Beitr. Biol. Pflanzen *68*, (1994), 27 - 49

Identification de l'unité de floraison des Marantacées

Par YVES SELL et GEORGES CREMERS

(Avec 12 figures)

Reçu: 10 Avril 1994

Mots clés: Marantacées, complexe inflorescentiel, drépanium, diade, homogénéisation. troncature, unité de floraison

Résumé

L'inflorescence d'*Ischnosiphon arouma* (Aubl.) Koern. présente la structure courante des Marantacées. Elle correspond à un ensemble éminemment complexe sous la forme d'un racème composé de drépaniums d'inflorescences spiciformes. Le drépanium étant à considérer comme une inflorescence racémeuse, cet ensemble est donc une panicule d'inflorescences spiciformes. Chaque inflorescence spiciforme quant à elle, est un racème de drépaniums de diades, autrement dit une panicule de diades.

Plusieurs variations ont été observées sur les représentants de cette famille récoltés en Guyane Française, variations dues avant tout à l'intervention de processus d'homogénéisation, de réduction et de troncature.

Au niveau du complexe inflorescentiel, ces processus conduisent à la présence d'épis indéfinis d'inflorescences spiciformes et, au niveau de l'inflorescence spiciforme, à celle d'épis indéfinis de diades ou de monades.

La nature morphologique de la diade est discutée: celle-ci correspond très vraisemblablement à un épillet biflore sans fleur terminale, résultant de la réduction d'un épi plus ou moins florifère à fleur terminale. Le drépanium quant à lui, est à considérer comme dérivant d'une structure paniculaire.

L'identification de l'unité de floraison au sein du complexe inflorescentiel des Marantacées prête à controverse selon que l'on se place d'un point de vue purement typologique ou d'un point de vue biologique. Dans le premier cas, elle serait représentée par la diade; dans le second, elle correspond à l'inflorescence spiciforme, quelle que soit sa structure.

Zusammenfassung

Die Infloreszenz von *Ischnosiphon arouma* (Aubl.) Koern. bietet die übliche Struktur der Marantaceen dar. Sie entspricht einer höchst komplexen Synflores-

ORSTOM Fonds Documentaire
N° : 41.941 ex 1
Cote : B

zenz in Form eines Razems, das aus Drepanien von ährenförmigen Infloreszenzen zusammengesetzt ist. Da ein Drepanium als razemöse Infloreszenz betrachtet werden muß, ist diese komplexe Synfloreszenz eine aus ährenförmigen Infloreszenzen gebildete „Rispe". Jede dieser ährenförmigen Infloreszenzen ist ein Razem von Drepanien, welche Diaden vorzeigen, d.h. eine Rispe von Diaden.

Man beobachtet mehrere Variationen bei den in Französisch Guyana gesammelten Vertretern dieser Familie. Diese Variationen sind hauptsächlich auf Homogenisations-, Reduktions- und Trunkations-Prozesse zurückzuführen.

In den komplexen Synfloreszenzen führen diese Prozesse zur Ausbildung offener „Ähren" von ährenförmigen Infloreszenzen und in den ährenförmigen Infloreszenzen zu offenen „Ähren" von Diaden oder Monaden.

Die morphologische Beschaffenheit der Diade wird diskutiert: sie entspricht sehr wahrscheinlich einem zweiblütigen Ährchen ohne Endblüte, welches nach Reduktion einer mehr oder weniger blütenreichen, mit Endblüte versehenen „Ähre" hervorgeht. Was das Drepanium betrifft, ist dieses als von einer rispigen Struktur abgeleitet, zu betrachten.

Die Suche nach der Blüheinheit in den komplexen Synfloreszenzen der Marantaceen gibt Anlaß zu einer strittigen Frage, je nachdem man sich auf rein typologischen oder auf einen biologischen Standpunkt stellt. Im ersten Fall würde diese Blüheinheit durch die Diade dargestellt, im zweiten Fall entspricht sie der ährenförmigen Infloreszenz, wie auch immer ihre Struktur sein mag.

Schlüsselwörter: Marantaceen, komplexe Synfloreszenzen, Drepanium, Diade, Homogenisation, Trunkation, Blüheinheit.

Introduction

Les auteurs qui ont récemment analysé les structures inflorescentielles des Marantacées (ANDERSSON, 1976; KIRCHOFF, 1986; KUNZE, 1985 et 1989), reconnaissent la complexité de ces structures et l'on ressent leur embarras quand il s'agit d'identifier les différentes unités constituant ces inflorescences. Il en résulte une divergence dans leurs interprétations. En effet, l'application de la terminologie de TROLL (1964, 1969), notamment en ce qui concerne les notions d'inflorescence principale (Hauptfloreszenz) et d'inflorescence de renfort (Cofloreszenz) s'avère délicate et peut prêter à discussion, selon que l'on se place d'un point de vue purement typologique ou d'un point de vue biologique et phylogénétique.

Ce problème avait déjà été soulevé (SELL et CREMERS, 1992) lors de l'analyse du complexe inflorescentiel de *Calathea lutea* (Aubl.) Sprengel, analyse à l'occasion de laquelle avait été mise en évidence la «réitération d'un modèle miniaturisé», que l'on retrouve dans diverses familles réputées évoluées (Poacées, Euphorbiacées, Astéracées).

L'observation des Marantacées trouvées en Guyane Française, nous amène à confirmer la complexité des structures inflorescentielles de cette famille, ces structures étant toujours établies sur un même schéma fon-

damental. Elle nous conduit aussi et surtout à rechercher la nature de l'unité de floraison et partant à caractériser l'inflorescence principale.

On rappellera que l'analyse comparative des inflorescences met en évidence les processus d'homogénéisation et de troncature (SELL, 1976) que l'on retrouve d'une manière générale dans les groupes taxinomiques les plus variés, processus que tous les auteurs s'accordent à présent à reconnaître. Les Marantacées n'échappent pas à la règle.

Matériel et méthodes

Les plantes étudiées ont été récoltées sur le terrain en Guyane Française. Les observations des inflorescences sur matériel frais ou d'herbier ont été réalisées sous binoculaire.

Ci-après la liste des espèces analysées avec la référence des spécimens déposés en herbier au Centre ORSTOM de Cayenne.

Calathea sp. nov. aff. cyclophora Baker (De Granville 868)
Calathea cylindrica (Rosc.) K. Schum. (De Granville 5062)
Calathea elliptica (Rosc.) K. Schum. (Cremers 7327)
Calathea grandis Peters. (De Granville 1425)
Calathea granvillei Andersson (De Granville 6307)
Calathea lutea (Aubl.) Sprengel (De Granville 4504)
Calathea micans (Klotzsch.) Koern. (Cremers 4673, De Granville 3254)
Calathea ovata (Nees & Mart.) Lindl. (De Granville 1121)
Calathea splendida (Lem.) Regel (Andersson 1176)
Calathea squarrosa Andersson & Kennedy (De Granville 4268)
Calathea zingiberina Koern. (De Granville 3260)
Hyleanthe hexantha (Poep. & Endl.) Jonk. & Jonk. (Cremers 7960)
Ischnosiphon arouma (Aubl.) Koern. (De Granville 9245)
Maranta humilis Aubl. (Cremers 7814)
Monotagma exile Hagberg (Cremers 11 953)
Monotagma laxum (Poep. & Endl.) K. Schum. (Andersson 1152)
Monotagma spicatum (Aubl.) Macbr. (Hoff 6421, Andersson 1117)
Myrosma cannifolia L. f. (De Granville 4269, Prévost 1236)
Stromanthe tonckat (Aubl.) Eichl. (Cremers 6477, De Granville 5498)
Thalia geniculata L. (Andersson 1143, Cremers 9598)

L'exemple d'*Ischnosiphon arouma* (Aubl.) Koern.

ANDERSSON (1976) décrit le rameau florifère de cette espèce comme étant une «synflorescence polytélique» selon la terminologie de TROLL. Le «composant inflorescentiel» est interprété comme un agrégat plus ou moins complexe de cymes unipares. Ces conclusions ne nous paraissent pas satisfaisantes dans la mesure où la nature du complexe inflorescentiel dans son ensemble n'est pas précisé et que la structure cymeuse est erronée. Il nous semble donc utile de reprendre cette analyse.

