

Zeitschrift: Boissiera : mémoires de botanique systématique
Herausgeber: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève
Band: 48 (1994)

Artikel: Les Aquifoliaceae péruviennes : éléments pour une révision des Aquifoliaceae néotropicales
Autor: Loizeau, André
Kapitel: 3: Partie descriptive
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-895414>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 24.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

3. Partie descriptive

3.1. MORPHOLOGIE

Cette partie va nous permettre de décrire les caractères que nous avons retenus pour la description des espèces à travers le format DELTA. Les graphiques mettent en évidence l'amplitude dans laquelle les valeurs de ces caractères se développent. Ils nous ont aidé à définir les classes des valeurs numériques pour les programmes de DELTA pour KEY, le programme de fabrication des clés, de DELTA pour PCLASS, le programme de phénétique, de PAUP, le programme de cladistique.

3.1.1. ARCHITECTURE, PHYLOTAXIE

Les descriptions des architectures des arbres n'ont pas été intégrées à la base de données, faute d'informations venant du terrain. D'après HALLÉ & al., 1978, *Ilex paraguariensis* et *Ilex mitis* suivent le modèle de Rauh, alors que *Ilex aquifolium* et *Ilex cornuta* suivent le modèle de Massart.

Nous n'avons pas d'indications concernant l'architecture des arbustes et des arbrisseaux. Les arbres que nous avons observés dans la nature étaient généralement formé d'un tronc de faible diamètre relativement à la hauteur, avec des branches parfois fines et très longues qui peuvent retomber jusqu'à terre comme le feraient des lianes. Nous pensons que quelques espèces ou échantillons signalés comme lianescents ont été mal observés et incorrectement décrits, à cause de ce port.

La phyllotaxie est de 2 tours et 5 feuilles (la sixième en face de la première) pour revenir à son point de départ (2/5, c'est-à-dire un écartement de 144° entre chaque feuille). Ce rythme est le même pour tous les éléments de la plantes: feuilles, phéophylles ou cymes dans l'inflorescence.

3.1.2. TYPE BIOLOGIQUE, TRONC, ÉCORCE

Type biologique, hauteur de l'arbre et diamètre du tronc – Nous avons sélectionné trois classes pour le type biologique: arbre, arbuste et arbrisseau. La Figure 2 montre que la hauteur de la classe des arbres est une notion importante. Il faudrait au minimum séparer cette classe en deux: "petits arbres" et "grands arbres". La classe des petits arbres comprendrait les espèces incluses entre 7 et 10 m, voire inférieures (7 m est la valeur généralement admise pour séparer les arbustes des arbres sous les tropiques) et les grands arbres les valeurs supérieures à 10 m. Mais la différence entre petits arbres et arbustes est bien trop difficile à apprécier sur les étiquettes d'herbier, car les collecteurs n'ont pas tous les mêmes notions. Afin de compléter l'information fournie par le type biologique, nous définissons les hauteurs en deux classes dont la limite est fixée à 10 m.

Les mesures de diamètre du tronc (Figure 2) sont rares (15 pour 50 espèces), mais montrent toutefois une amplitude (6-60 cm, Figure 3) en relation avec les différentes hauteurs d'arbre (6-30 m, Figure 4). Ces mesures s'entendent DBH (diamètre à hauteur de poitrine, c'est-à-dire à

135 cm du sol). Ces quelques mesures montrent que le diamètre est lié à la hauteur. La mesure du diamètre du tronc ne nous apporte pas d'information spécifique.

Base du tronc – Nous n'avons pas observé de structures particulières liées à la base du tronc (racines échasses, contreforts, etc.). Elle est du type leptocaulé.

Ecorce – L'écorce du tronc est généralement grisâtre ou ocre. A l'entaille, on observe un sous-épiderme vert-clair, puis l'écorce proprement dite est jaunâtre, tirant sur l'ocre. La structure est finement granuleuse. Le bois est jaune-clair, voire très clair. Une à deux minutes après l'entaille, la sève montre une oxydation noire. La surface du bois se couvre de petites lignes verticales noires. Ces caractéristiques sont remarquablement constantes chez tous les exemplaires vivants que nous avons pu observer (*Ilex aquifolium*, *I. blanchetii*, *I. brevicuspis*, *I. macfadyenii*, *I. paraguariensis*, *I. psammophila*, *I. theezans*, *I. vismiifolia*). Dans le terrain, les *Aquifoliaceae* partagent ce caractère avec les *Nyctaginaceae*, ce qui a aussi été observé par GENTRY (comm. pers.).

Rameaux – Les rameaux sont généralement pubescents lorsqu'ils sont jeunes, puis deviennent glabres avec le temps. Les poils sont unicellulaires. Ils mesurent généralement quelques dixièmes de millimètres et ne sont souvent visibles qu'avec une loupe. Les rameaux "hirsutes" sont recouverts de poils pouvant atteindre 2-3 mm. Les espèces caractéristiques de ce point de vue sont *I. ericoides*, *I. villosula* et *I. gotardensis*. Mais ce n'est pas un caractère permanent et les rameaux de plus d'une année n'ont jamais été observés comme "hirsutes".

La surface du rameau peut être lisse ou rugueuse. Sa couleur, toujours à l'état sec, est grisâtre, rougeâtre à noirâtre, ou brunâtre à ocre. Souvent les jeunes rameaux sont plutôt rougeâtres à noirâtres et deviennent grisâtres avec le temps. Par contre il nous semble que les rameaux brunâtres à ocre ont tendance à conserver cette couleur en vieillissant.

Les lenticelles, lorsqu'elles sont présentes, ont généralement une forme elliptique, le plus grand diamètre dans le sens du rameau.

L'espace interfoliaire, toujours mentionné par LOESENER (1901, 1908), est un caractère qui est valable pour caractériser des arbrisseaux (en altitude) avec des feuilles très serrées disposées en tuiles ascendantes par rapport aux autres espèces. Sinon pour la grande masse des espèces à thyrses proliférantes, ce caractère présente une amplitude trop importante (Figure 6). Les valeurs possibles pour chaque espèce se recouvrent presque toutes, comme le montre le graphique de la Figure 6.

Croissance des rameaux (pousses) – Les pousses végétatives ou florifères ont une structure qui semble être constante parmi toutes les espèces. Juste au-dessus des noeuds se trouvent un certain nombre de cicatrices foliaires, relativement rapprochées. Ce sont les vestiges des bractées (phérophylles¹) qui ont servi à protéger le bourgeon terminal pendant la période de repos. Ces bractées sont généralement au nombre de 4 à 5. Puis l'espace interfoliaire s'allonge. Les feuilles de la partie proximale de la pousse ne se développent pas complètement, relativement à celles de la partie médiane qui ont un développement normal. Faut-il y voir une influence du méristème terminal? Vers le sommet des rameaux les feuilles diminuent souvent de dimension, car elles n'ont généralement pas encore atteint leur pleine maturité.

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

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

Bourgeons – Les bourgeons axillaires (méristèmes axillaires) sont généralement uniques sur une pousse saisonnière. Quelques espèces font toutefois exceptions, par exemple *I. inundata* ou *I. vismiifolia* dont les bourgeons donnant des thyrses sont doubles (Figure 7).

Stipules – Au niveau des bourgeons, les stipules sont si peu développés qu'ils ne jouent aucun rôle protecteur (HALLÉ & al., 1978).

Les stipules sont généralement petits et caduques (Figure 8). Ils ne mesurent guère plus de 1 mm. Ils sont pourtant remarquables chez quelques espèces et peuvent même atteindre 8 mm chez *I. laurina*, élément caractéristique de cette espèce (Figure 8).

Nous n'avons pas observé de forme bien particulière. Ils sont soit deltoïdes, soit linéaires.

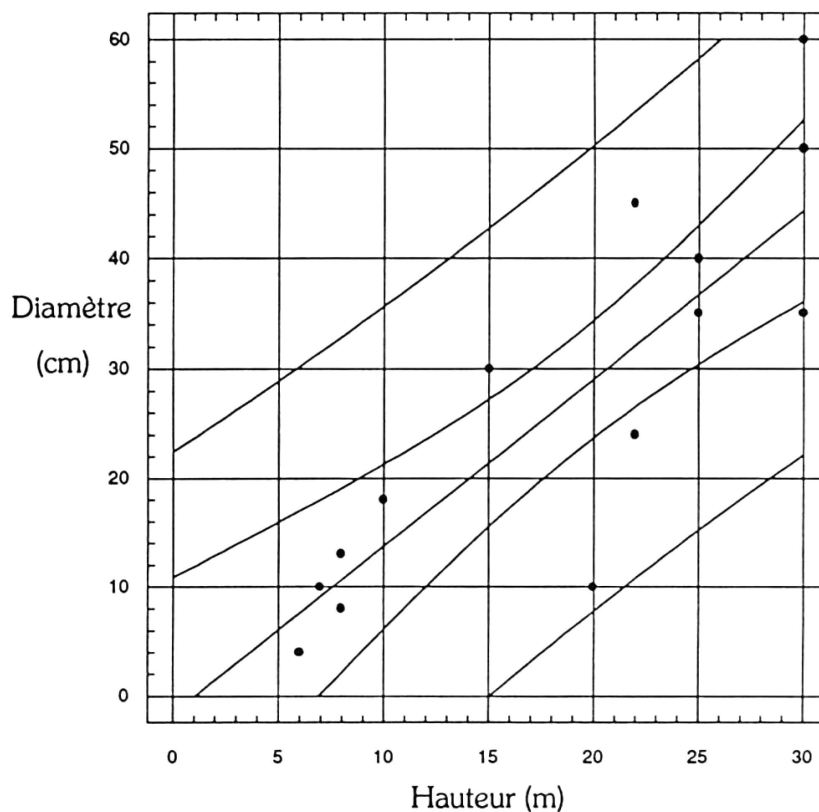


Figure 2. – Droite de régression du diamètre maximum du tronc sur la hauteur maximum de l'arbre.

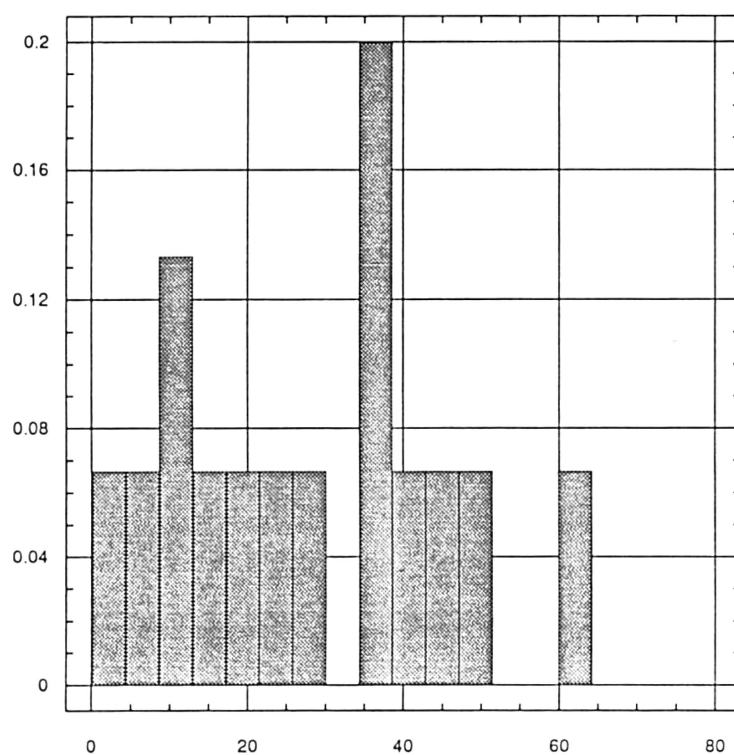


Figure 3. – Fréquence relative du diamètre maximal (cm).

