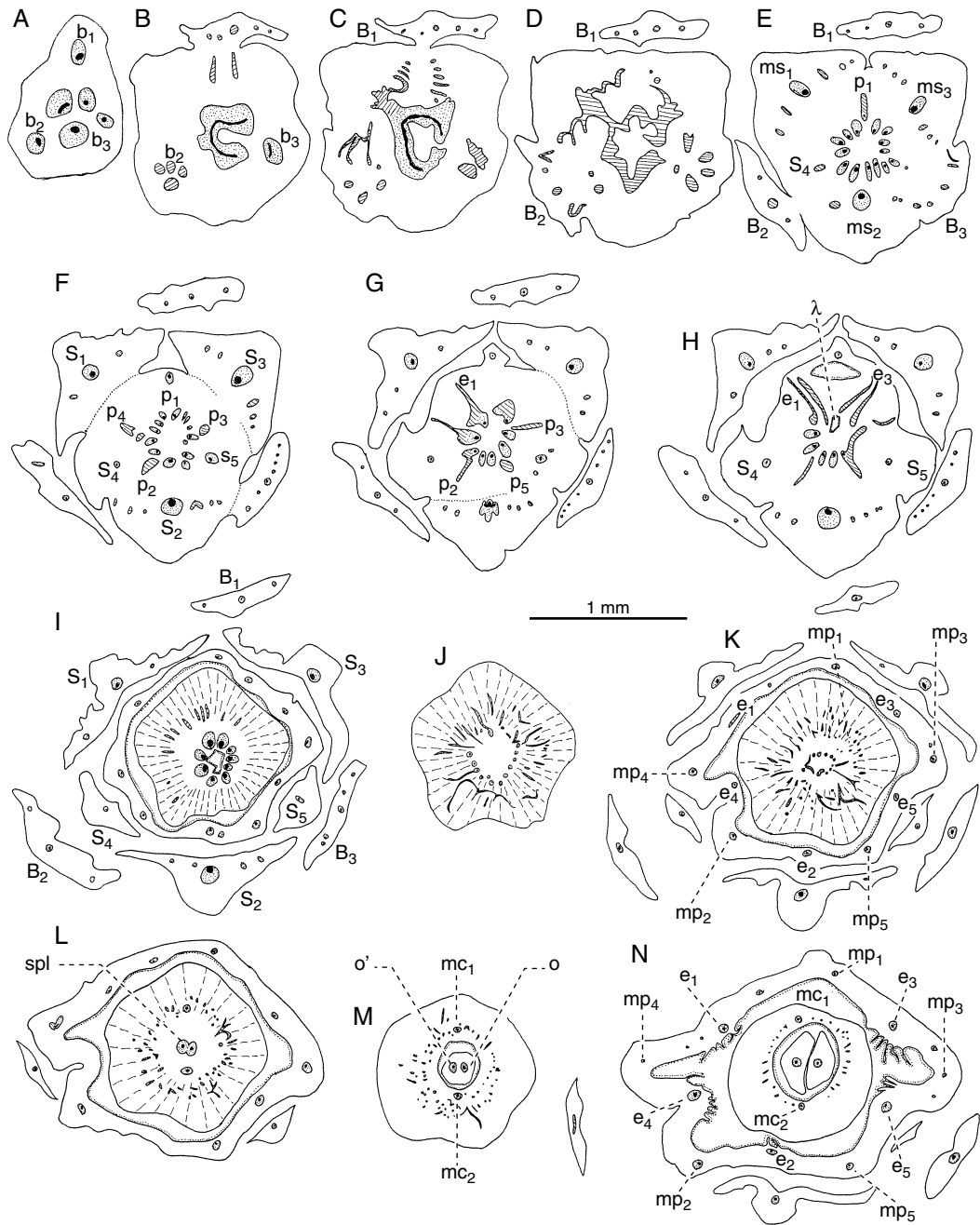


Fig. 1. — *Cardiochlamys velutina* Hallier f., vascularisation du réceptacle et du gynécée : A-C, pédicelle floral ; D-H, vascularisation du périanthe et de l'androécie ; I-K, vascularisation du disque ovarien ; L-N, vascularisation de la base de l'ovaire. Abréviations : B, bractée ; e, faisceau staminal ; λ, lacune ; mc, faisceau médian carpellaire ; mp, médian pétalaire ; ms, médian sépalaire ; o, faisceau ovulaire ; p, faisceau pétalaire ; s, faisceau sépalaire ; S₁, S₂, sépales externes ; S₃, sépale intermédiaire ; S₄, S₅, sépales internes ; spl, faisceau symplacentaire. Disque ovarien en tiretés.