Le complexe inflorescentiel de cette plante coiffe l'axe principal et fait suite à un long entrenoeud qui le sépare de la partie basale feuillée à entrenoeuds courts (voir CREMERS, 1992). Dans sa partie reproductrice, l'axe principal prend un aspect brisé et se termine par une inflorescence en forme d'épi (fig. 1A). Sous cette inflorescence spiciforme se situent 2 ou 3 faisceaux d'inflorescences identiques, chacun de ces faisceaux évoquant à première vue, l'image de formations issues de bourgeons sériés. En réalité, chaque faisceau correspond à un ensemble sympodique d'aspect cymeux (fig. 1B). La position relative des bractées adossées ou prophylles, des interphylles (bractées pouvant axiller des inflorescences) et des hampes inflorescentielles fournit le diagramme d'une faucille ou drépanium. La partie proximale des diverses hampes, c'est-à-dire celle située sous l'interphylle est extrêmement réduite. L'inflorescence spiciforme terminale (Et dans les figures 1A et 1B) émerge de l'ultime faisceau; on la reconnait à sa position opposée à la dernière prophylle.

Le complexe inflorescentiel constitue ainsi une grappe de drépaniums d'épis, couronnée par un épi. Généralement considérée comme une inflorescence cymeuse, le drépanium s'avère finalement être une inflorescence racémeuse (SELL et CREMERS, 1992; MÜLLER-DOBLIES, STÜTZEL et WEBERLING, 1992) puisque sa ramification ne s'effectue pas à l'aisselle de la prophylle adossée, mais à celle de la seconde feuille, c'est-à-dire de l'interphylle, bractée spécialisée opposée à la prophylle. Ainsi le complexe inflorescentiel dans son ensemble, constitue un racème à structure paniculaire, composé d'inflorescences spiciformes.

Au niveau de l'épi (fig. 1C), les schémas donnés par les divers auteurs concordent pour l'essentiel. Chaque bractée portée par l'axe de cet épi abrite une ou plusieurs paires de fleurs ou diades. Vers le sommet, une à plusieurs diades sont solitaires à l'aisselle de chaque bractée, alors qu'en-dessous elles s'agencent par 2 à 4 selon un drépanium (fig. 1D) dont les axes sont extrêmement réduits. On remarquera l'absence d'une diade terminant l'axe de l'épi. Ainsi un tel épi correspond à un racème indéfini (ou polytèle) de drépaniums de diades, autrement dit à un racème à structure paniculaire composé de diades.

On retrouve ainsi, au sein de cette inflorescence spiciforme, le même schéma structural rencontré au niveau du complexe inflorescentiel. Ce dernier présente donc une structure éminemment compliquée, puisqu'il correspond finalement à un racème composé de racèmes composés de diades. Selon la terminologie de TROLL, il appartiendrait aux synflorescences polytèles.

Mais au-delà de ces répétitions successives de structures racémeuses, on remarquera avant tout l'existence du drépanium à deux niveaux de ramification différents. C'est ce qui nous avait amené à dire (SELL et

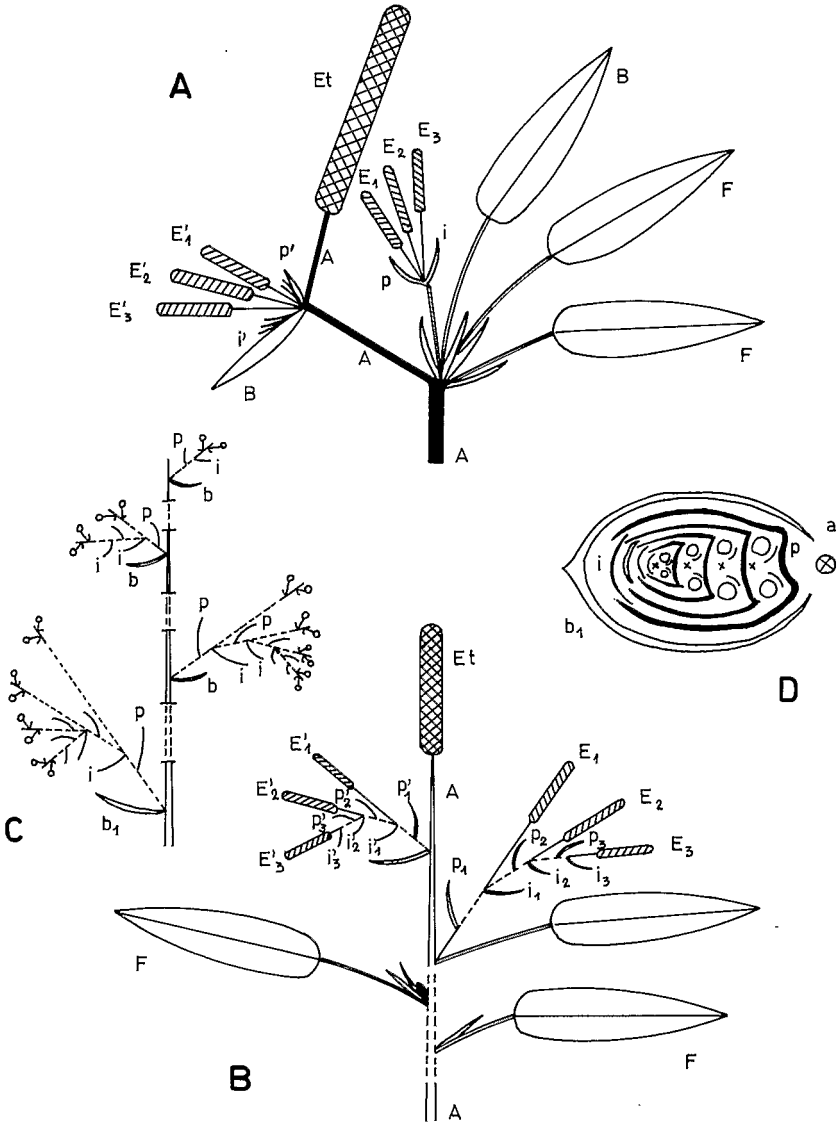

Fig. 1. *Ischnosiphon arouma* (Aubl.) Koern.
A. Représentation semi-schématique du complexe inflorescentiel – B. Représentation schématique de ce même complexe inflorescentiel – C. Schéma d'une partie d'une inflorescence spiciforme – D. Diagramme du drépanium de diades axillé par b1 en C.
A = axe principal; F = feuilles: B = bractées; Et = inflorescence spiciforme terminale; E1 à E3 et E'1 à E'3 = inflorescences spiciformes latérales; p, p1 à p3 et p'1 à p'3 = prophylles; i, i1 à i3 et i'1 à i'3 = interphylles.

CREMERS, 1992) que le drépanium apparait comme une caractéristique des Marantacées et qu'il constitue dans cette famille le «modèle miniaturisé» susceptible d'être reproduit à une échelle plus élevée.

Cependant le drépanium de diades n'est que le composant d'une inflorescence spiciforme, celle-ci constituant l'élément le plus frappant dans le complexe inflorescentiel. Il nous a paru intéressant d'analyser cet «épi» chez quelques Marantacées de Guyane Française pour voir s'il était sujet à variations dans sa structure, puis d'interpréter sa distribution sur la plante.

Les variations au niveau de l'inflorescence spiciforme

L'exemple de *Calathea stromantifolia* Rusby (fig. 2A)

L'extrémité de l'inflorescence spiciforme correspond à un épi composé de quelques drépaniums et pourvu d'une diade terminale. Plus bas chaque axe latéral reproduit cette extrémité. Il existe ainsi le long de l'axe inflorescentiel, une disjonction morphologique séparant une région supérieure homogène et une région inférieure à structure paniculaire (panicule de drépaniums de diades).