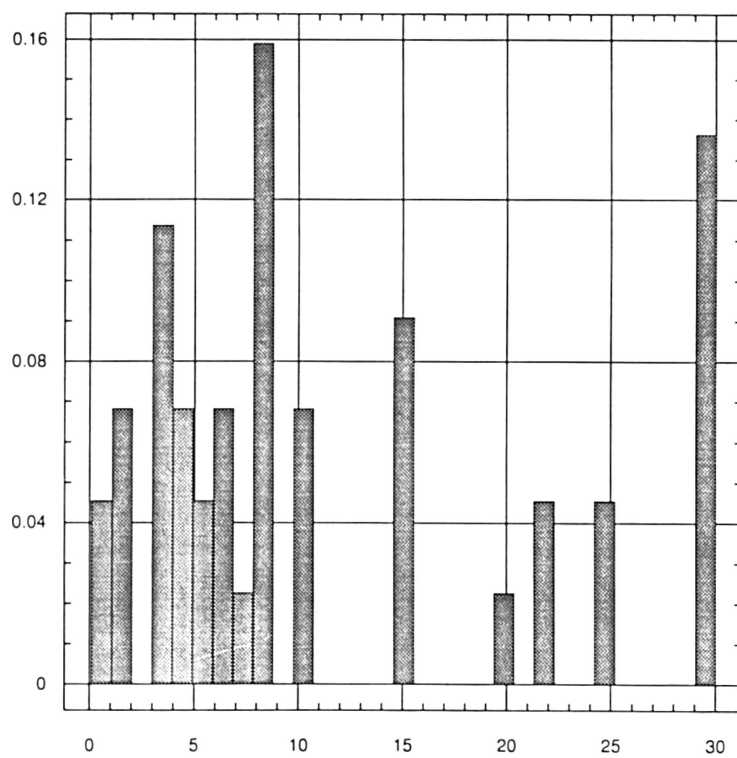


Figure 4. – Fréquence relative de la hauteur maximale (m).



Figure 5. – Photo de l'entaille du tronc d'un *Ilex theezans*, à Porto Seguro (Bahia, Brésil). La largeur de l'entaille est d'environ 3 cm.

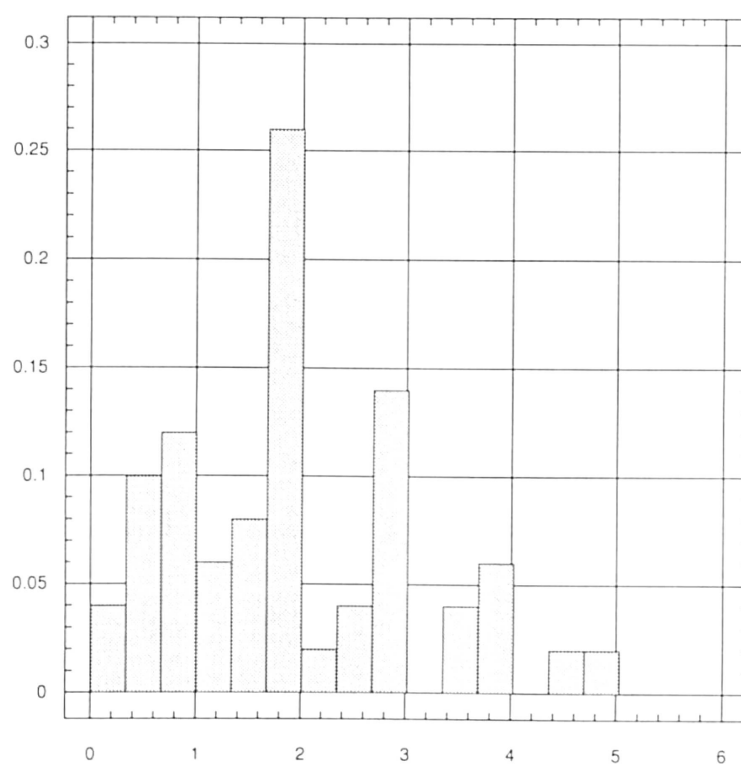


Figure 6. – Fréquence relative de l'espace interfoliaire maximal (cm).

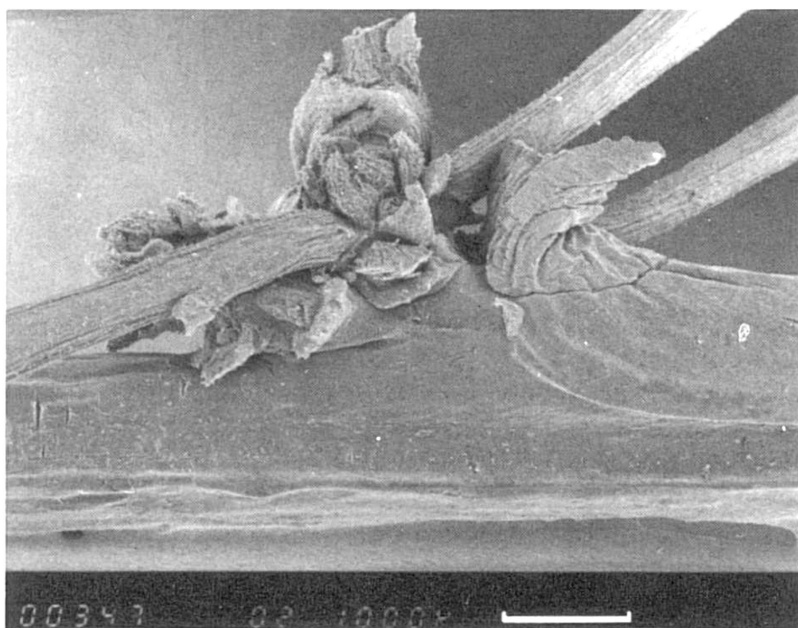


Figure 7. – Double bourgeon axillaire sur un rameau d'*I. inundata*. (Vásquez 8410 G, échelle = 1 mm)

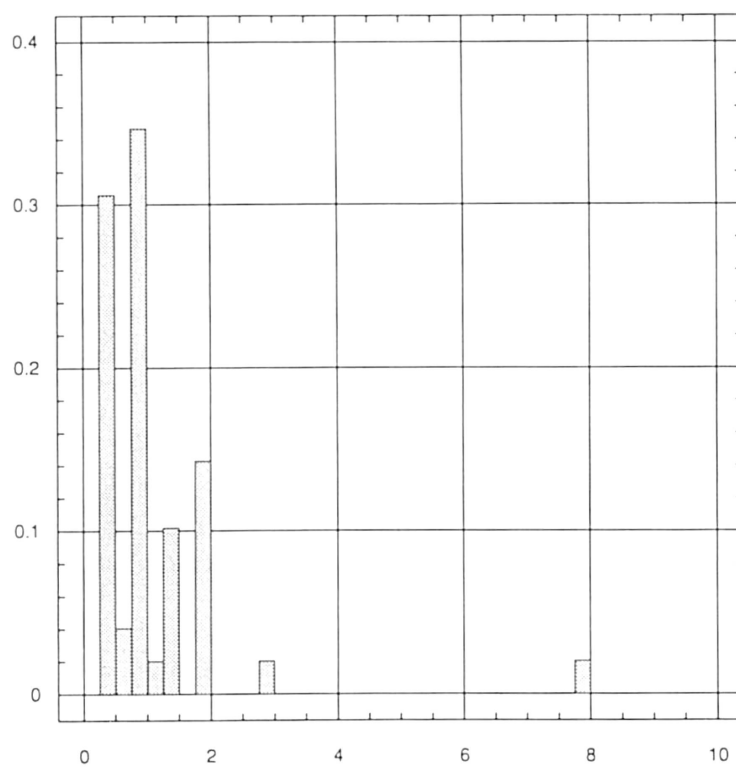


Figure 8. – Fréquence relative de la longueur maximale des stipules (mm).

3.1.3. FEUILLES

Pétiolés – Les pétiolés sont glabres ou pubescents. Il est probable que suivant la façon dont les échantillons sèchent, la surface du pétiole peut être lisse ou fripée. Ce n'est toutefois pas un caractère intéressant d'un point de vue diagnostique. La longueur varie de 0.3 à 22 mm (Figure 9).

Formes et dimensions du limbe – Nous avons décomposé la forme du limbe en deux caractères: le premier rend compte de la position sur la longueur de la plus grande largeur. Un limbe elliptique a sa plus grande largeur au milieu du limbe, un limbe ovale dans la partie proximale, un limbe obovale dans la partie distale. Le second caractère décrit la forme générale du limbe qui pourrait aussi s'exprimer en un rapport de la longueur sur la largeur : orbiculaire (1:1), oblong (2:1) et lancéolé (3 et plus :1). Chez presque toutes les espèces on observe une variation qui va d'une valeur médiane à une des directions (p. ex.: oblong à lancéolé, ovale à elliptique).

Une majorité des espèces a des feuilles moyennes en longueur (6-8 cm), mais chez certaines espèces (*I. laurina*) elles peuvent atteindre 22-24 cm, ou au contraire rester très petites (4-7 mm jusqu'à 23 mm chez *I. microphylla*, Figure 10).

La largeur du limbe varie de quelques millimètres à 10.5 cm, avec une valeur moyenne entre 3 et 3.5 cm (Figure 11). Ce caractère est fortement corrélé à la longueur du limbe (Figure 12). Il n'est pas considéré comme un caractère "diagnostique".

La base du limbe est très généralement aiguë à obtuse, mais les deux formes extrêmes, cunée et cordée, peuvent être présentes.

Nous avons décomposé la forme de l'apex en deux caractères: le premier rend compte de la forme du limbe près du sommet (tronquée à aiguë), le deuxième de la forme de l'apex lui-même (rétus à caudé). La forme arrondie, sans prolongement ou acuminée est la plus répandue. Lorsqu'un acumen est présent, nous avons mesuré sa longueur, en prenant comme point de départ le point du limbe le plus incurvé, en fait la tangente à la marge d'une droite dont l'angle avec la nervure principale est de 45°. Cet acumen mesure jusqu'à 2 cm de longueur, mais en moyenne un peu plus d'un demi-centimètre. La longueur de l'acumen (Figure 14), lorsqu'il est présent, est bien corrélée à la longueur du limbe (Figure 13).

La toute fin de la nervure principale peut ou non se prolonger en un petit mucron. Mais ce caractère semble être relativement variable. D'autre part il n'est pas toujours aisé à observer, particulièrement lorsque le sommet de l'apex est rétus. Il est donné à titre indicatif, mais n'est pas considéré dans les clés de détermination.

Marge – La marge est soit entière, soit crénelée, soit dentée (Figure 15). Les régénérations d'*I. vismiifolia* que nous avons eu la chance d'observer dans l'arboretum de Jenaro Herrera (Amazonie péruvienne) présentaient des feuilles fortement dentées, alors que les feuilles matures sont entières.