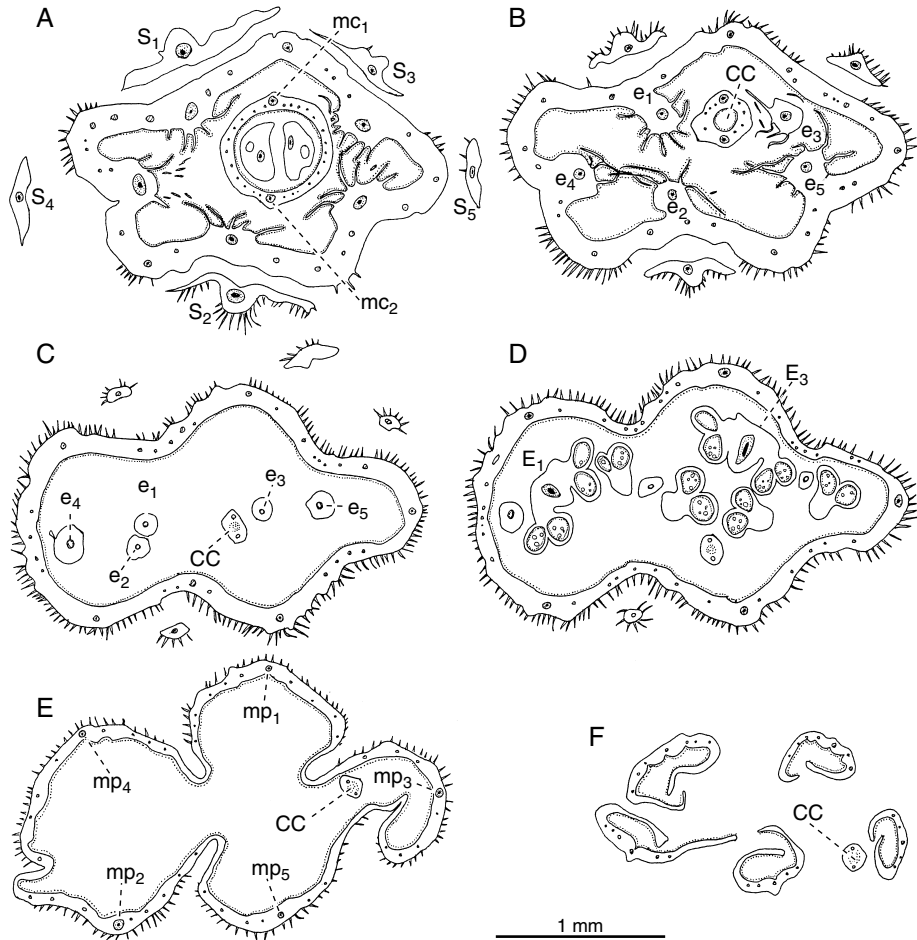


FIG. 2. — *Cardiochlamys velutina* Hallier f., vascularisation florale au niveau du sommet de l'ovaire (A-C), des anthères (D) et du sommet de la corolle (E, F). Abréviations : voir Fig. 1 et CC, canal conducteur ; E, étamine.

La structure basale du gynécée comporte alors :
 – une région périphérique nectarifère, alimentée par une dizaine de branches phloémiennes issues de la stèle (Figs 1J, K ; 6C) ;

– une région centrale, dont la vascularisation subit divers remaniements. Après le départ des traces staminales, la stèle présente une dizaine de faisceaux (Figs 1I ; 3I). La moelle, riche en cristaux d'oxalate en oursins, est résorbée en une grande lacune au niveau d'insertion des branches phloémiennes du disque (Fig. 6A). La stèle se dédouble plus haut en deux cycles : l'externe formé de faisceaux carpellaires médians (mc_1 et mc_2), ainsi que de faisceaux latéraux, dispersés

et fragmentés chez *C. velutina* (Figs 1M, N ; 2A), rassemblés en synlatéraux chez *C. madagascariensis* (Fig. 3M : slc, slc') ; le cycle interne composé de deux arcs dissymétriques très nets chez *C. velutina* (Fig. 6D), correspondant à des faisceaux symplacentaires (spl_1 et spl_2). À ce niveau et un peu au-dessus (Fig. 6B, flèches), le xylème est constitué de vaisseaux courts, souvent isodiamétriques, ne dépassant guère 20 μ m de long.

La stèle centrale pénètre dans le soubassement placentaire massif (Fig. 6A) en se dédoublant en deux faisceaux amphiphloïques (Figs 1M : o', o ; 3M ; 6E) irriguant chacun l'un des deux ovules.