L'inflorescence spiciforme de cette espèce correspond donc à une panicule de drépaniums de diades à diade terminale, chaque élément consti-

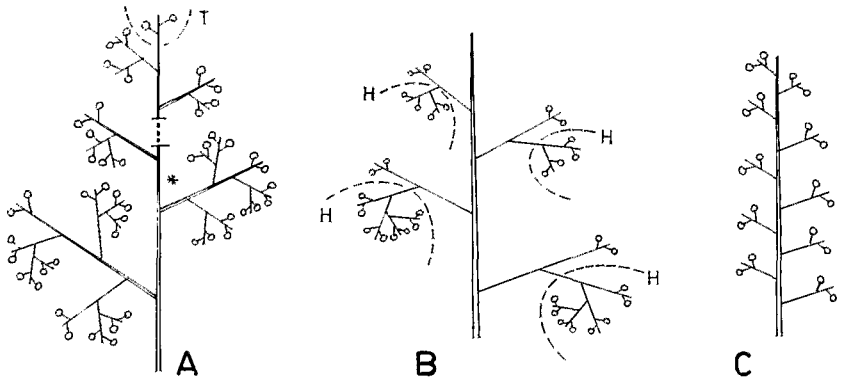

Fig. 2: Différentes structures de l'inflorescence spiciforme (bractées, prophylles et interphylles non figurées).
A. Panicule définie de diades de *Calathea stromantifolia* Rusby (d'après Kunze) – B. Panicule indéfinie de diades de *Calathea elliptica* (Rosc.) K. Schum. – C. Epi indéfini de diades de *Calathea micans* (Klotzsch) Koern.
T = troncature; H – homogénéisation.

tutif, y compris la panicule, relevant d'une structure racémeuse. On peut finalement assimiler cette inflorescence à une panicule définie de diades.

De telles inflorescences, dont l'axe principal se termine par une diade, ont encore été décrites par KUNZE (1985) chez *Calathea rufibarba* Fenzl. Chez *Calathea undulata* Regel., le même auteur observe que la diade terminale s'appauvrit, de telle sorte que l'extrémité de l'axe principal de l'inflorescence spiciforme n'est plus pourvue que d'une seule fleur, c'est-à-dire d'une monade, cette fleur unique étant évidemment latérale.

L'exemple de *Calathea elliptica* (Rosc.) K. Schum. (fig. 2B et 3A)

La diade coiffant l'axe principal a disparu: cette inflorescence a subi la troncature. Cette troncature est d'autant plus évidente que l'axe inflo-

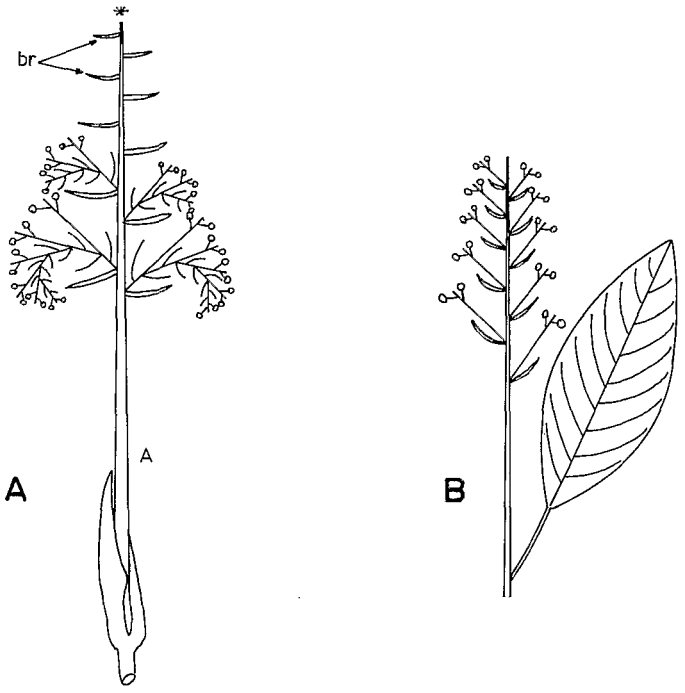

Fig. 3: A. Représentation schématique de l'inflorescence spiciforme de *Calathea elliptica* (Rosc.) K. Schum.;
B. Représentation schématique de l'inflorescence spiciforme de *Calathea micans* (Klotzsch) Koern.
A = axe inflorescentiel. br = bractées stériles.

rescentiel poursuit sa croissance en produisant des bractées stériles (fig. 3A). Par ailleurs, les axes latéraux se sont simplifiés pour adopter une structure identique tout le long de l'axe principal: le processus d'homogénéisation est donc intervenu. Ainsi l'inflorescence spiciforme de cette espèce correspond à un épi indéfini de drépaniums de diades, donc à une panicule indéfinie de diades.

Une telle structure inflorescentielle s'observe également chez *Calathea cylindrica*, *C. grandis*, *C. granvillei*, *C. ovata*, *C. splendida*, *C. squarrosa* et *C. zingiberina*.

L'exemple de *Calathea micans* (Klotzsch) Koern. (fig. 2C et 3B)

Les productions latérales de l'axe inflorescentiel se sont encore simplifiées davantage et ne subsistent plus qu'à l'état de diades, la structure de drépanium ayant disparu.

L'inflorescence de cette espèce est donc un épi indéfini de diades. Les inflorescences de *Calathea granvillei* et de *C. cyclophora* présentent parfois une structure identique à celle de *C. micans*, mais ont par ailleurs une structure semblable à celle de *C. elliptica*, la base de l'axe inflorescentiel portant dans ce dernier cas quelques drépaniums de diades.

On constate donc au sein même du genre *Calathea*, une série continue soumise aux processus de troncature et d'homogénéisation, allant du racème composé défini qu'est la panicule au racème simple indéfini que constitue l'épi.

La distribution des inflorescences spiciformes

En fonction des structures de l'inflorescence spiciforme décrites ci-dessus, on distinguera trois séries de complexes inflorescentiels chez les Marantacées analysées.

La série à inflorescences spiciformes correspondant à des panicules définies (fig. 4)

Les exemples sont empruntés à Kunze (1985): il s'agit de *Calathea stromantifolia* Rusby (p. 98 sous le nom de *C. stromata) et de Maranta leuconeura* E. Morr. (p. 106). Chez ces deux espèces, l'axe inflorescentiel, coiffé par une inflorescence spiciforme à diade terminale, est pourvu d'inflorescences latérales identiques à celle-ci (fig. 4A). Chez *Ataenidia*

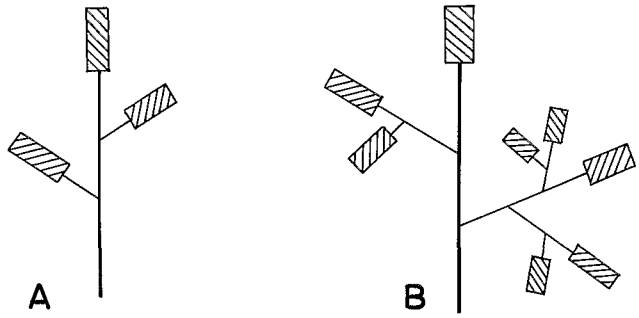

Fig. 4: Distribution des inflorescences spiciformes: chaque rectangle hachuré représente une panicule définie de diades (explications dans le texte).

conferta (Benth.) Milne-Redh. (KUNZE, p. 104), les productions latérales situées directement sous l'inflorescence spiciforme sont plus fournies, puisqu'on observe des inflorescences de 2ème et de 3ème ordre, sans que pour autant leur disposition en drépaniums n'apparaissent clairement (fig. 4B).

Ce dernier exemple montre toutefois que les inflorescences spiciformes qui, rappelons-le, correspondent dans ce cas à une panicule définie, se disposent à leur tour en panicule dont l'axe principal est couronné par une inflorescence spiciforme. Aucune espèce de cette série n'ayant pu être observée en Guyane Française, il n'est guère possible de formuler une conclusion plus exhaustive quant aux relations entre la structure simple que présentent *Calathea stromantifolia* et *Maranta leuconeura* et la structure plus complexe d'*Ataenidia conferta*. On rappellera simplement que cette série, de par la présence d'une diade terminale au niveau de l'inflorescence spiciforme, apparaît comme étant la plus primitive par rapport aux deux suivantes.

La série à inflorescences correspondant à des panicules indéfinies (fig. 5 et 6)

L'inflorescence spiciforme sans diade terminale se trouve isolée à l'extrémité de l'axe principal de *Calathea elliptica* et de *Stromanthe tonckat* (fig. 5A). Celle de la seconde espèce (fig. 6A) est pauciflore, les productions latérales étant réduites à chaque niveau à une ou deux diades.