Le nombre de dents par côté du limbe est un caractère intéressant, qui n'est pas bien corrélé à la longueur du limbe, ce qui pourrait le rendre diagnostique pour certaines espèces. Leur nombre peut aller de 1 à 40 (Figure 16). Leur position sur la longueur du limbe est aussi un caractère relativement intéressant. Les dents peuvent se trouver sur la moitié distale ou sur toute la longueur du limbe, mais jamais uniquement en position proximale.

La bordure est le plus souvent révolutée, c'est-à-dire qu'elle s'enroule très légèrement. Parfois on ne le remarque qu'au touché, en passant le doigt sur la face inférieure du limbe. Ce caractère est apparent sur des feuilles observées à l'état sec. Les espèces que nous avons observées *in vivo* présentaient un épaississement du bord du limbe, comparable à un bourrelet, plutôt que cette forme révolutée. Ce caractère ne pourrait être donc fiable que sur du matériel sec.

Surface et pilosité – Pratiquement toutes les espèces ont des feuilles recouvertes par une cuticule assez épaisse. Ce caractère général n'a pas été retenu pour décrire les espèces péruviennes.

Certaines espèces colombiennes ont des feuilles ayant un aspect gaufré (*I. bullata*). Cette caractéristique ne se trouve pas parmi les espèces péruviennes.

Le limbe est assez rarement pubescent. Les poils sont simples et de type unicellulaire (Figure 17, Figure 18).

Nervation primaire, secondaire et tertiaire – La nervation est généralement proéminente sur la face inférieure du limbe pour les trois types de nervation. La nervation tertiaire est parfois relativement difficile à observer, particulièrement chez les espèces à petites feuilles d'altitude. Elle est du type brochidodrome.

Sur la face supérieure du limbe, la nervation primaire peut être imprimée, plane ou proéminente, caractère qui est "diagnostique". La nervation secondaire est généralement visible, la nervation tertiaire relativement rarement.

On peut trouver des poils sur les nervures secondaires et tertiaires, à condition que la nervure primaire en soit complètement recouverte (Figure 20). Sinon les poils se trouvent principalement sur la nervure primaire selon un gradient de densité, allant de quelques poils seulement dans la partie proximale du limbe jusqu'à recouvrir toute la longueur. On trouve assez souvent des poils dessus le limbe sans pour autant qu'il y en ait dessous.

Le nombre de nervures secondaires est un caractère intéressant. Ce nombre va de (3-)4 à 18 (Figure 19).

Ponctuation – On peut observer sur la face inférieure du limbe de certaines espèces une ponctuation plus ou moins visible. Elle se présente sous forme de taches brunes ou noires (Figure 21, Figure 22). Nous l'avons retenue comme caractère important.

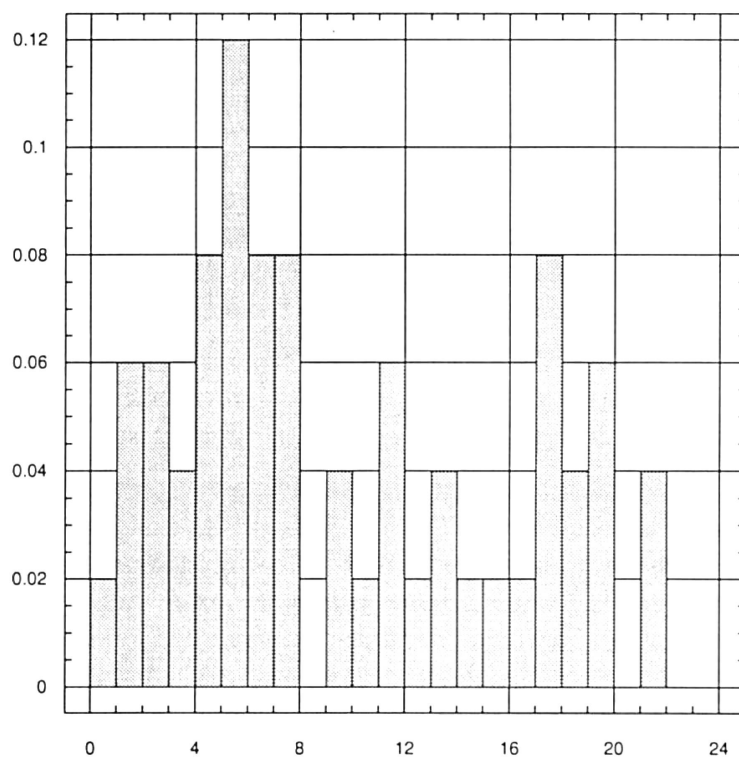


Figure 9. – Fréquence relative de la longueur maximale du pétiole (mm).

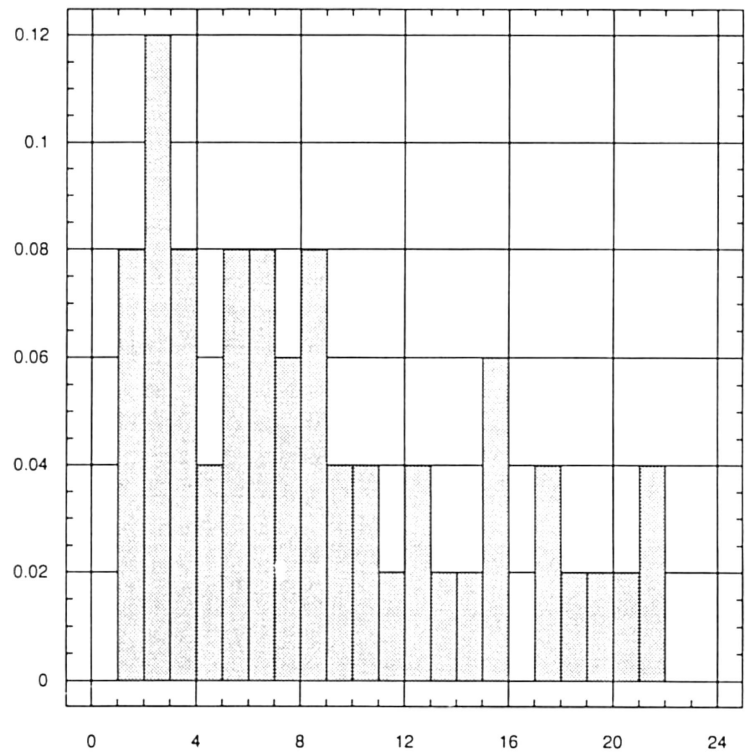


Figure 10. – Fréquence relative de la longueur maximale du limbe (cm).

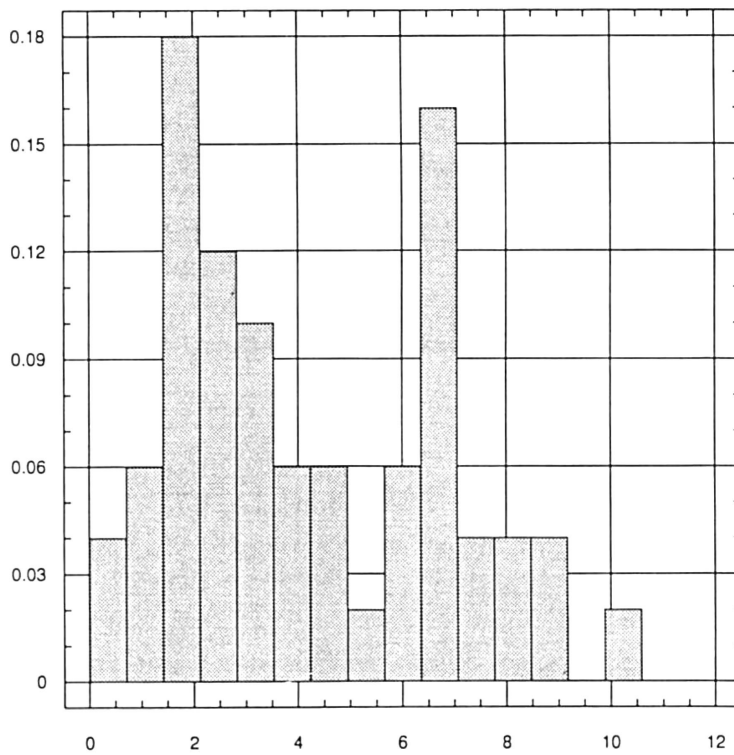


Figure 11. – Fréquence relative de la largeur maximale du limbe (cm).

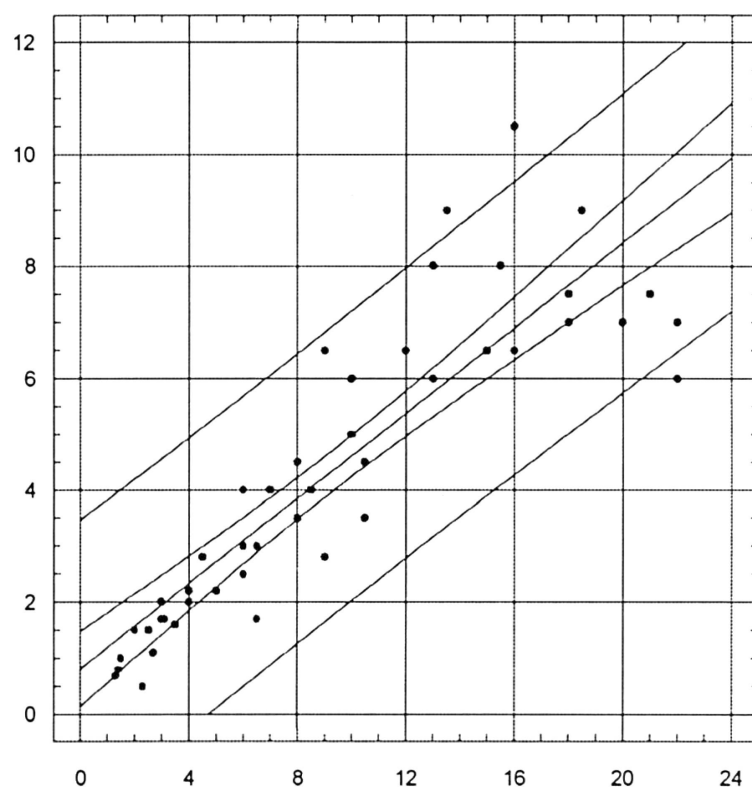


Figure 12. – Droite de régression de la longueur du limbe en abscisse (cm) sur sa largeur (cm).

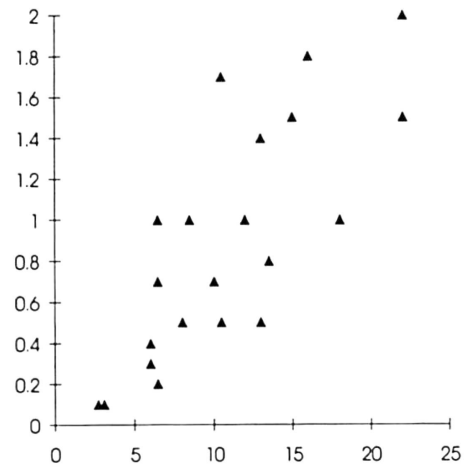


Figure 13. – Relation entre la longueur maximale du limbe en abscisse (cm) et la longueur maximale de l'acumen en ordonnée (cm).