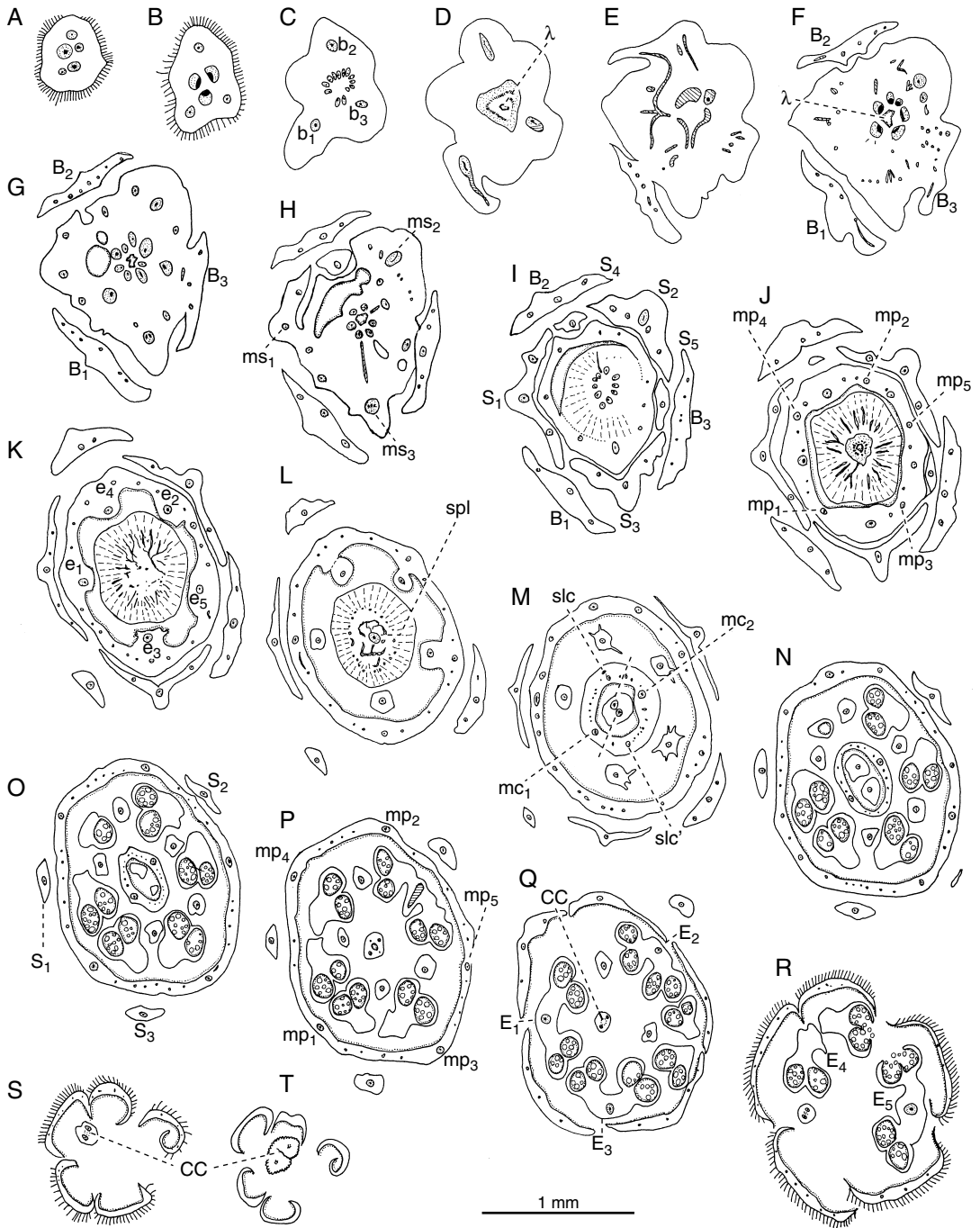


FIG. 3. — *Cardiochlamys madagascariensis* Oliv., vascularisation florale : **A-D**, pédicelle floral ; **E-I**, vascularisation du périandre et de l'androécie ; **J, K**, vascularisation du disque ovarien ; **L-O**, vascularisation dans la région ovarienne ; **P-R**, région styloire et anthères ; **S, T**, sommet de la corolle et stigmate. Abréviations : voir Figs 1 et 2, et **slc**, faisceau synlatéral carpellaire.

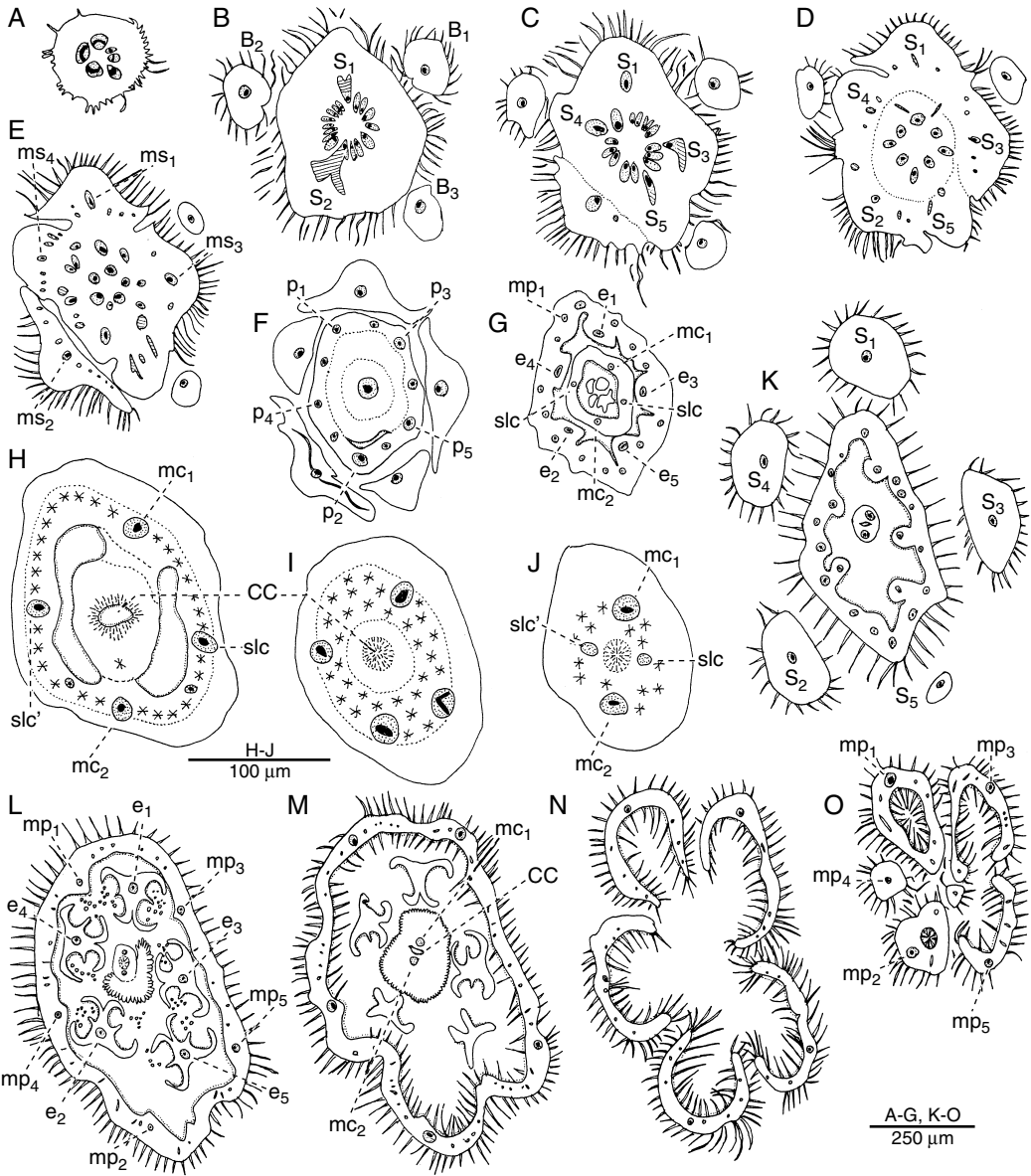


FIG. 4. — *Cordisepalum thorelii* Gagnep., vascularisation florale : A, pédicelle floral ; B-F, vascularisation du périanthe et de l'androécie ; G, base de l'ovaire ; H-K, sommet de l'ovaire et région stylaire ; L, M, anthères et région stigmatique ; N, O, sommet pentalobé de la corolle. Abréviations : voir Figs 1-3.