Les ensembles inflorescentiels sont plus complexes dans la plupart des autres espèces de cette série. Directement sous l'inflorescence spiciforme terminale se développent un seul drépanium d'inflorescences spiciformes

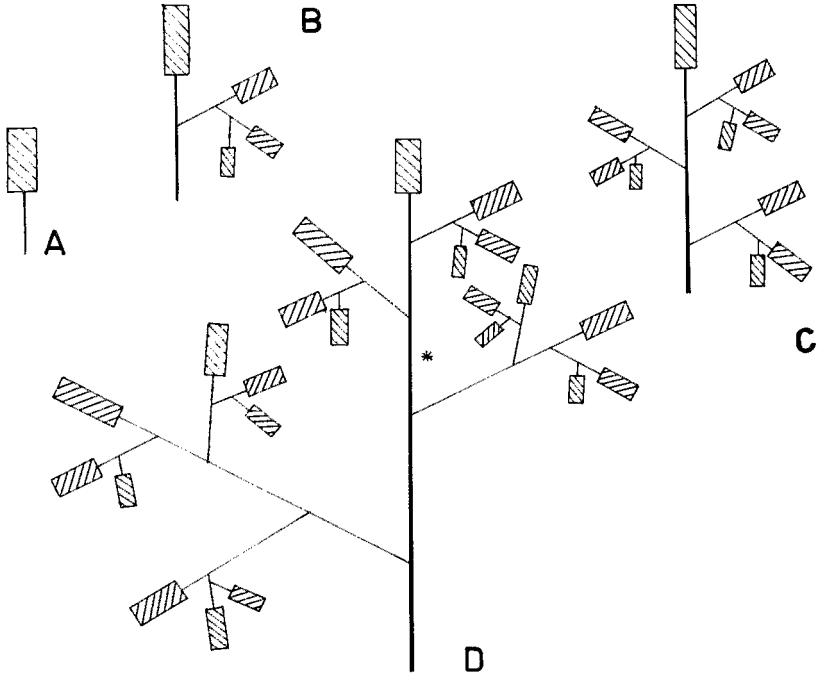

Fig. 5: Distribution des inflorescences spiciformes: chaque rectangle hachuré représente une panicule indéfinie de diades (explications dans le texte).
* = niveau de la disjonction morphologique.

chez *Calathea lutea* (fig. 5B), *Maranta humilis* (fig. 6B), *Hyleanthe hexantha* (fig. 6C) ou plusieurs drépaniums d'inflorescences spiciformes (fig. 5C) chez *Calathea lutea*, *Ischnosiphon arouma*, *Monotagma laxum* et *Monotagma exile*. Le genre *Monotagma* se caractérise par des épillets uniflores, c'est-à-dire par des monades (fig. 6D et 6E). Ces deux structures (fig. 5b et 5c) qui correspondent ainsi à des panicules d'inflorescences spiciformes, sont évidemment très apparentées, ce que confirme *Calathea lutea* qui peut présenter l'une ou l'autre. La différence ne réside que dans un enrichissement floral plus ou moins important, s'étendant sur un nombre variable de noeuds. On remarquera que l'enrichissement par drépaniums d'inflorescences spiciformes se fait d'une manière homogène, les différentes productions latérales étant de structure identique.

On peut supposer que cet enrichissement puisse prendre davantage d'ampleur (fig. 5D) comme dans la série précédente et surtout comme dans la série suivante et que les axes secondaires de l'inflorescence reproduisent la structure de la partie distale homogène de l'axe principal. Il s'instaurerait ainsi le long de l'axe principal du complexe inflores-

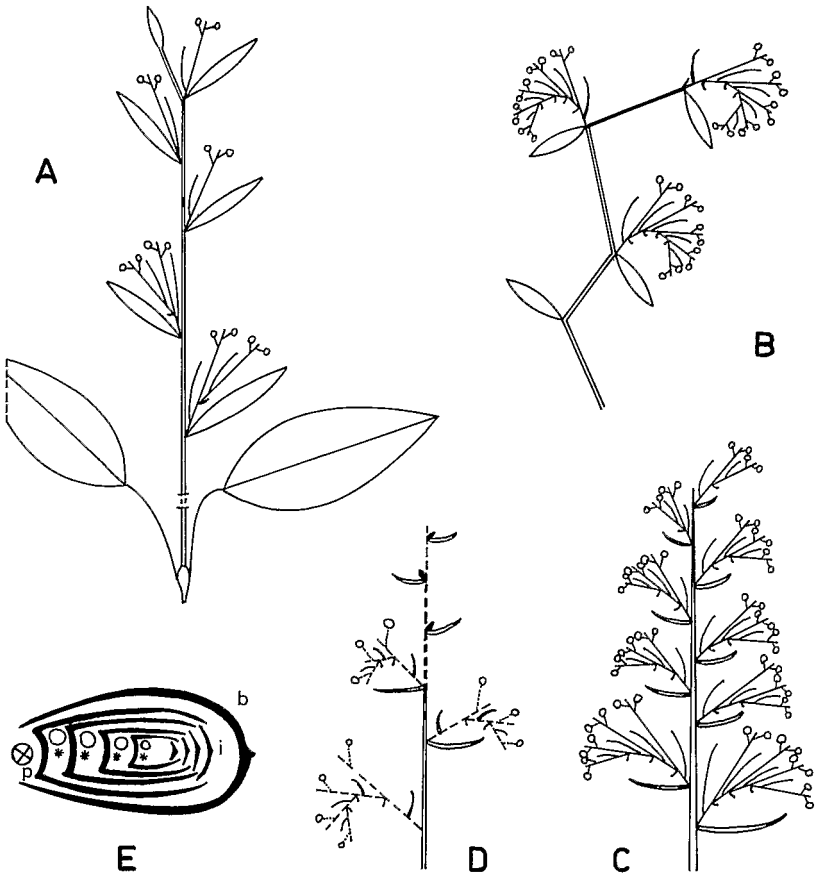

Fig. 6: A. *Stromanthe tonckat* (Aubl.) Eichl.: schéma de l'inflorescence spiciforme pauciflore – B. *Maranta humilis* Aublet: schéma d'une inflorescence spiciforme – C. *Hyleantha hexanthe* (Poep. & Endl.) Jonk. & Jonk.: schéma d'une inflorescence spiciforme – D. *Monotagma densiflorum* (Koern.) K. Schum.: schéma d'une inflorescence spiciforme (d'après Kunze) – E. *Monotagma tomentosum* K. Schum.: diagramme du drépanium de monades (d'après Kunze).
b = bractée; p = prophylles; i = interphylles.

centiel, une disjonction morphologique délimitant une zone supérieure à productions latérales homogènes (comparable au schéma 5C) et une zone inférieure à productions latérales hétérogènes plus complexe. L'ensemble constituerait donc une panicule d'inflorescences spiciformes dont la région distale serait touchée par le processus de l'homogénéisation.

La série à épis indéfinis (fig.7 et 8)

Cette série est similaire à la précédente par les différents types de distribution des inflorescences spiciformes qui sont dans ce cas de simples épis indéfinis de diades ou de monades. Chez *Calathea cyclophora*, *C. granvillei* et certains individus de *C. micans*, l'épi indéfini terminal est solitaire (fig. 7A). L'enrichissement floral est assuré par un seul (fig. 7B) ou par plusieurs (fig. 7C et fig. 8A) épis latéraux chez *Calathea micans* et *Myrosma cannifolia*. La présence de très nombreux épis d'enrichissement se répartissant sur des axes latéraux plus ou moins ramifiés, confère au complexe inflorescentiel de *Thalia geniculata* la structure paniculaire (fig. 7D, 7E et 8F) déjà décrite par KIRCHOFF (1986). Comme dans la série précédente, apparait alors sur l'axe principal, une disjonction morphologique qui révèle le processus d'homogénéisation touchant la partie distale. On remarquera que la structure drépanoïde, qui a complètement disparu au sein de l'inflorescence spiciforme (voir fig. 2C), ne se réalise plus que discrètement au niveau de l'agencement des épis. Ceci est particulièrement visible chez *Monotagma spicatum* (fig. 8B), où