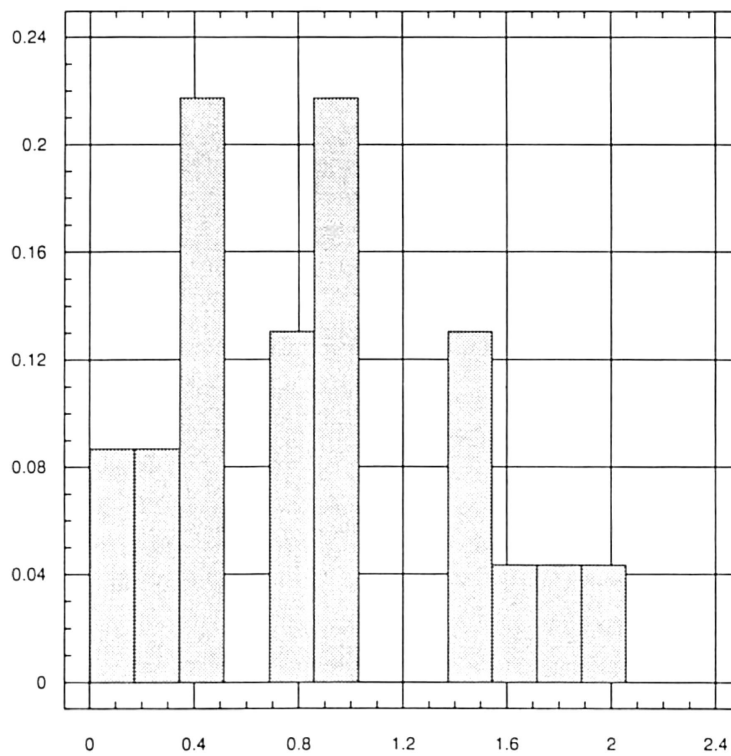


Figure 14. – Fréquence relative de la longueur de l'acumen (cm).

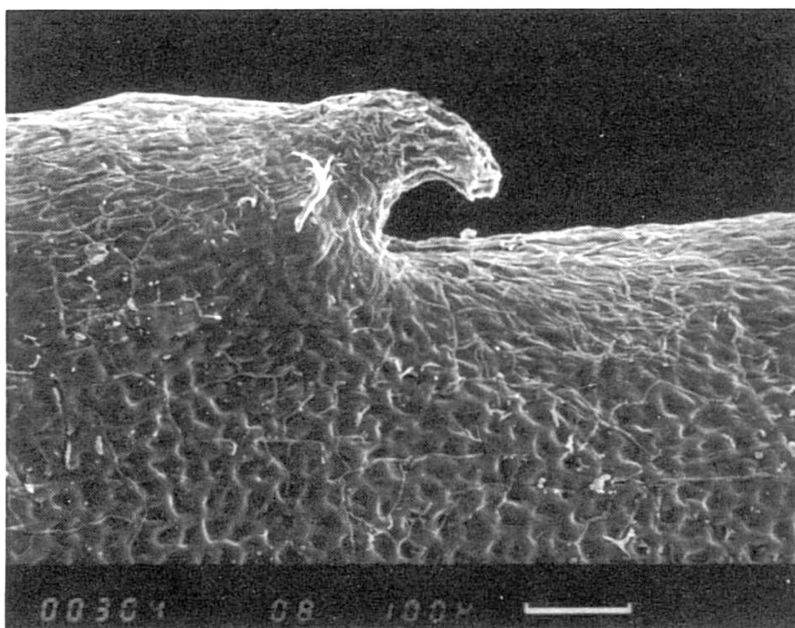


Figure 15. – Dent sur la marge d'une feuille d'*I. ovalis*. (Foster 7642 G, échelle = 0.1 mm)

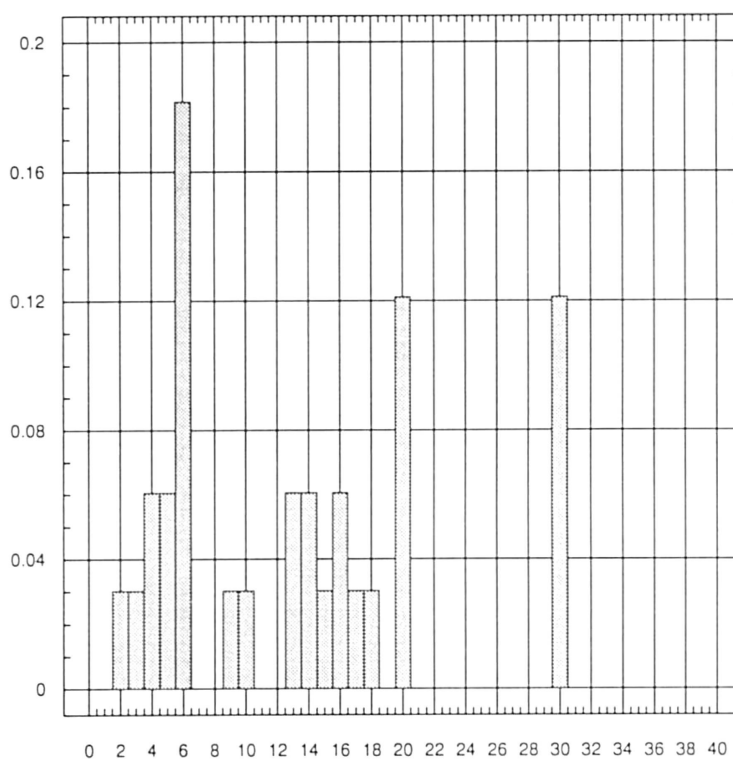


Figure 16. – Fréquence relative du nombre de dents par côté du limbe, lorsqu'elles sont présentes.

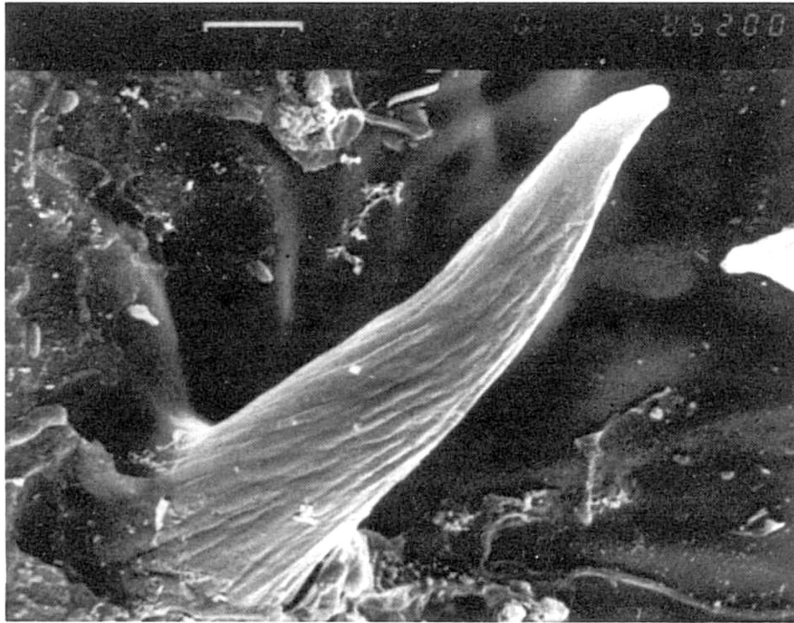


Figure 17. – Poil unicellulaire à la surface du limbe d'*I. microphylla*. (Wurdack 1366 K, échelle = 0.01 mm)

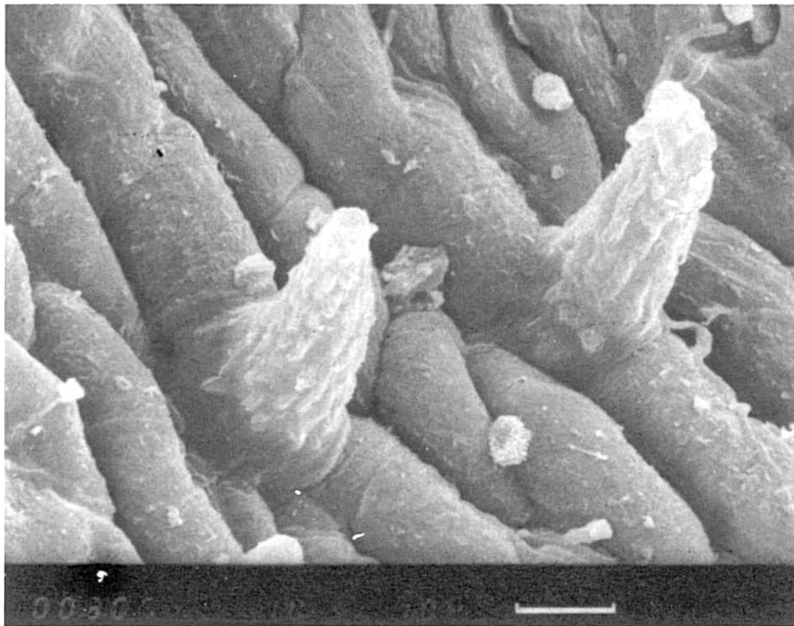


Figure 18. – Poils à la surface du limbe d'*I. ovalis*. (Caballeria s.n. G, échelle = 0.01 mm)

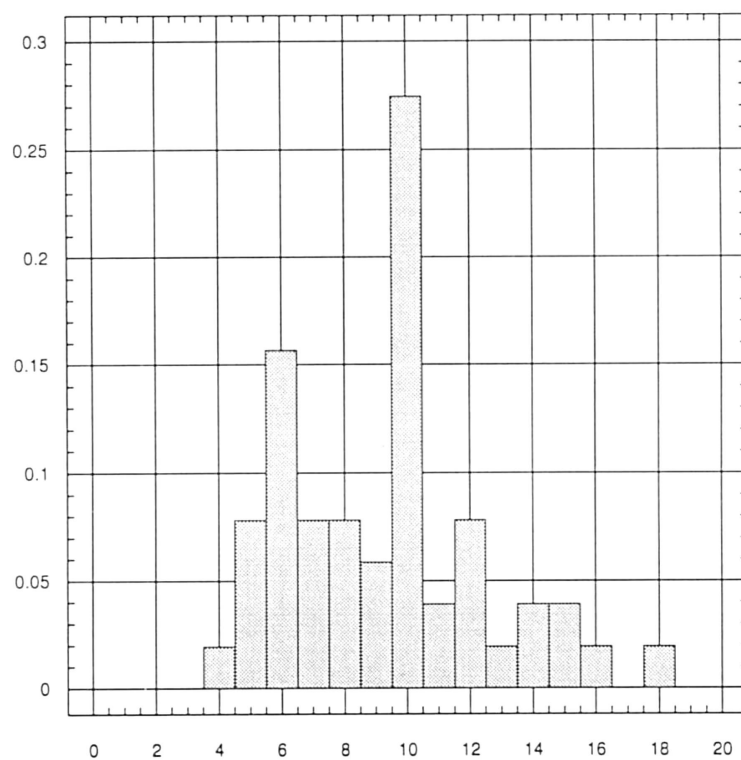


Figure 19. – Fréquence relative du nombre de paires de nervures secondaires.