La partie supérieure du gynécée de *Cardiochlamys* (Figs 2B-F ; 3P-T) ne montre en revanche qu'une organisation très simple : l'ovaire n'est pas cloisonné, la paroi carpellaire est histologiquement peu différenciée, le style et le stigmate

bilobé sont alimentés par les faisceaux médians, comme d'usage.

Le gynécée de *Cordisepalum thorelii* diffère sensiblement du schéma d'organisation précédent. Tout d'abord, il ne présente pas de gynophore,

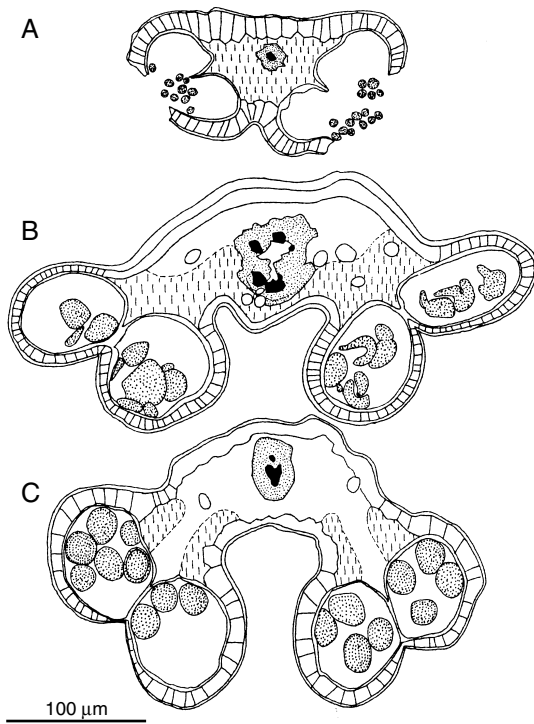


FIG. 5. — Anthères, sections transversales schématisques : **A**, *Cardiochlamys madagascariensis* Oliv. ; **B**, *Cardiochlamys velutina* Hallier f. ; **C**, *Cordisepalum thorelii* Gagnep. Tissu fibreux en tiretés, phloème en pointillés, xylème en noir.

mais un disque plus ou moins inclus dans la paroi ovarienne (Fig. 8A). Ce disque est très irrégulièrement et lâchement irrigué par quelques branches phloémiennes issues d'une dictyostèle centrale de cinq ou six faisceaux, remaniée sous le placenta en une siphonostèle amédullée (Fig. 4F). Les cellules à oxalate sont abondantes à ce niveau comme plus haut, dans le parenchyme interne des parois carpellaires et stylaire (Fig. 4H-J). Après avoir émis les faisceaux carpellaires médians et synlatéraux, la stèle centrale se fragmente dans le soubassement placentaire, de section un peu carrée, en quatre faisceaux ovulaires amphiphloïques : les symplacentaires ne sont donc jamais individualisés. La loge ovarienne (Fig. 4G) n'est faiblement cloisonnée qu'au sommet (Fig. 4H), où le canal conducteur du style se prolonge vers le bas, constituant ainsi un septum parenchymateux dans le plan de symétrie antéropostérieur.

Les faisceaux synlatéraux irriguent la base du style, tandis que les médians se prolongent jusque dans le stigmate oblong et très papilleux (Fig. 4K-M : mc_1 et mc_2).

INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

LA DIFFÉRENCIATION HISTOLOGIQUE

Elle est faible à l'anthèse, surtout dans les pièces périnthaires et le gynécée. La quasi-absence de tout appareil sécréteur avait déjà été remarquée par HALLIER (1892), à propos des feuilles et des pétales de *Cardiochlamys*. On retrouve cette particularité chez *Erycibe* (*ibid.*), alors que *Humbertia* et *Maripa* (DEROIN 1992, 2002) possèdent des cellules sécrétrices, parfois abondantes.

Le pédicelle des trois espèces étudiées est surtout remarquable par ses pôles de phloème interne moitié moins nombreux que les pôles xylémiens.

Seules les anthères, comme d'usage, possèdent une histologie complexe.

Celles de *Cardiochlamys* ressemblent beaucoup aux anthères des *Erycibea* s.l. comme *Humbertia* et *Maripa* (DEROIN 2002) (Fig. 8) par leur connectif très étendu, à parenchyme partiellement fibreux et cellules sécrétrices dispersées, leur hypoderme peu sclérifié et leur faisceau multipolaire, plus condensé toutefois (et non en bandelette) et montrant des lacunes de résorption, plus ou moins continues avec celles du réceptacle, comme on l'observe facilement dans les Convolvulacées plus dérivées (*Calystegia*, *Convolvulus*, *Ipomoea*, etc.).

L'anthère de *Cordisepalum* apparaît bien plus spécialisée par son connectif réduit, totalement fibreux, sans appareil sécréteur, son hypoderme entièrement sclérifié et son faisceau unipolaire et sans lacune.