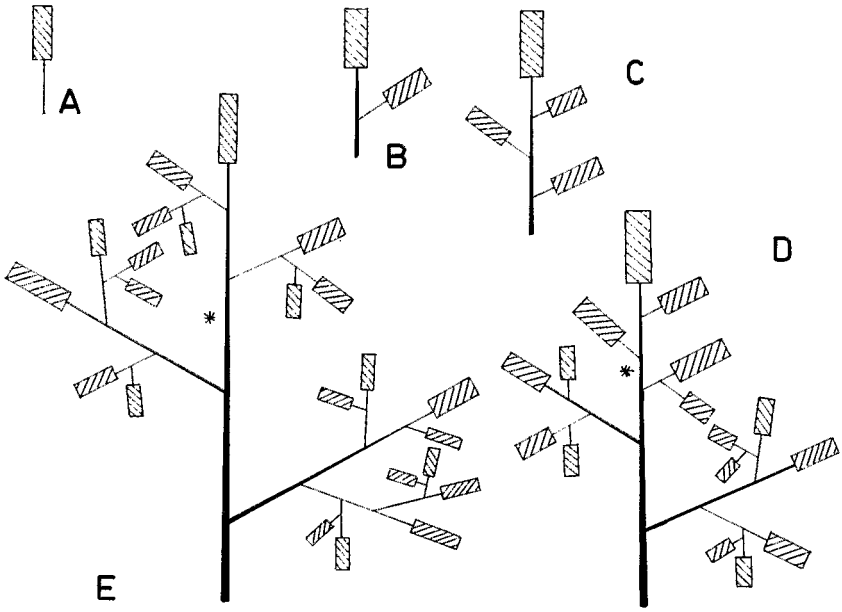

Fig 7: Distribution des inflorescences spiciformes. Chaque rectangle hachuré représente un épi indéfini de diades (explications dans le texte).
* = niveau de la disjonction morphologique.

les épis de monades (fig. 8D), en général solitaires à l'aisselle des bractées spathiformes, constituent à leur tour de longs épis (fig. 8C).

Les trois séries ci-dessus ont été décrites en fonction de la structure de l'inflorescence spiciforme; elles ne constituent en rien des séries évolutives, mais montrent simplement les différents degrés d'enrichissement floral possible par la présence plus ou moins abondante d'inflorescences spiciformes qui, dans leur plus grande complexité, sont réparties selon une structure paniculaire. Elles révèlent par ailleurs le processus d'homogénéisation qui touche une plus ou moins grande partie de la région distale de l'axe principal. Ainsi ce processus instaure une disjonction morphologique qui se situera à un niveau plus ou moins élevé de cet axe principal. Mais l'inflorescence spiciforme en elle-même est soumise au même processus d'homogénéisation, auquel s'ajoute celui de la troncature. Comme on l'a vu, les trois structures principales décrites (fig. 2) constituent, quant à elles, des séries évolutives. Il n'est donc pas étonnant de trouver des espèces d'un même genre dans l'un ou l'autre des ensembles décrits ci-dessus: c'est le cas des genres *Calathea* et *Monotagma*.

Discussion

Les différents éléments constituant le complexe inflorescentiel

Cette analyse confirme l'extrême complexité des inflorescences des Marantacées. Ainsi l'ensemble inflorescentiel est composé de diades (ou plus rarement de monades) souvent agencées en drépaniums; ces derniers s'organisent en une inflorescence spiciforme qui correspond en général à une panicule; la région distale de cette panicule comporte souvent des axes latéraux de structure homogène et se présente finalement sous la forme d'un épi composé de drépaniums de diades (exemple de *Calathea elliptica*, fig. 3A) ou de monades (exemple de *Monotagma densiflorum*, fig. 6D). Parfois l'agencement en drépaniums n'apparaît pas et l'extrémité de l'axe de l'inflorescence spiciforme, voire toute l'inflorescence, correspond alors à un épi de diades (exemple de *Calathea micans*, fig. 3B) ou de monades (exemple de *Monotagma spicatum*, fig. 8D).

Les inflorescences spiciformes se présentent à leur tour en drépaniums, ceux-ci se répartissant en une panicule plus ou moins importante, dont la partie distale peut, sous l'effet du processus de l'homogénéisation, s'organiser en un épi de drépaniums (exemple de *Thalia geniculata*, fig. 7E). Ainsi apparaît à un niveau variable de l'axe principal, une disjonction morphologique: au-dessus de celle-ci les formations latérales

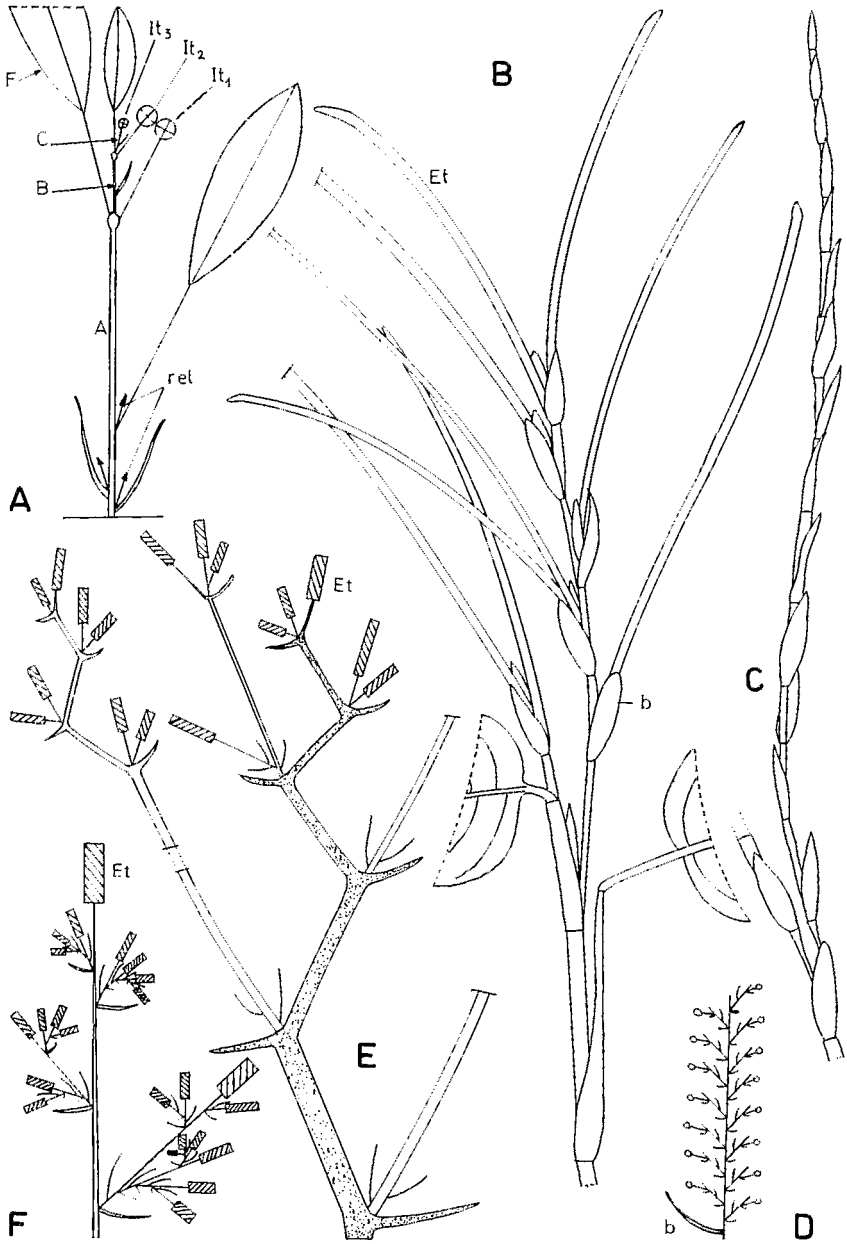

Fig. 8: A. *Calathea micans* (Klotzsch) Koern.: structure sympodiale de la plante, les axes successifs A, B et C portant chacun une inflorescence terminale, respectivement It1, It2 et It3. F = feuille: rel = relais latéraux. – B à D. *Monotagma spicatum* (Aubl.) Macbr – B. Le complexe inflorescentiel constitué de longs épis. – C.

sont homogènes («Kurzparakladien» ou «Spezialparakladien» de l'école de TROLL) et constituent ce que TROLL appelle une «pseudoflorescence»; en-dessous, les formations latérales reproduisent plus ou moins fidèlement la partie supérieure. Quand toutes les formations latérales sont homogènes, les inflorescences spiciformes constituent de simples épis (exemple de *Calathea micans*, fig. 7C).