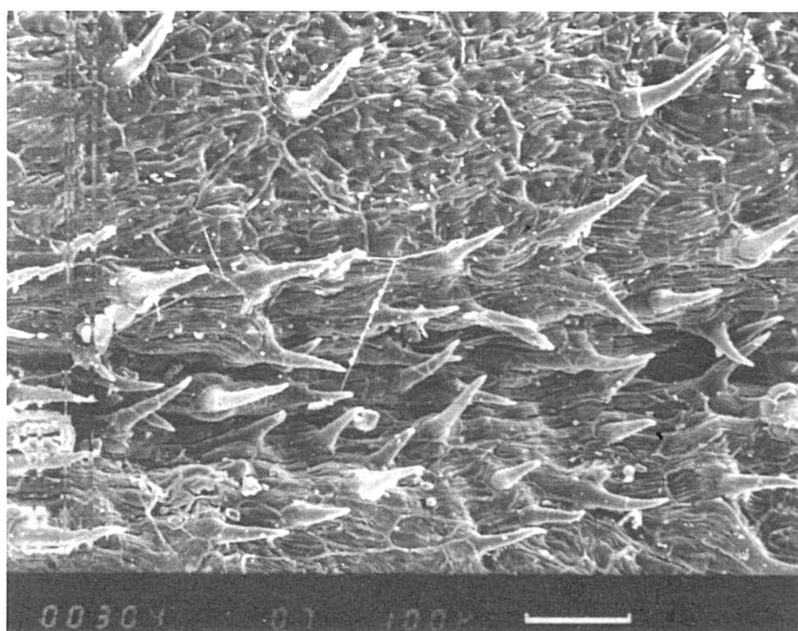


Figure 20. – Poils sur la nervure primaire imprimée du limbe d'*l. ovalis*. (Foster 7642 G, échelle = 0.1 mm)

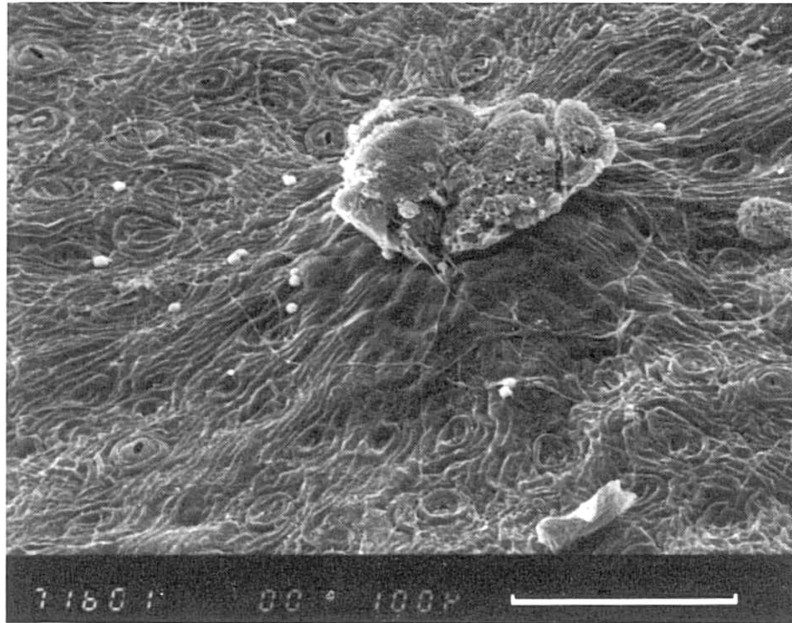


Figure 21. – Ponctuation sur la face inférieure d'une feuille d'*I. vismiifolia* (Klug 3287, échelle = 0.1 mm). Remarquez comme on distingue nettement les stomates.

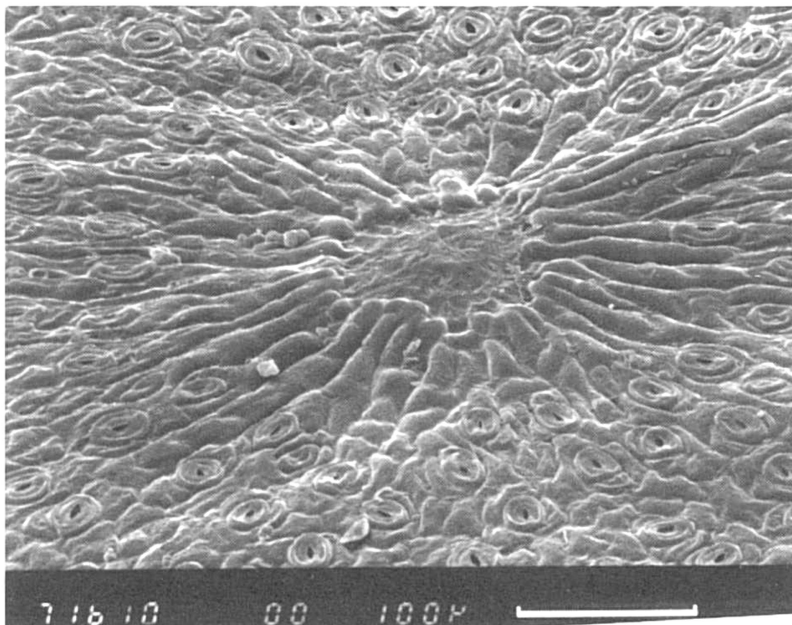


Figure 22. – Ponctuation sur la face inférieure d'une feuille d'*I. inundata* (Vieradal 933, échelle = 0.1 mm). Les stomates sont très visibles.

3.1.4. INFLORESCENCES

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

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

Le travail de HU (1949) sur les *Ilex* de Chine n'en dit pas beaucoup plus que LOESENER sur l'organisation des inflorescences. L'auteur décrit ce que nous appellerons "l'unité de floraison" (SELL, 1976): la cyme ("trichotomous axillary cyme"), qui selon les circonstances peut soit s'enrichir par augmentation des ordres supérieurs, soit s'appauvrir par réduction de ceux-ci jusqu'à une fleur unique. Cette cyme solitaire à l'aisselle des feuilles ne peut apparaître que sur un rameau de l'année. HU propose ensuite un type fasciculé, qui se développe sur des rameaux de plus d'une année. Ces fascicules peuvent prendre différents noms en fonction de réduction ou d'augmentation des ordres des cymes, des longueurs des pédicelles, etc.: fascicules de branches individuelles formées de 1-3 fleurs, de cymes composées, de pseudo-ombelles, de pseudo-panicules, des paires, des fleurs solitaires, etc. Elle a aussi remarqué que des rameaux de l'année pouvaient porter des cymes solitaires à l'aisselle de feuilles ou de bractées, alors que les rameaux de plus d'une année portaient ces mêmes cymes réunies en fascicules. Après avoir observé les *Ilex* du Pérou et des pays avoisinants, nous avons estimé qu'une étude approfondie des inflorescences permettrait de tenter d'établir une classification phylogénétique du genre. Cette étude a constitué un élément primordial de notre travail. Elle démontre l'importance des inflorescences pour la détermination des niveaux infragénériques (sections ou sous-genres).

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

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

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

Les structures comparables

La principale difficulté pour la caractérisation des inflorescences réside dans la recherche des éléments comparables. TROLL 1964 (cité par WEBERLING, 1989), définit l'inflorescence comme "the shoot system which serves for the formation of flowers and which is modified accordingly". Selon WEBERLING (1989), les pousses de l'année sont les éléments comparables chez des plantes ligneuses. Cet auteur (p. 231) précise que "the seasonal shoots of a tree correspond to the innovation shoots of a herbaceous perennial."² Whilst the innovation shoots of the latter normally

²Rappelons que les pousses d'innovation chez les herbacées pérennes sont issues de bourgeons d'innovation, situés respectivement sous la zone d'inhibition, la zone d'enrichissement et la fleur terminale d'une synflorescence "monotelic" ou la florescence principale d'une synflorescence "polytelic" (WEBERLING, 1989).

also come into flower, those of woody plants remain partly vegetative. The flowering shoots of the herbaceous perennials are therefore equivalent to only the fertile innovation shoots of the woody plant". Et TROLL (1960, *in* 1950-1975, cité par WEBERLING, 1989) considérant les arbres et la position des pousses florifères: "either the current main shoot comes into flower, or the formation of flowers occurs on lateral short shoots which arise from long shoots, usually of the previous year".

Les méristèmes

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

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

Relation entre les méristèmes terminaux et axillaires, et les inflorescences

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

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

Le méristème terminal semble être toujours végétatif.

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

le méristème terminal. Le méristème terminal meurt-il dans ce cas? Les unités de floraison se développent alors solitaires à l'aisselle des feuilles (groupe des unités de floraison solitaires).

Les unités de floraison chez *Ilex*

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

Mais qu'est-ce qu'une cyme? Selon SELL (1976), la cyme est une "fleur à fleurs de renfort". Il la définit comme suit: "l'élément floral terminant l'axe principal correspond à l'unité de floraison principale; son épanouissement est toujours primiflore, c'est-à-dire précoce par rapport aux éléments floraux sous-jacents qui constituent les unités de floraison de renfort de 1^{er}, 2^{me}, 3^{me}, n^{me} ordre, portées par les pousses de renfort". L'unité de floraison principale dans le cas des inflorescences à cymes est la fleur unique, portant des préfeuilles à l'aisselle desquelles peuvent naître des pousses de renfort. Celles-ci peuvent elles-mêmes s'enrichir de nouvelles pousses de renfort à l'aisselle de leurs préfeuilles. Ce processus d'enrichissement conduit au dichasium. Dans ce cas l'axe de la fleur principale ne donne des pousses de renfort qu'au niveau de deux préfeuilles (dichasium), SELL (1976) nomme cette forte dominance de la fleur terminale sur les pousses de renfort "superacrotonie".

Mais il peut aussi y avoir un certain équilibre entre l'unité de floraison principale et les pousses de renfort, phénomène appelé par lui "isotonie". On obtient alors par exemple une grappe définie de cymes (un thyrsioïde, Figure 25-a).

Enrichissement des inflorescences cymeuses

L'enrichissement des inflorescences cymeuses peut donc se faire à deux niveaux: d'une part au niveau des pousses de renfort relativement à la fleur principale (thyrsioïde, pléiochasium, diplothyrsioïde), d'autre part au niveau des pousses de renfort relativement aux fleurs principales des pousses de renfort de premier ordre (dichasium, Figure 25-b). Tout se passe comme si cette unité de floraison principale passait progressivement d'une dominance fortement florifère à une dominance fortement végétative.

Une forte capacité florifère de l'unité de floraison principale donne le thyrsioïde hétérocladique (WEBERLING, 1989): les pousses de renfort de la base du thyrsioïde principal se développent en sub-thyrsioïdes. WEBERLING (1989) parle alors de diplothyrsioïdes. Ces diplothyrsioïdes peuvent avoir un arrangement décussé ou alterné (Figure 26-a et b).

Une influence moindre conduit à une sorte d'homogénéisation (SELL, 1976) des pousses de renfort de premier ordre. Ces pousses de renfort subissent une superacrotonie de leur fleur principale (thyrsioïde homocladique, Figure 26-c). On peut les définir comme des dichasiums.

Un cas particulier est représenté par le pléiochasium (Figure 26-d). L'unité de floraison principale a une forte influence, mais pas assez pour imposer un dichasium. Une troisième préfeuille apparaît au-dessus des deux précédentes, à l'aisselle de laquelle se développe une pousse de renfort enrichie de la même manière que les précédentes.

Si la superacrotonie de l'unité de floraison est totale, on obtient un dichasium (Figure 26-e).