LE DIAGRAMME VASCULAIRE FLORAL (FIG. 7)

La vascularisation florale des trois espèces étudiées présente une organisation similaire et régulière (Fig. 7B), d'apparence trimère au niveau de l'épicalice et des sépales externes. Les deux sépales internes et le pétale 1 (Fig. 1F : S_4 , S_5 et P_1) constituent une sorte de troisième cycle trimère,

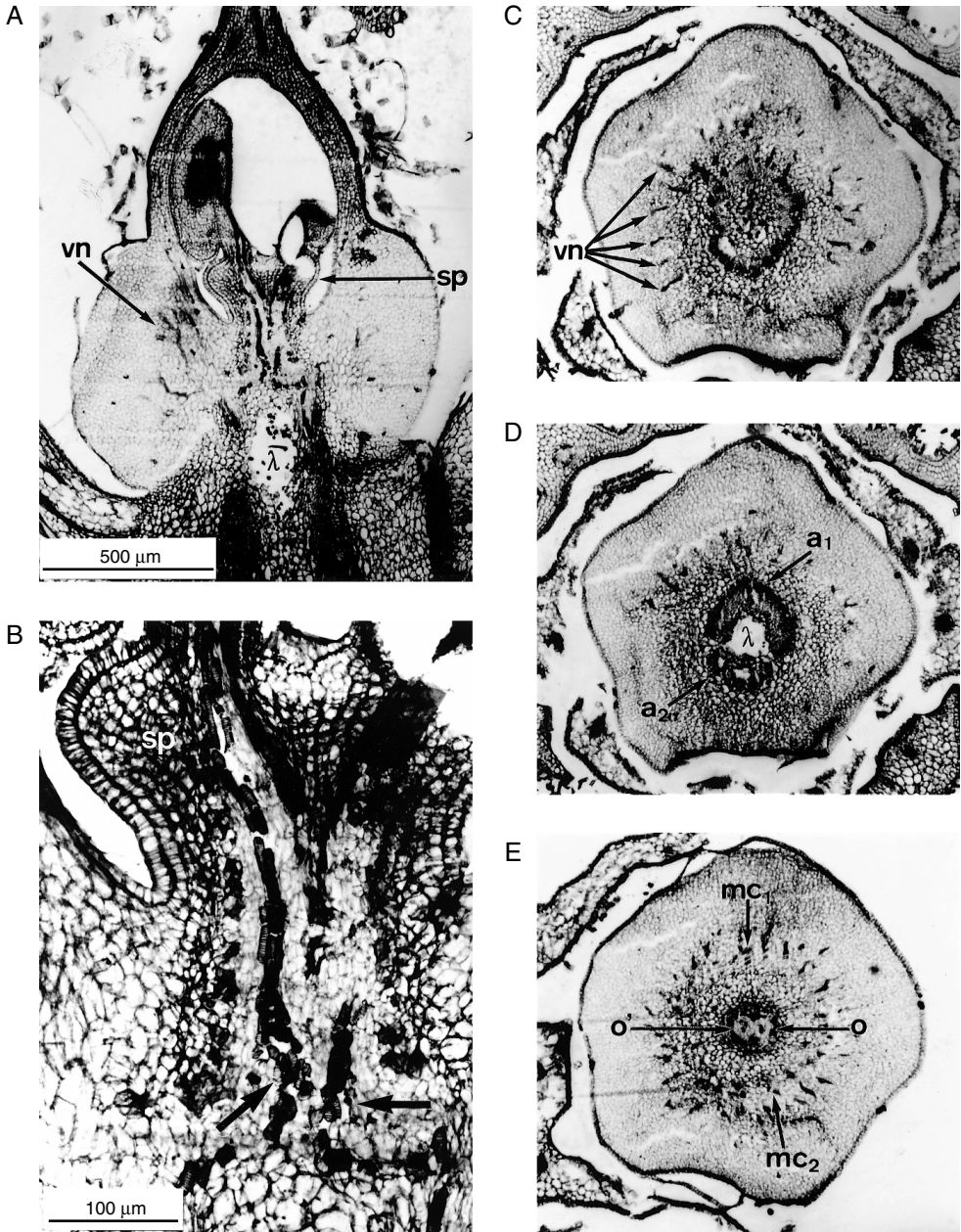


FIG. 6. — *Cardiochlamys velutina* Hallier f., détails histologiques du gynécée : **A**, ovaire en section longitudinale ; **B**, détail de la vascularisation du soubassement placentaire, xylème à éléments courts (flèches) ; **C-E**, gynophore en sections transversales ascendantes (même grandissement que **A**). Abréviations : **a₁**, **a_{2r}**, arcs phloéoxylémiens ; **λ**, lacune de résorption ; **mc₁**, **mc₂**, faisceaux carpellaires médians ; **o**, **o'**, faisceaux ovulaires ; **sp**, soubassement placentaire ; **vn**, vascularisation nectarienne.