On relève donc par deux fois des structures parfaitement similaires à deux niveaux différents: racème (inflorescence spiciforme) de drépaniums de diades (ou de monades) et racème (panicule) de drépaniums d'inflorescences spiciformes. L'élément de base est la diade dans le premier cas et l'inflorescence spiciforme dans le second.

Les différentes structures constitutives sont donc la diade (ou la monade), le drépanium et l'inflorescence spiciforme.

La diade

En ce qui concerne la diade, les interprétations les plus contradictoires ont été avancées depuis une centaine d'années (fig. 9).

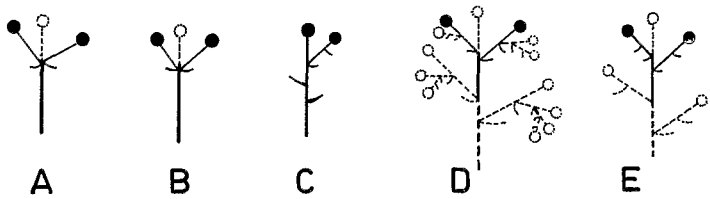

Fig. 9: Diverses interprétations de la diade. A. d'après Eichler – B. d'après Müller – C. d'après Andersson – D. d'après Kunze – E. d'après Sell et Cremers.

EICHLER (1875) y voit un dichasium dont la fleur primipare ferait défaut (fig. 9A): selon cet auteur, les deux fleurs qui présentent une différence dans leur développement, appartiendraient à des axes de générations différentes. MULLER (1885) corrige EICHLER qui n'avait pas observé d'extrémité stérile (fig. 9B), mais maintient l'interprétation de la nature cymeuse de cette diade. ANDERSSON (1976) la décrit comme étant une

---

Un de ces épis constitué de petits épis de monades. – D. schéma d'un épi de monades. b = bractée spathiforme: Et = épi terminal. – E et F. *Thalia geniculata* L.: représentation schématique du complexe inflorescentiel. Chaque rectangle hachuré représente un épi indéfini de diades. Et = épi terminal. E.: Allure générale de la plante (en pointillés, l'axe principal). – F.: L'axe principal a été redressé pour la clarté de l'interprétation.

cyme unipare biflore à laquelle serait associée une prophylle, une interphylle et des bractéoles (fig. 9C). Son argumentation repose sur le fait que les deux fleurs sont asymétriques, l'une étant l'image-miroir de l'autre et que cette structure reproduit celle de l'inflorescence observée dans d'autres familles de Zingibérales. Dans ce cas, on ne devrait pas observer d'extrémité stérile entre les deux fleurs; or la présence de celle-ci est nettement établie (KUNZE, 1985; SELL et CREMERS, 1992). Enfin KUNZE (1985) juge que la position des deux fleurs, bien qu'à développement inégal, n'est pas dichasiale. En effet, à l'origine les deux fleurs seraient insérées sur deux noeuds différents, ce que confirmerait le développement occasionnel d'un entrenoeud les séparant discrètement; la contraction des différents axes mènerait alors, dans la plupart des cas, à une position apparemment uninodale. Ainsi l'insertion des deux fleurs d'une diade serait distique. D'autre part, la présence occasionnelle d'une troisième fleur décrite chez *Ctenanthe setosa* (Rosc.) Eichl. corroborerait le fait que l'extrémité de l'axe apparaissant entre les deux fleurs n'est pas à considérer en tant que reste de la fleur primipare d'un dichasium, mais correspond à l'extrémité de l'axe principal d'un racème indéfini et dans ce cas, d'un épi biflore indéfini. Par ailleurs, prenant en compte l'ensemble des structures inflorescentielles chez les Zingibérales, KUNZE considère que chaque fleur de la diade serait l'équivalent typologique d'une cyme scorpioïde réduite, la diade représentant ainsi un thyrse réduit (fig. 9D).

L'interprétation de la diade en tant qu'épi biflore indéfini paraît être la plus plausible (fig. 9E). La présence, certes exceptionnelle, d'une troisième fleur également observée chez *Calathea lutea* (SELL et CREMERS, 1992), ainsi que le fait qu'aucune structure cymeuse n'ait jamais été décelée chez les Marantacées, ne sont peut-être pas des arguments déterminants, mais plaident avantageusement en faveur d'une structure racémeuse plutôt que de celle d'une structure cymeuse.

Le drépanium

La nature du drépanium a déjà été précisée précédemment, à l'occasion de la description de *Calathea lutea* (SELL et CREMERS, 1992). En effet, cette composante du complexe inflorescentiel des Marantacées observées jusqu'alors, évoque à première vue la structure d'une cyme unipare scorpioïde étirée (fig. 10B). Néanmoins et de quelle que manière que ce soit, le drépanium ne répond pas à la définition d'une ramification cymeuse, puisque une telle ramification ne s'élève pas de l'aisselle de la prophylle (préfeuille adossée des Monocotylédones), mais de l'aisselle d'une seconde feuille, l'interphylle (fig. 10B et 10E), terme utilisé par TOMLINSON (1961) en remplacement du terme « mésophylle » employé

auparavant par SCHUMANN (1902), HOLTTUM (1955) et autres. Comme le notent MÜLLER-DOBLIES et coll. (1992), aucun exemple de structure intermédiaire entre la cyme unipare scorpioïde étirée ou la cyme unipare hélicoïde très largement ouverte vers le drépanium n'est connu.

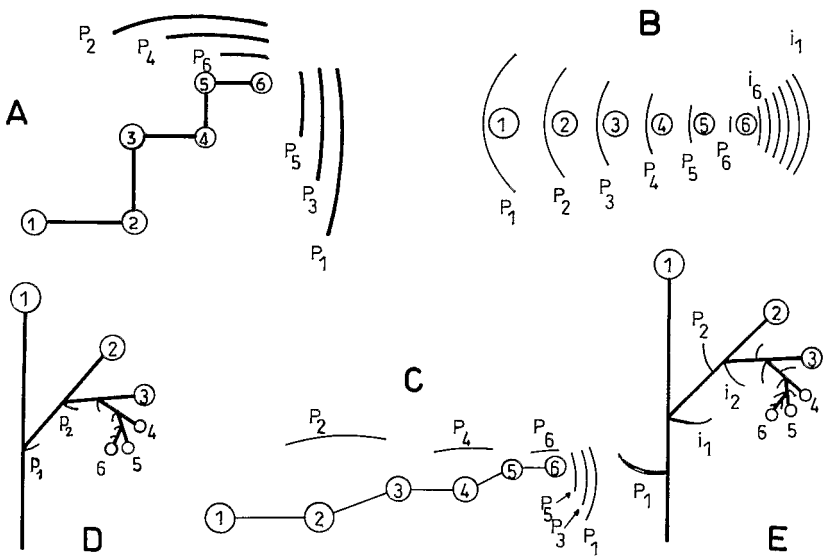

Fig. 10: Cyme unipare scorpioïde et drépanium.
A. Diagramme classique de la cyme unipare scorpioïde – B. Diagramme du drépanium. – C. Diagramme d'une cyme unipare scorpioïde étirée. – D. Représentation schématique de la cyme unipare scorpioïde. – E. Représentation schématique du drépanium.
p1 à p6 = les prophylles; i1 à i6 = les interphylles; 1 à 6 = les différentes fleurs.

Ainsi d'un point de vue phylogénétique, le drépanium doit-il être dérivé d'une structure plus abondamment ramifiée, c'est-à-dire d'une structure paniculaire qui, par définition, relève d'une ramification racémeuse.

L'inflorescence spiciforme

La plupart des exemples décrits montrent qu'une telle inflorescence, qui simule un épi, correspond finalement à une panicule. Son origine est à rechercher dans la structure d'une panicule d'épillets triflores (fig. 11A). De telles triades ne sont pas exceptionnelles chez les Angiospermes et ont été par exemple décrites chez les Myrtales (SELL, 1981;

SELL et CREMERS, 1987). Ces triades s'ordonnent le plus souvent en drépaniums sur les axes latéraux des Marantacées.