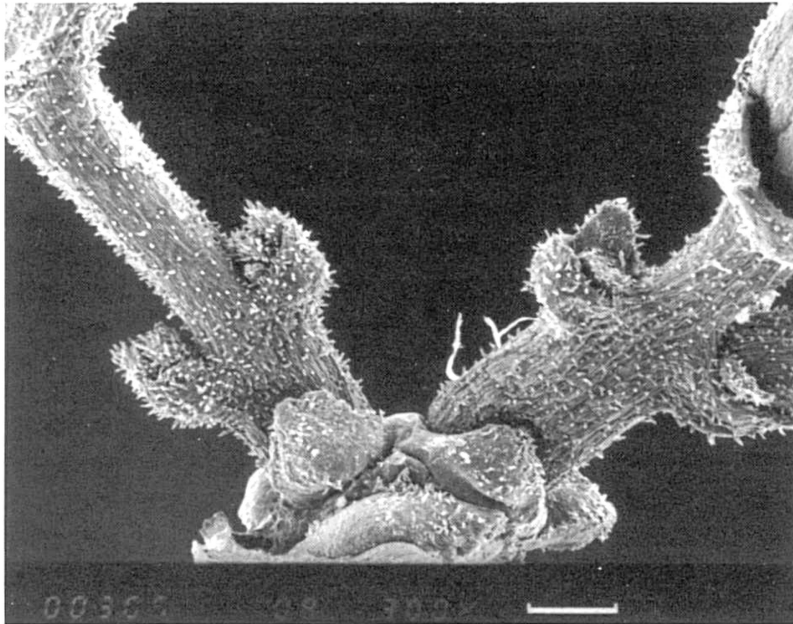


Figure 23. – Deux dichasiums venant d'une inflorescence d'*I. ovalis* (*Caballeria* s.n. G, échelle = 0.3 mm). On distingue à leur base les bractées. A mi-hauteur du pédoncule se trouvent les phérophylles, et à leur aisselle les bourgeons des fleurs d'ordre 2 et leurs préfeuilles.

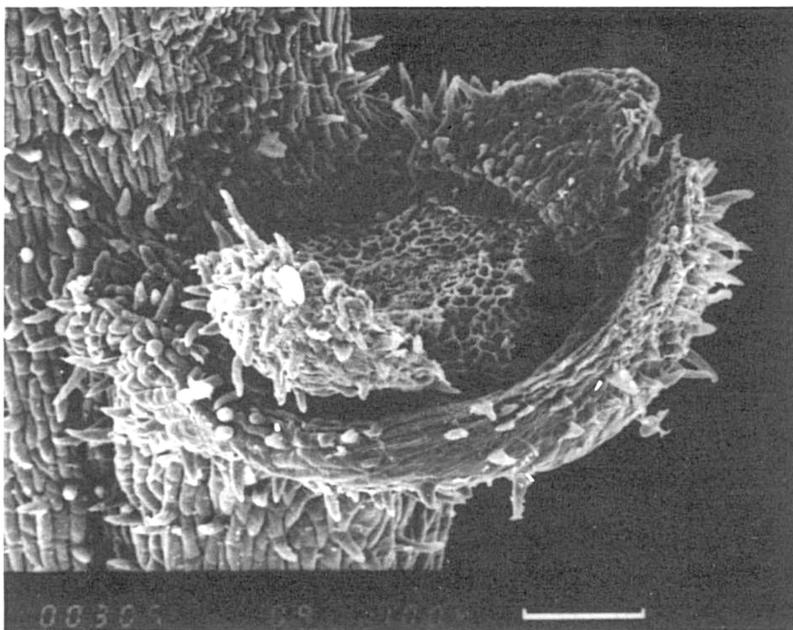


Figure 24. – Préfeuille de la photo précédente (*Caballeria* s.n. G, échelle = 0.1 mm). On distingue les deux préfeuilles de la fleur d'ordre 2, dont le pédoncule est cassé.

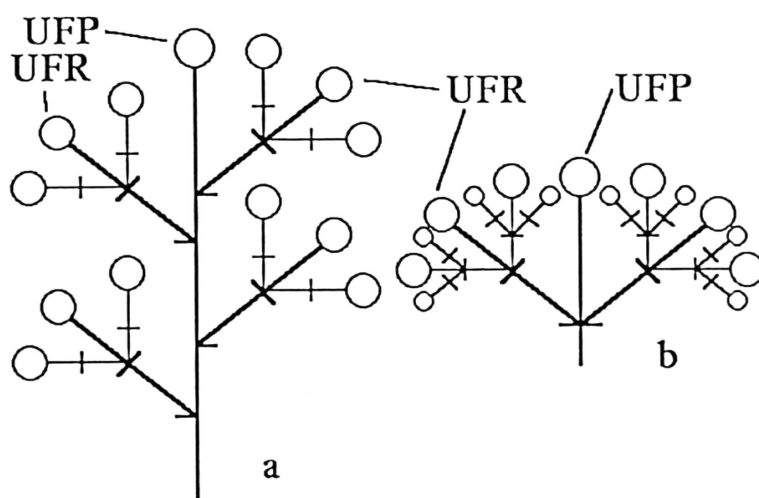


Figure 25. – Influence de l'unité de floraison principale. a: isotonie, b: superacrotomie; UFP: unité de floraison principale; UFR: unité de floraison de renfort.

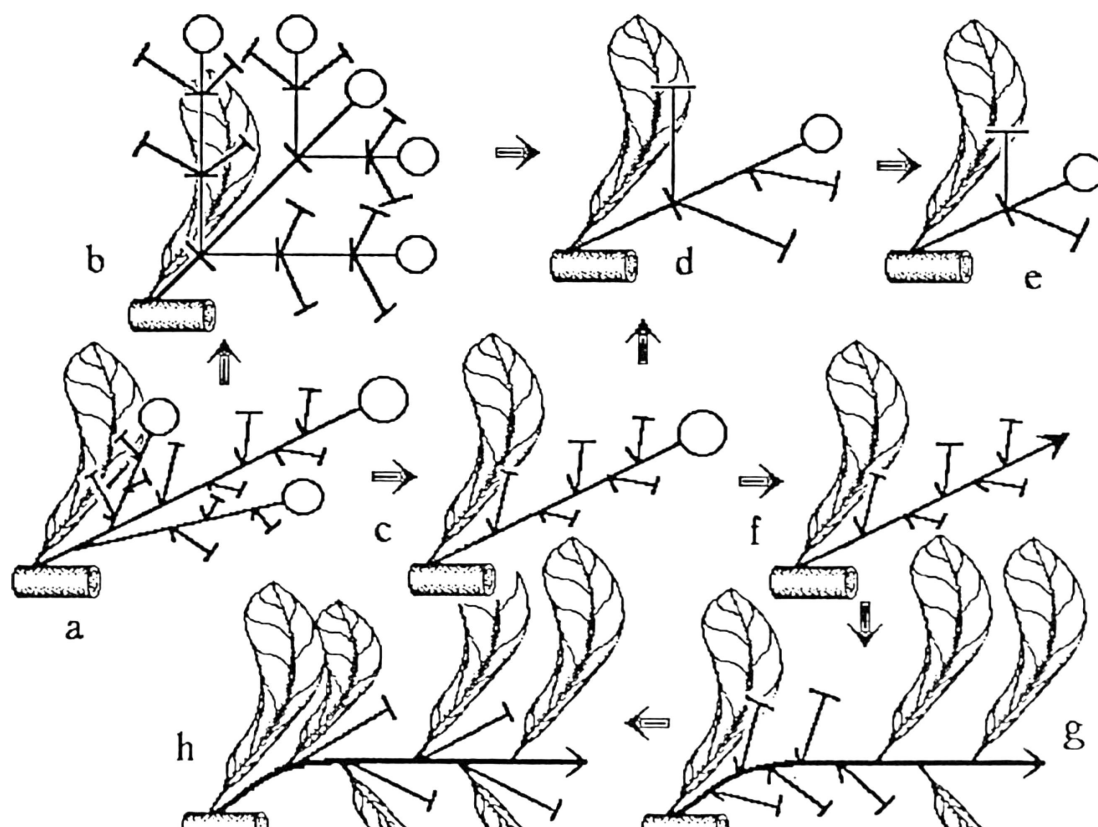


Figure 26. – Evolution du méristème latéral. Méristème totalement florifère: a-e; mixte: f-g; végétatif: h. a: diplothyrssoïde à arrangement alterné; b: diplothyrssoïde à arrangement décussé; c: thyrssoïde homocladique; d: pléiochasium; e: dichasium primaire; f: thyrsse; g: thyrsse proliférante; h: dichasium secondaire. (Pour les explications des symboles, voir Figure 31, page 47).

Le méristème terminal du thyrsoïde peut aussi perdre sa capacité à produire une fleur terminale: l'inflorescence est alors terminée par quelques bractées. On obtient une thyrsse (Figure 26-f).

Le méristème axillaire uniquement florifère dans les groupes précédents devient alors mixte chez la thyrsse. Dans un premier cas, cette mixité est séparée dans le temps: la thyrsse fleurit, puis se prolonge en axe végétatif foliacé (thyrses proliférantes, Figure 26-g). Dans un second cas, cette mixité est simultanée, autrement dit le potentiel végétatif de ce méristème s'exprime totalement: la pousse est foliacée et les pousses de renfort se trouvent axillées aux feuilles (dichasiums solitaires à l'aisselle des feuilles, Figure 26-h). Les pousses de renfort subissent toutes une superacrotonie de leur fleur principale (dichasium).

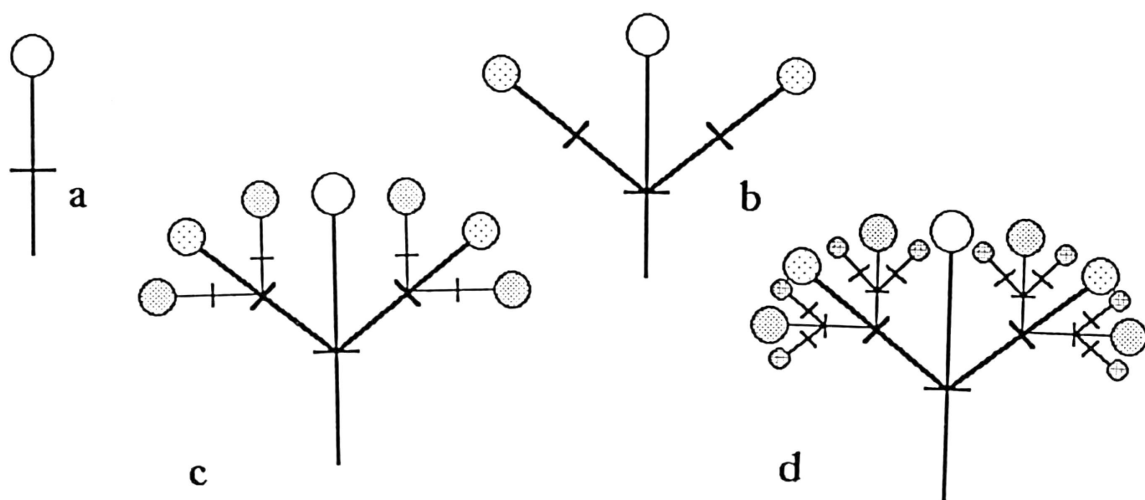
Variabilité des dichasiums

On constate que dès le thyrsoïde homocladique (Figure 26-c), les pousses de renfort de premier ordre subissent une superacrotonie de leur fleur principale (équivalent à la Figure 26-b). Dès ce niveau, l'unité de floraison est le dichasium (unité de floraison de renfort).