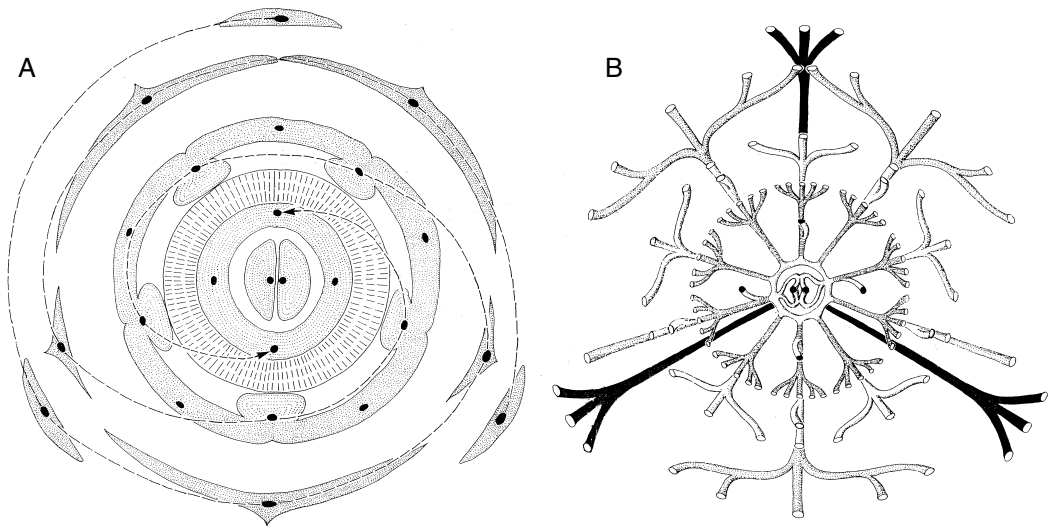


FIG. 7. — *Cardiochlamys madagascariensis* Oliv. : **A**, diagramme anthotaxique (d'après les conventions de LEFORT 1951) ; **B**, diagramme vasculaire floral. Faisceaux bractéaux en noir, sépalaires en grisé, pétales et staminaux en blanc. Vascularisation du disque ovarien en grisé foncé, faisceaux carpellaires blancs à extrémités noires.

tout en marquant le passage à la pentamérie. Toutes les traces sépalaires, pétales et staminales sont uniques et séparées, comme chez *Calystegia* et *Porana* (GRÉLOT 1898 ; GOVIL 1972), selon un schéma bien éloigné des vascularisations moins condensées et irrégulières reconnues chez *Humbertia* et *Maripa* (DEROIN 1992, 2002). L'interprétation du diagramme anthotaxique selon les conventions de LEFORT (1951), qui a démontré que la corolle des Convolvulaceae est indépendante des hélices phyllotaxiques, met en évidence deux spires qui peuvent être corrélées à l'inégalité des filets staminiaux chez *Cardiochlamys velutina* (Fig. 2D) (DEROIN 2001 : pl. 20). On a ainsi deux grandes étamines sur la spire conduisant à mc_1 et trois petites étamines sur celle menant à mc_2 .

Le disque ovarien possède une vascularisation propre brièvement fusionnée aux faisceaux de la paroi carpellaire et très développée dans le gynophore des *Cardiochlamys* : elle y est nettement pentamère (Fig. 7B). L'hypothèse d'une origine ligulaire du disque, proposée par GUÉDÈS (1968), est bien soutenue dans ce cas, si l'on admet la fusion congénitale des ligules dorsales des deux carpelles, chaque ligule étant alimentée par cinq

traces. Cependant, en toute rigueur, on ne peut complètement écarter l'objection que la vascularisation discale, d'ailleurs purement phloémienne, est secondaire et résulte bien davantage de l'hypertrophie du gynophore et de l'induction du cycle périantho-staminal pentamère au cours de l'ontogénèse. À cet égard le disque de *Cordisepalum*, où il n'y a pas de gynophore, montre une vascularisation plus désordonnée et donc plus classique.

LA VASCULARISATION DU GYNÉCÉE

Comme chez *Maripa* (DEROIN 2002), la vascularisation du gynécée peut se réaliser suivant deux modalités : les faisceaux latéraux demeurent libres et même se morcellent dans la paroi ovarienne (*Cardiochlamys velutina*), ou bien ils fusionnent en synlatéraux comme chez *C. madagascariensis* et surtout *Cordisepalum thorelii*, où on peut les suivre jusque dans le style.

D'autre part la vascularisation placentaire est concentrée en une pseudostèle (médullée chez *Cardiochlamys*, amédullée chez *Cordisepalum thorelii*), ce qui tient à la fois à l'absence de cloison dans laquelle pourraient s'éparpiller des faisceaux accessoires (cas de certains *Argyreia* et