D'un point de vue phylogénétique, deux processus peuvent alors intervenir sur une telle structure paniculaire: l'homogénéisation plus ou moins étendue des axes latéraux supérieurs qui transforme tout ou partie de cette panicule en un épi de drépaniums (fig. 11B') et la réduction soit simultanée, soit en général ultérieure, des axes latéraux qui fait disparaître la structure drépanoïde, de telle sorte que ne subsistent plus que les ramifications de premier ordre (fig. 11B). Dans ce cas, l'inflorescence spiciforme correspond alors à un véritable épi, plus précisément à un épi défini d'épis très réduits (exemples de *Calathea micans*, *Monotagma spicatum*,...).

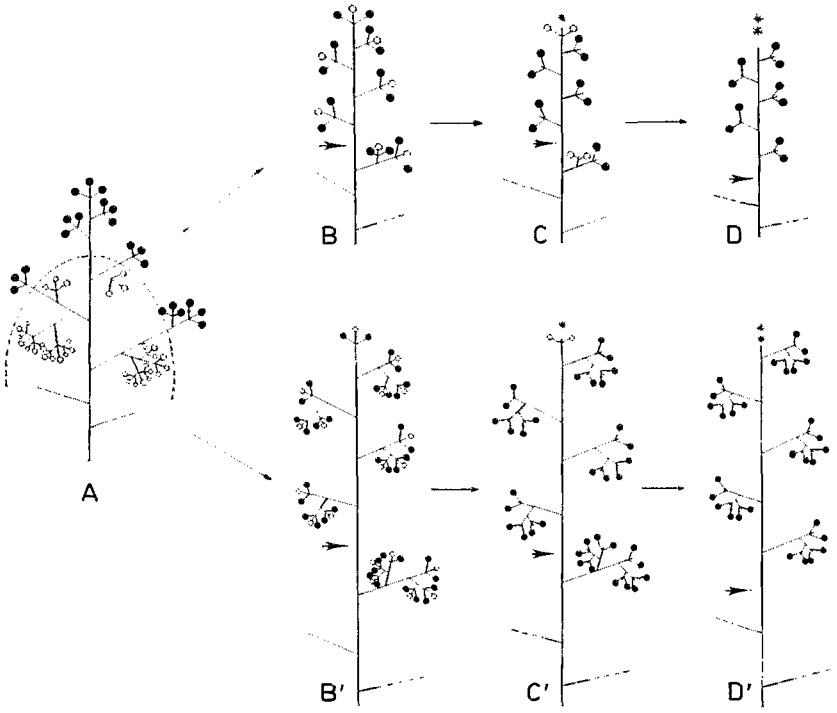

Fig. 11.: Filiation des inflorescences spiciformes des Marantacées (explications dans le texte). * = troncature de 1er degré; ** = troncature de 2ème degré; → = niveau de la disjonction morphologique.
En A la courbe en pointillés indique l'abréviation ontogénique; à la base de chaque inflorescence, les tirets indiquent des axes latéraux supplémentaires susceptibles de se développer; les cercles blancs représentent les fleurs qui ne se développeront pas lors de la prochaine étape de l'évolution.

La notion de réduction peut être discutable, car on pourrait à l'inverse, envisager un enrichissement par une structure drépanoïde. Cependant toutes les analyses sur les inflorescences en général, nous apprennent que dans les structures complexes, notamment dans les taxons réputés évolués, on assiste toujours à des phénomènes de réduction liés à des phénomènes de contraction. La perte d'organes reproducteurs est alors compensée par des pousses de renfort (ou pousses d'enrichissement) se développant sous l'inflorescence principale soumise à ces phénomènes (SELL, 1976). Les Marantacées sont, quant à elles, une illustration parfaite de ces réductions et de ces contractions au niveau de l'inflorescence élémentaire et qui plus est, au niveau des organes reproducteurs proprement dit (androcée réduit à une étamine et gynécée dont deux des trois loges ovariennes avortent souvent).

Toujours d'un point de vue phylogénétique, s'ajoute tôt ou tard aux processus d'homogénéisation et de réduction, celui de la troncature, qui peut se réaliser à deux niveaux: une troncature de 1er degré par disparition des fleurs coiffant les épillets triflores de l'axe principal et des axes latéraux (fig. 11 B, 11B', 11C et 11C') et une troncature de 2ème degré par disparition de la diade terminant l'axe principal (fig. 11D et 11D'). L'inflorescence spiciforme correspond alors en partie ou dans sa totalité selon l'étendue de l'homogénéisation, à un épi indéfini de drépaniums de diades (exemple de *Calathea elliptica,* fig. 3A) ou de monades (exemple de *Monotagma densiflorum,* fig. 6D) ou à un épi indéfini de diades (exemple de *Calathea micans,* fig. 3B) ou de monades (exemple de *Monotagma spicatum,* fig. 8D). La troncature de 1er degré intervient d'ailleurs le plus souvent déjà sur la structure paniculaire. Elle conduit à la présence de ces diades (parfois réduites à des monades) si caractéristiques chez les Marantacées. On a vu que KUNZE (1985), se basant sur une étude de l'ensemble des Zingibérales, considère chaque diade comme étant le résultat de la réduction (qu'il assimile à une abréviation ontogénique) d'un racème de cymes, c'est-à-dire d'un thyrse, chacune des fleurs latérales représentant la fleur primipare d'une cyme (fig. 9D). Toutefois aucune fleur secondaire représentant un tel enrichissement cymeux de la diade n'a jusqu'à présent pu être observée.

La recherche de l'unité de floraison

Se pose à présent le problème de reconnaître lequel de ces éléments constituant le complexe inflorescentiel des Marantacées représente l'unité de floraison, c'est-à-dire l'élément fondamental de la floraison qui constitue ce qu'il est convenu d'appeler l'inflorescence principale («Hauptfloreszenz» de l'école allemande; «main inflorescence» des

anglophones). Pour les Marantacées, la réponse ne paraît pas aisée. En effet, les différents auteurs ne tranchent pas nettement la question ou présentent des réponses contradictoires. C'est ainsi que KUNZE (1985), dans ses illustrations, indique la diade comme représentant cette inflorescence principale («HF» dans les légendes des figures). Par ailleurs (p. 117), il considère que les drépaniums constituent l'unité de base qui permet d'interpréter la structure inflorescentielle. Enfin, quand il traite l'exemple d'*Ischnosiphon sp.* (p. 111 - 112), il constate que la simplification et l'homogénéisation de la structure hautement complexe ont été tellement importantes, que toute l'inflorescence («Synfloreszenz»), à l'origine très ramifiée, est devenue sous forme réduite, l'unité de base d'une inflorescence composée, ce qui signifie que toute la région située au-dessus de la disjonction morphologique de l'inflorescence spiciforme simule une inflorescence principale. Cet ensemble prend alors le nom de «pseudoflorescence». KIRCHOFF (1986) semble rejoindre cette idée en étudiant *Thalia geniculata*, espèce chez laquelle il considère que l'unité de floraison serait l'épi indéfini de diades qu'il appelle «florescence».

Ces indécisions dénotent clairement la difficulté à déterminer l'unité de floraison des Marantacées.

Elles nous paraissent avant tout imputables au point de vue duquel on se place. Si l'on s'en tient à un aspect purement typologique dans l'esprit des idées de TROLL par exemple, il est parfaitement logique de considérer la diade comme élément de base chez les Marantacées, cette diade se distribuant à l'origine sur une structure paniculaire tout en couronnant l'axe principal (fig. 12B). On peut tenir compte du fait que cette diade elle-même faisait partie à l'origine d'une structure racémeuse définie, c'est-à-dire à fleur terminale (fig. 12A), cette dernière pouvant alors jouer le rôle de l'élément floral de base. Une troncature de 1er degré faisant disparaître ce dernier, conduit donc à le remplacer par un élément analogue qui est la diade. Chez les espèces encore plus évoluées, intervient une troncature de 2ème degré éliminant la diade terminale (fig. 12C). L'unité de base devient alors l'ensemble homogénéisé de la partie distale de l'axe principal, c'est-à-dire l'épi de diades.