En fonction de l'espèce, les dichasiums s'enrichissent plus ou moins. Mais on observe aussi une variation intraspécifique, qui dépend de la position du dichasium sur l'inflorescence, du type d'inflorescence, et probablement des conditions du milieu (Figure 27). Sur des thyrses ou des thyrsoïdes, on observe un gradient croissant du sommet (avec des cymes d'ordres 1 ou 2) vers la base.³

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

Figure 27. – Enrichissement des cymes.



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

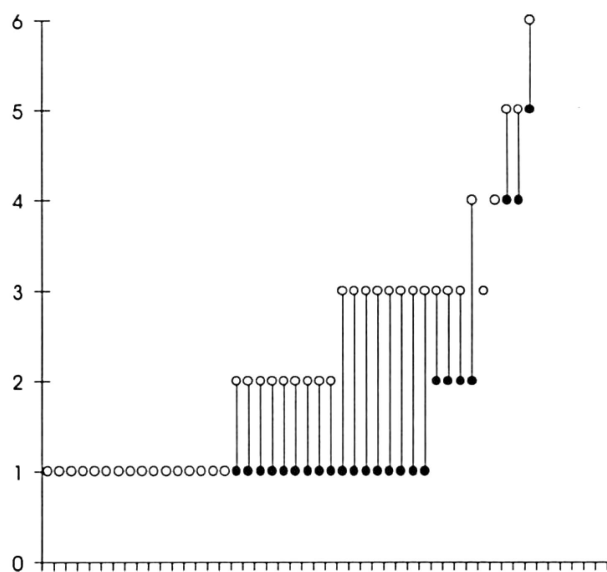


Figure 28. – Amplitude de l'ordre des cymes chez les fleurs femelles.

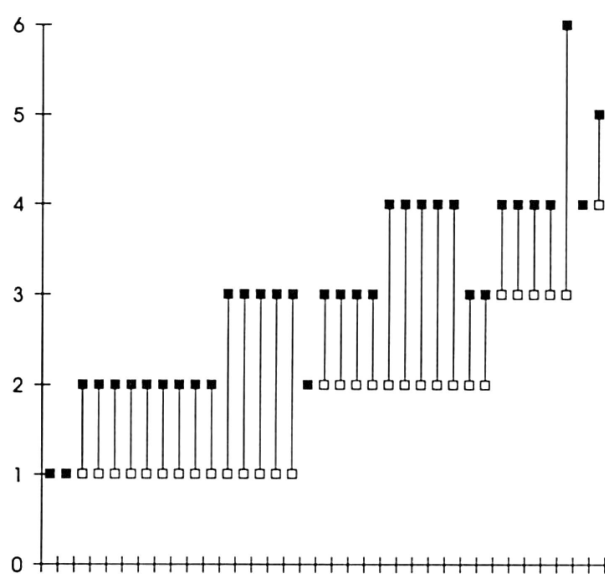
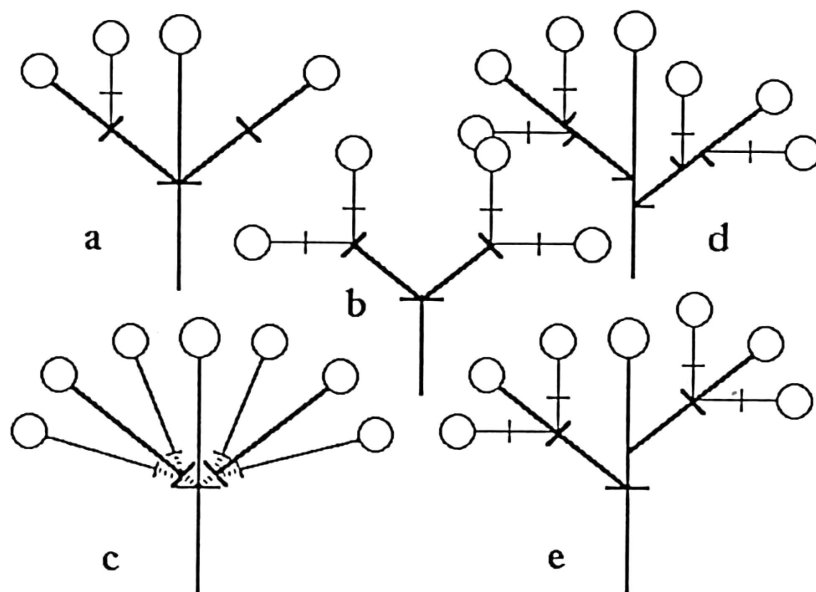


Figure 29. – Amplitude de l'ordre des cymes chez les fleurs mâles.



30. – Modification de l'aspect des cymes. Explication dans le texte.

On a une sorte d'homogénéisation de ces unités que l'on observe également sur un rameau portant des dichasiums solitaires à l'aisselle des feuilles.

La variabilité généralement observée au sein de chaque sexe d'une espèce est de un-deux ordres, rarement trois. Un grand nombre d'espèces est uniquement d'ordre 1 pour les fleurs femelles (Figure 28), alors que les espèces pour lesquelles nous avons pu aussi observer les fleurs mâles sont plus enrichies (Figure 29). Mais la variabilité des fleurs mâles comme des fleurs femelles se fait rarement sur une amplitude de plus de deux ordres.

Si la structure de base de l'unité de floraison est toujours la même, on peut toutefois observer des variations sur ce thème par avortement d'un certain nombre de fleurs (Figure 30-a,b), ou allongement ou réduction des pédoncules ou des pédicelles (Figure 30-c), ou inégalité du point d'insertion des préfeuilles (Figure 30-d). Il arrive aussi que le pédicelle d'un ordre supérieur reste accolé au pédicelle duquel il est issu (phénomène de concaulescence). On a alors l'impression que le bourgeon n'est pas axillaire à une préfeuille (Figure 30-e).

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

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

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

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

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

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

Groupe à inflorescences thyrsoides

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

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

L'axe principal de l'inflorescence est le thyrsoïde principal, ceux qui sont issus d'un phérophylle de la base de cet axe sont des sub-thyrsoides.

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

Thyrsoides hétérocladiques

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

Diplothyrsoides à disposition alterne

Dans ce sous-groupe, les pousses de renfort ont une phyllotaxie spiralée (Figure 31).

Diplothyrsoides à disposition décussée

Les unités de floraison de renfort sont opposées et décussées (Figure 32).

Thyrsoides homocladiques à disposition spiralée

Les unités de floraison de renfort sont des dichasiums. Le thyrsoïde est unique à l'aisselle d'une feuille (Figure 33).

Pléiochasium

Un cas particulier de thyrsoides homocladique est représenté par le pléiochasium. Une relative superacrotomie conduit au développement d'une structure apparentée au dichasium. En cela on pourrait l'apparenter à un thyrsoïde homocladique à disposition opposée. Pourtant, l'influence de l'unité de floraison principale n'empêche pas le développement d'une pousse de renfort supplémentaire. Cette pousse de renfort, un dichasium, a le même niveau d'enrichissement que les précédentes (Figure 34).

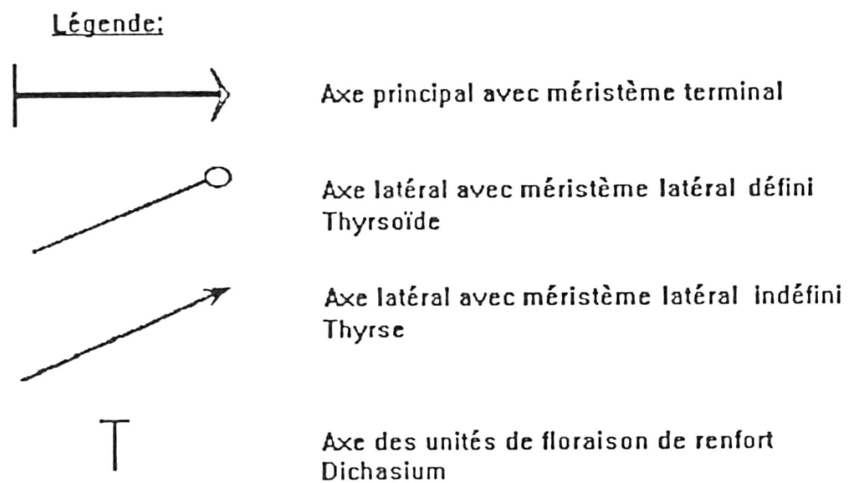
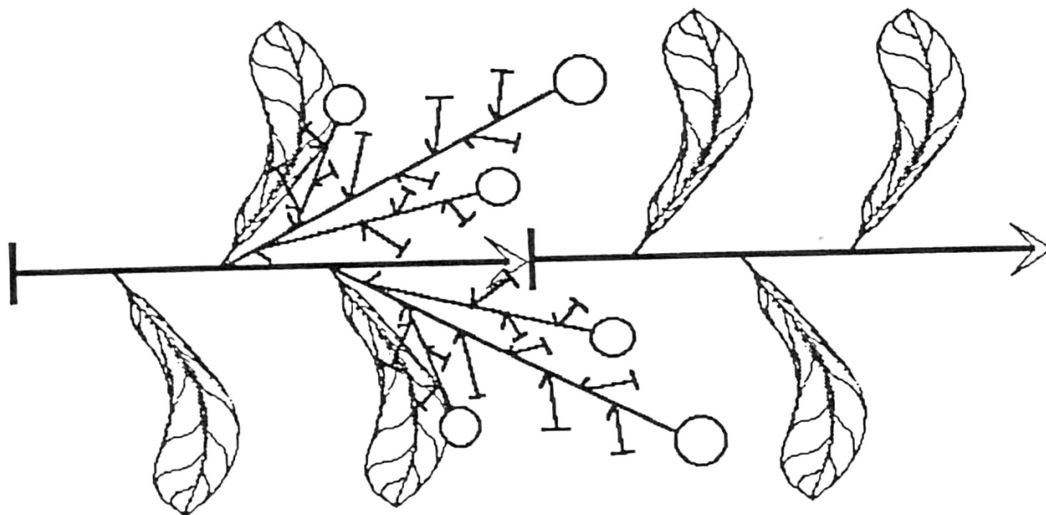


Figure 31. – Diplothyrsoïde à disposition alterne.

L'axe principal de l'inflorescence est le thyrsoïde principal, ceux qui sont issus d'un phérophylle de la base de cet axe sont des sub-thyrsoïdes.

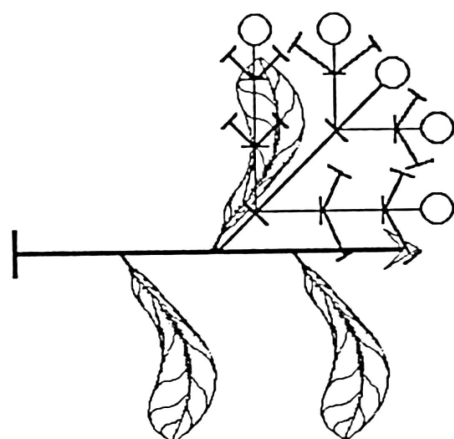


Figure 32. – Diplothyrsoïde à disposition décussée.