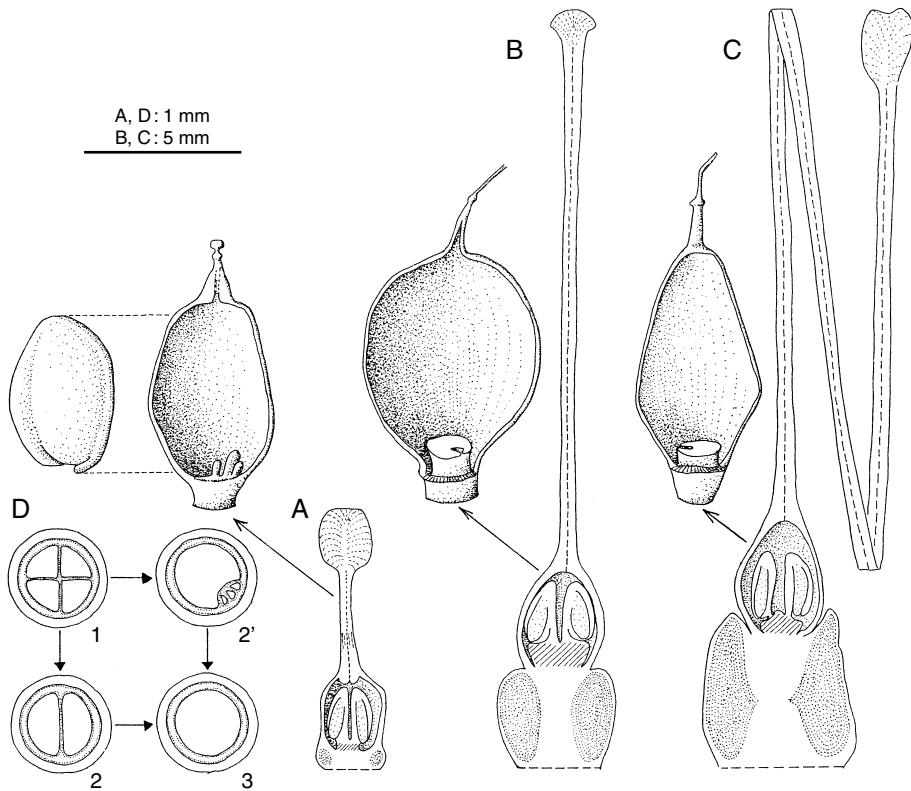


FIG. 8. — Morphologie comparée du gynécée en section longitudinale schématisée à l'anthèse et en fruit : **A**, *Cordisepalum thorelii* Gagnep. ; **B**, *Cardiochlamys madagascariensis* Oliv. ; **C**, *Cardiochlamys velutina* Hallier f. ; **D**, interprétation du passage de l'ovaire 4-ovulé à la capsule 1-séminée.

Maripa, cf. DEROIN 2002) (Fig. 9), ainsi qu'au développement pris par le soubassement placentaire, nettement corrélé à celui du gynophore (Fig. 8).

Cette condensation vasculaire est amplifiée par la réduction du nombre des ovules de quatre à deux. La présence de deux arcs phloémoxylémiens dissymétriques chez *Cardiochlamys* (Fig. 6D : a₁, a₂) soutient fortement l'idée d'un polymorphisme carpellaire dans ce genre : l'un des deux carpelles (ici celui irrigué par mc₁) conserverait ses deux ovules, alors que l'autre serait stérile. Or, la capsule mûre y est régulièrement 1-séminée (Fig. 8B, C, D2, D3), comme d'ailleurs chez *Cordisepalum thorelii*, où cependant cet état est atteint par un processus plus classique d'avortement de trois ovules (Fig. 8A, D1, D2', D3).

L'originalité de *Cardiochlamys* tient en ce que la réduction du nombre d'ovules y a précédé celle du soubassement placentaire, lui-même dérivé d'un placenta massif solanacéen de type *Humbertia*, multiovulé (DEROIN 1992). Dans la plupart des autres lignées, c'est l'inverse qui est observé. Par exemple chez *Hildebrandtia* (DEROIN 2001), les ovules se dressent directement sur le plancher ovarien, tant dans les ovaires 4-ovulés des fleurs femelles, que dans les ovaires occasionnellement 1-ovulés des fleurs fonctionnellement mâles.

L'ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE DU GYNÉCÉE (FIG. 8)

Cette accélération de *Cardiochlamys* vers la pauciovulie est confirmée par le développement du disque à l'anthèse – structure liée à la nutrition

du jeune fruit et véritable annexe embryonnaire – et le contour globuleux de l'ovaire préfigurant la capsule mûre (Fig. 8B, C). Le gynophore constitue une caractéristique de ce genre, qui ne paraît pas avoir été remarquée dans d'autres Convolvulaceae, du moins à l'état normal, car nous avons pu observer des ovaires pédicellés dans les fleurs tératologiques de *Calystegia japonica* Choisy cv. *flore pleno*.

Le gynécée de *Cordisepalum* présente une organisation plus classique (Fig. 8A), avec un disque presque inclus comme par exemple chez *Erycibe tixieri* (DEROIN & FALAISE 1995 ; DEROIN 2002) (Fig. 10D) et un ovaire cylindrique brièvement cloisonné au sommet par une expansion parenchymateuse du style (Fig. 4H) : celle-ci ne peut toutefois être homologuée à un septum apical *sensu* HARTL (1962), puisqu'étant disposée dans le plan des faisceaux carpellaires médians. Elle exprime une tendance à la gynobasie, d'ailleurs complètement exprimée dans le genre *Dichondra*.

L'allongement du style n'intervient que dans les tout derniers stades de développement et est manifestement corrélé à la croissance de la corolle et, *in fine*, aux modalités spécifiques de la pollinisation (DEROIN 1999), comme le démontre bien le style de *Cardiochlamys velutina*, trois fois plus long que celui de *C. madagascariensis* (Fig. 8 B, C).

L'ensemble de ces observations s'inscrit parfaitement dans le cadre ontogénétique précédemment défini dans la tribu des Ipomoeae (DEROIN 1999), à savoir une réalisation de plus en plus précoce des structures du fruit, que l'on pouvait alors corroborer par l'adoption d'un port herbacé et d'un cycle végétatif annuel. Les trois espèces étudiées sont, comme toutes les Cardiochlamyae, des lianes ligneuses, mais le gynécée de *Cardiochlamys*, bien que déjà très spécialisé (gynophore, 2-ovulie) conserve le soubassement placentaire primitif. Inversement, l'anthère de *Cordisepalum thorelii* apparaît plus dérivée que celles des *Cardiochlamys*, encore assez proches de celles des Erycibeeae s.l. (DEROIN 2002). Il y a donc une forte hétérobathmie des structures florales chez les Convolvulaceae et c'est à raison que l'on a récemment rappelé l'urgence de réactiver les recherches de morphologie comparée, pour pouvoir mieux interpréter les données moléculaires dans un cadre phylogénique (STEFANOVIC *et al.* 2003).