On touche là au problème d'analogie et d'homologie, toute la typologie devenant alors fort complexe si l'on ne veut tenir compte que de la seule origine des inflorescences dérivées. C'est ainsi qu'apparaissent notamment les notions de «pseudoflorescence» et de «synflorescence polytèle tronquée» (*polytele Rumpfsynfloreszenz, truncate polytelic synflorescence*) qu'il convient dans ce cas d'appliquer aux Marantacées (KUNZE, 1985) et que l'on retrouve dans d'autres groupes taxinomiques (TISSOT et WEBERLING, 1993).

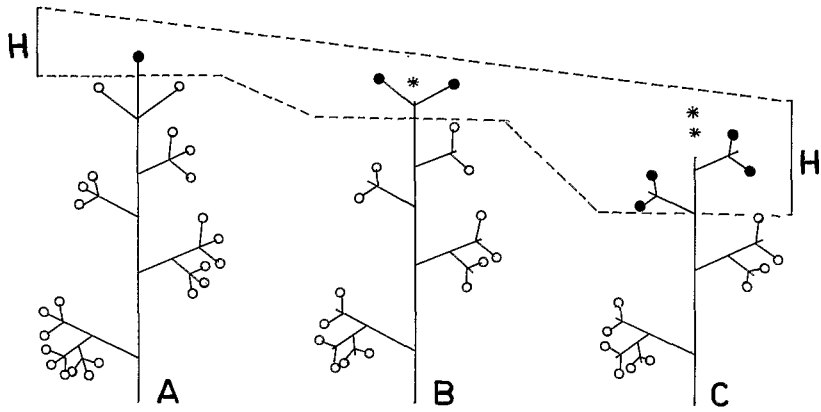

Fig. 12.: L'unité de floraison – Son homologie (H).
A. Fleur terminale. – B. Diade terminale; * = troncature de 1er degré. – C. Racème terminal de diades; ** = troncature de 2ème degré.

Toutefois, il paraît plus intéressant d'envisager la recherche de l'unité de floraison d'un point de vue plus biologique. Cette unité de floraison est repésentée en particulier par l'inflorescence principale ou unité de floraison principale; or de ce point de vue, celle-ci est définie par plusieurs critères (SELL, 1969 p. 241 et SELL, 1976 p. 248):

- elle coiffe l'axe principal,
- elle se répète en général fidèlement sur les ramifications latérales issues de l'axe principal sous forme d'inflorescence de renfort,
- son épanouissement est précoce par rapport à celui des inflorescences de renfort les plus proches,
- elle correspond à la floraison minimale d'un individu, c'est-à-dire que dans des conditions de croissance très précaires qui génèrent des plantes chétives, le développement d'inflorescences de renfort fait défaut, de telle sorte que seule l'inflorescence principale est présente.

Dans ce cadre ainsi défini, il est bien évident que ni la diade qui n'est que rarement présente à l'extrémité de l'axe principal, ni le drépanium qui n'apparaît plus dans certains cas *(Calathea micans, Monotagma spicatum...)* ne remplissent le rôle d'unité de floraison principale, donc d'unité de floraison tout court.

Ne subsiste que l'inflorescence spiciforme pour remplir cette fonction. Cette inflorescence, on l'a vu, présente le plus souvent une structure paniculaire typique, structure qui apparaît comme étant fondamentale

chez les Marantacées. Touchée par l'homogénéisation, la simplification et la troncature, elle donne lieu à des inflorescences variées pouvant aller jusqu'à l'épi de diades ou de monades. La réalisation, à partir de la panicule de racèmes définis sous l'effet de l'homogénéisation, puis de racèmes indéfinis par troncature, a fait l'objet de plusieurs analyses, notamment chez les Acanthacées, les Rosacées et les Myrtales (SELL, 1969, 1976, 1981; MARESQUELLE, 1970; SELL et CREMERS, 1987). Quelle que soit sa structure, l'inflorescence spiciforme répond aux critères définis ci-dessus.

Cette inflorescence spiciforme des Marantacées est en définitive comparable à la panicule du *Syringa vulgaris* L. (Oleaceae). Nul ne prétendrait que la fleur constitue l'unité de floraison de cette espèce. Même quand une telle panicule est, pour une raison ou une autre, très peu florifère, il n'en demeure pas moins qu'elle affirme sa structure.

Finalement, pour les Marantacées, ce qui frappe à première vue, c'est bien cette inflorescence spiciforme qui se repète ou non sur différents axes et non une diade ou un drepanium. Il s'avère donc que c'est bien elle qu'il convient de considérer comme unité de floraison.

Références bibliographiques

ANDERSSON, L.: The synflorescence of the Marantaceae – Organization and descriptive terminology. Bot. Not. *129:* 39 - 48 (1976).

CREMERS, G.: L'architecture des Marantacées en Guyane Française. Bull. Soc. bot. Fr., *139*. Lettres botaniques (2): 141 - 154 (1992).

EICHLER, A. W.: Blütendiagramme. 1. Teil, Leipzig (1875/78).

HOLTTUM, R. E.: Growth habits of Monocotyledons – Variations on a theme. Phytomorph. *5:* 399 - 413 (1955).

KIRCHOFF, B. K.: Inflorescence structure and development in the Zingiberales: Thalia geniculata (Marantaceae). Can. J. Bot. *64:* 859 - 864 (1986).

KUNZE, H.: Die Infloreszenzen der Marantaceen und ihr Zusammenhang mit dem Typus der Zingiberales-Synfloreszenz. Beitr. Biol. Pflanzen *60:* 93 - 140 (1985).

KUNZE, H.: Probleme der Infloreszenztypologie von W. Troll; Pl. Syst. Evol. *163:* 187 - 199 (1989).

MARESQUELLE, H. J.: Le thème evolutif des complexes d'inflorescence – Son aptitude à susciter des problèmes nouveaux. Bull. Soc. bot. *Fr. 117:* 1 - 4 (1970).

MÜLLER, F.: Die Blütenpaare der Marantaceen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. *3:* 54 - 56 (1885).

MÜLLER-DOBLIES, D., STUTZEL, T. et WEBERLING, F.: A drepanium is not a cyme. Flora *187:* 61 - 65 (1992).

SCHUMANN, K.: Marantaceae, in: Engler, H. G. A. (ed.): Das Pflanzenreich IV, *48:* Weinheim, 1 - 176 (1902).

SELL, Y.: Les complexes inflorescentiels de quelques Acanthacées; Etude particulière des phénomènes de condensation, de racémisation, d'homogénéisation et de troncature. Ann. Sc. Nat. et Biol. végét., 23ème série, *10:* 225 - 300 (1969).

SELL, Y.: Tendances évolutives parmi les complexes inflorescentiels. Rev. Gen. Bot. *83:* 247 - 267 (1976).

SELL, Y.: Die komplexen racemösen Infloreszenzstrukturen bei einigen Myrtalen. Beitr. Biol. Pflanzen *56:* 381- 414 (1981).

SELL, Y. et CREMERS, G.: The reiteration of the miniaturised model in some complex inflorescences. Flora *187:* 51- 59 (1992).

TISSOT, M. et WEBERLING, F.: Infloreszenz-Untersuchungen an Leguminosae-Caesalpinioïdeae. Akad. Wiss. Lit. Mainz. Tropische und subtropische Pflanzenwelt *84* (1993).

TOMLINSON, P. B.: Morphological and anatomic characteristics of Marantaceae. J. Linn. Soc. London, *58:* 55 - 78 (1961).

TROLL, W.: Die Infloreszenzen. Bd. 1, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart (1964).

TROLL, W.: Die Infloreszenzen. Bd. 2, 1, Gustav Fischer Verlag Stuttgart. Portland – USA (1969).

Adresse des auteurs:

Prof. Dr. YVES SELL

Institut de Botanique de l'Université Louis Pasteur
28 rue Goethe – F-67000 Strasbourg

Dr. GEORGES CREMERS

Centre ORSTOM – B.P. 165 –
F-97323 Cayenne Cedex

Sonderdruck aus:

Beiträge

zur

Biologie der Pflanzen

Herausgegeben von

Prof. Dr. Helmut Schraudolf
Prof. Dr. Stefan Vogel
Prof. Dr. Focko Weberling

68. Band · Erstes Heft

DUNCKER & HUMBLOT / BERLIN 1993/94