CONCLUSIONS

La classification moléculaire des Convolvulaceae (STEFANOVIC 2001 ; STEFANOVIC *et al.* 2002, 2003), établie notamment sur les séquences de gènes chloroplastiques *rbcL*, *atpB*, *psbE-J* et *trnL-F*, a démontré le caractère très artificiel des tribus classiques des Erycibeeae et Poraneae. Issue du démembrement de cette dernière, la tribu des Cardiochlamyae Stefanovic & Austin (STEFANOVIC *et al.* 2003 : 796) renferme les deux genres que nous avons abordés ici, ainsi que trois autres genres asiatiques : *Dinetus* Sweet, *Poranopsis* Roberty et *Tridynamia* Gagnep., très pauvrement représentés dans les collections de l'Herbier de Paris. Ceci nous a conduit en particulier à différer l'étude du genre *Poranopsis* créé par ROBERTY (1952, 1964), dont le gynécée – tel qu'il est décrit par FANG & STAPLES (1995) – est morphologiquement identique à celui de *Cordisepalum*. À la lecture du cladogramme, les Cardiochlamyae ainsi définies constituent alors, de manière surprenante, un groupe-frère des tribus monogénériques des Humbertieae (*Humbertia*) et des Erycibeeae s.str. (*Erycibe*). Elles présentent effectivement quelques caractères plésiomorphes : cellules sécrétrices peu fréquentes, anthères « humbertioïdes » à connectif très développé et gynécée à soubassement placentaire bien marqué. D'autre part la présence d'un involucre (ou épicalice) de trois bractées associée à celle de trois sépales externes très accrescents et concrecents en lanterne dans le fruit (DEROIN 2001) souligne une certaine trimérie du diagramme floral, constituant une plésiomorphie pour cette tribu et bien traduite par la vascularisation, alors que la morphologie externe est dominée par la pentamérie. L'anatomie du réceptacle confirme tout à fait la proximité moléculaire de *Cardiochlamys* et de *Cordisepalum* démontrée par STEFANOVIC *et al.* (2002), les deux genres étant parfaitement distincts par leurs corolles (respectivement infundibuliforme et rotacée, à sommets des pétales bifaciaux ou unifaciaux), leurs anthères et leurs gynécées. Ces divergences recourent parfaitement la disjonction géographique.

L'apport des données moléculaires est vraiment déterminant, car la seule comparaison des structures conduirait à consolider la classification

traditionnelle de la famille, en éloignant artificiellement des genres affines. Le genre endémique malgache *Cardiochlamys* illustre une remarquable accélération évolutive de son gynécée, prenant place dans une lignée basale. Il confirme une radiation morphologique précoce et intense au cours de l'évolution des Convolvulacées.

Remerciements

Je remercie vivement Bernard VERDCOURT (K) et un rapporteur anonyme dont les remarques m'ont été précieuses pour améliorer cette étude.

RÉFÉRENCES

- DEROIN T. 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 T. 1999. — Ontogeny and phylogeny in Convolvulaceae-Ipomoeae: preliminary comparative remarks on ovary morphology. *Syst. Geogr. Pl.* 68: 225-232.
- DEROIN T. 2001. — Convolvulacées, 171^e fam., in MORAT P. (ed.), *Flore de Madagascar et des Comores*. MNHN, Paris.
- DEROIN T. 2002. — Anatomie florale de *Maripa* (Convolvulaceae-Erycibeae). *Adansonia*, sér. 3, 24: 93-106.
- DEROIN T. & FALAISE H. 1995. — Un *Erycibe* (Convolvulaceae) nouveau du Haut Donnaï, Vietnam. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, B, *Adansonia* 17: 183-189.
- FANG R. & STAPLES G. 1995. — Convolvulaceae, in WU Z. & RAVEN P. (eds), *Flora of China* 16: 271-325.
- GAGNEPAIN F. & COURCHET L. 1915. — Convolvulacées, in LECOMTE H. (ed.), *Flore générale d'Indochine* 4: 228-313.
- GERLACH D. 1984. — *Botanische Mikrotechnik*. 3^e éd. Thieme, Stuttgart.
- GOVIL C. M. 1972. — Morphological studies in the family Convolvulaceae. IV. Vascular anatomy of the flower. *Proc. Ind. 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, 153 p., 7 pls.
- GUÉDÈS M. 1968. — Le carpelle et le gynécée de *Merremia angustifolia* Hall. (= *M. tridentata* (L.) Hallier f.) (Convolvulacées). *Cellule* 67: 139-181.
- HALLIER H. 1892. — Versuch einer natürlichen Gliederung der Convolvulaceen auf morphologischer und anatomischer Grundlage. *Bot. Jahrb. Syst.* 16: 453-591.
- HARTL D. 1962. — Die morphologische Natur und die Verbreitung des Apicalseptums. *Beitr. Biol. Pfl.* 37: 241-330.
- LEFORT M. 1951. — Contribution à l'étude de quelques Convolvulacées tropicales. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 11^e sér., 12: 193-217.
- OLIVER D. 1883. — *Cardiochlamys*, tab. 1403, in HOOKER's *Icones Plantarum*, vol. XV.
- ROBERTY G. 1952. — *Genera Convolvulacearum*. *Candollea* 14: 11-60.
- ROBERTY G. 1964. — Les genres de Convolvulacées (esquisse). *Boissiera* 10: 129-156.
- STEFANOVIC S. 2002. — *Molecular Systematics and Chloroplast Genome Evolution of Convolvulaceae*. Thèse, Université de Washington, Seattle, USA, 162 p.
- STEFANOVIC S., KRUEGER L. & OLMSTEAD R.G. 2002. — Monophyly of the Convolvulaceae and circumscription of their major lineages based on DNA sequences of multiple chloroplast loci. *Amer. J. Bot.* 89: 1510-1522.
- STEFANOVIC S., AUSTIN D.F. & OLMSTEAD R.G. 2003. — Classification of Convolvulaceae: a phylogenetic approach. *Syst. Bot.* 28: 791-806.
- VERDCOURT B. 1972. — The genus *Cardiochlamys* Oliv. (Convolvulaceae). *Kew Bull.* 26: 137-140.

Soumis le 12 avril 2004 ;
 accepté le 28 septembre 2004.