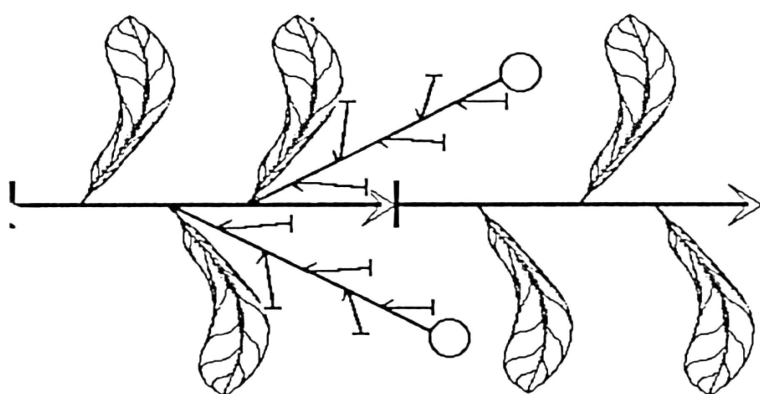


Figure 33. – Thyrsoïde homocladique à disposition spiralées.

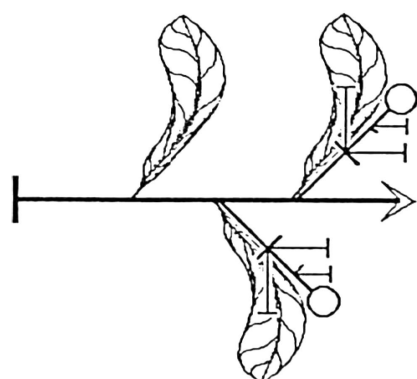


Figure 34. – Pléiochasium.

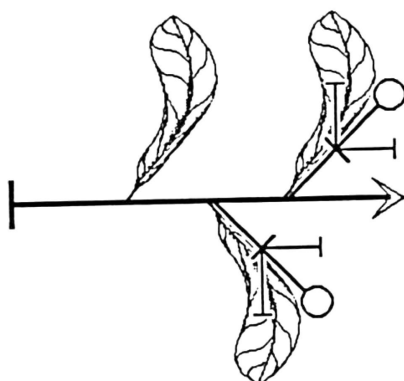


Figure 35. – Dichasium primaire.

Thyrsoïdes homocladiques superacrotoniques (théorique)

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

C'est donc pour des raisons pratiques que nous avons préféré réunir ces deux cas "théoriques" relativement opposés dans le même groupe, en lui donnant un nom recouvrant ces deux situations (Figure 35).

Groupe à inflorescences en thyrses

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

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

Nous avons reconnu deux types de croissances dans ce groupe.

Thyrses non proliférantes

Dans ce premier sous-groupe, le méristème terminal poursuit sa croissance année après année et contrôle fortement le développement des méristèmes axillaires. Les méristèmes axillaires sont spécialisés dans une production uniquement florifère. Les bractées terminales des thyrses restent petites.

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

Le cas le plus courant est celui représenté dans la Figure 36: les axes issus de méristèmes axillaires sont très courts, donnant l'impression d'avoir des fascicules de cymes. Bien que nous ayons observé des cas où des pousses saisonnières étaient uniquement végétatives, nous pensons que la production des axes latéraux peut aussi se faire la même saison que les axes qui les portent.

Thyrses proliférantes

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

Nous ne savons pas si le méristème principal (responsable de l'axe végétatif) avorte systématiquement (Figure 37) ou s'il poursuit son développement simultanément (Figure 38).

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

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

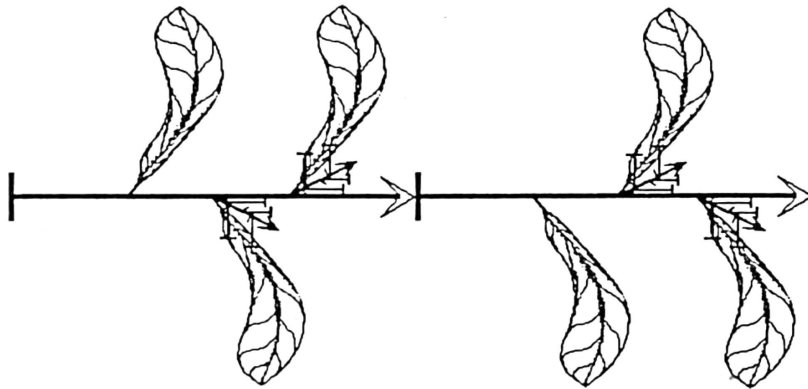


Figure 36. – Thyrses dont l'axe principal ne s'allonge presque pas. Les dichasiums semblent être réunis en fascicules.

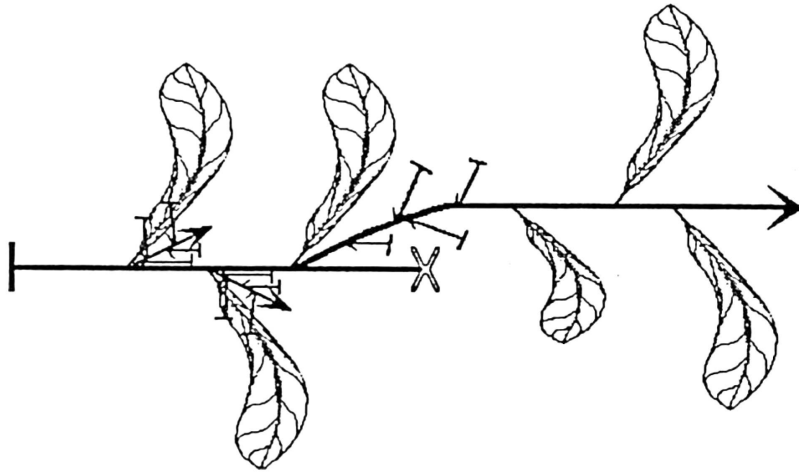


Figure 37. – Thyrses proche de l'apex proliférante. Le méristème terminal meurt.

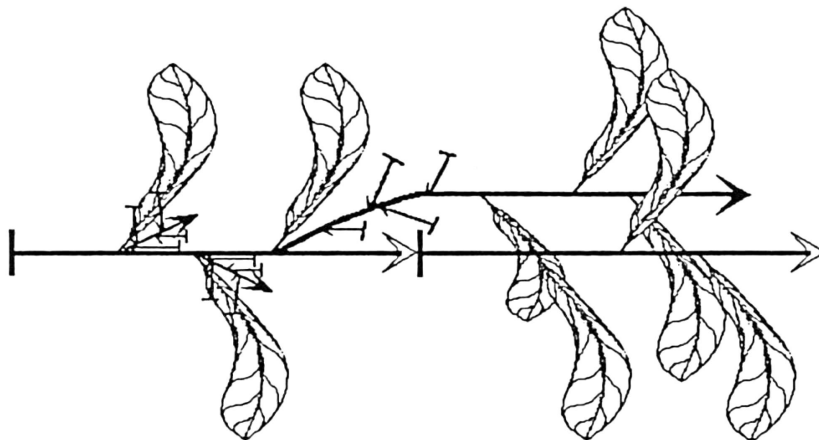


Figure 38. – Thyrses proche de l'apex proliférante. Le méristème terminal poursuit son développement.

Groupe à dichasiums solitaires à l'aisselle des feuilles ("fleurs solitaires")

Comme nous l'avons expliqué auparavant, nous avons regroupé ici deux situations théoriques. La première a été décrite précédemment, l'autre l'est ici.

En effet certaines espèces ne semblent développer que des thyrses proliférantes. Le méristème terminal ne contrôle plus les méristèmes axillaires. Ceux-ci ne sont plus spécialisés dans la production florale, mais deviennent uniquement végétatifs. L'unité de floraison principale disparaît, les phérophylles sont tous foliacés, mais les unités de floraison de renfort se développent normalement. La fleur principale des pousses de renfort exerce une superacrotonie, ne permettant le développement que de dichasiums. On a alors l'impression de n'avoir que des dichasiums solitaires ("fleurs solitaires" chez LOESENER, 1901, 1908, 1942) à l'aisselle des feuilles. Il nous semble que dans ce cas, la répartition des unités de floraison de renfort se fasse plutôt dans la partie distale de la pousse, généralement à l'aisselle de feuilles bien développées (Figure 39).

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

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

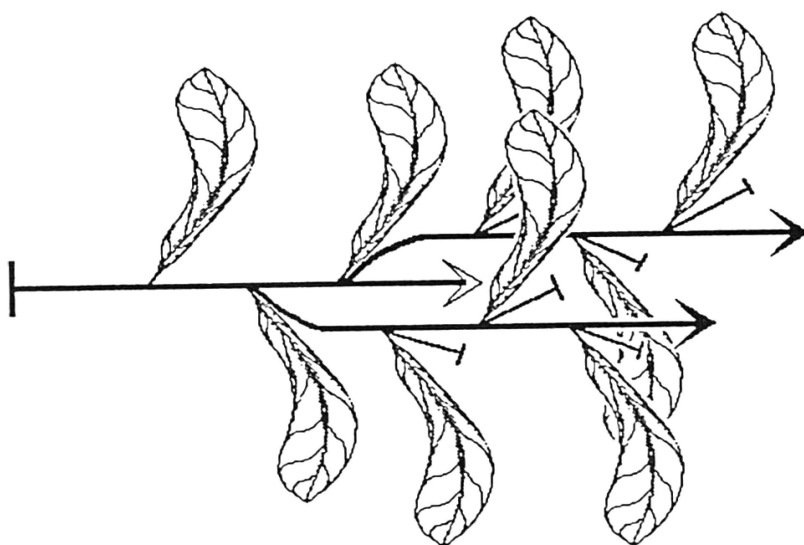


Figure 39. – Dichasiums solitaires à l'aisselle des feuilles. Les dichasiums sont dits "secondaires".

3.1.5. FLEURS

Pièces périnthaires – Les fleurs sont habituellement 4-mères, qui est probablement la valeur "originelle". Mais nous avons observé des fleurs qui étaient tétra-, penta- ou hexamères.

Il arrive souvent que la fleur d'ordre 1 de l'unité de floraison ou la fleur terminale d'un thyrsioïde ait un nombre de pièces florales plus élevé, ce qui explique que nous avons décrit la mérisie de certaines espèces en donnant une fourchette de valeur. Mais cette augmentation n'est pas supérieure à une unité.

Calice – Le calice est glabre ou pubescent, à sépales à marge entière ou ciliée. Comme la frontière entre les sépales et le réceptacle n'est pas aisée à définir, nous avons préféré mesurer le diamètre du calice. On peut voir sur les figures ci-après (Figure 40) que les fleurs mâles sont en moyenne plus petites que les fleurs femelles. Ceci est probablement dû au fait que les inflorescences mâles sont souvent plus enrichies que les femelles. Spatialement la place à disposition pour chaque fleur est plus petite chez les mâles, compte tenu du fait que les dimensions globales des inflorescences mâles et femelles sont plus ou moins égales.

La préfloraison des sépales est valvaire.

Corolle – La couleur de la corolle est presque toujours blanche, rarement blanc-verdâtre. Les pétales sont parfois, mais rarement, teintés ou veinés de rose.

Leur marge, particulièrement au sommet, est entière ou pourvue de petites papilles.

Ils mesurent en moyenne 2.5-3 mm, avec des minima de 1 mm et des maxima de 10 mm (Figure 41).

La préfloraison est imbriquée.

Gamopétalie/dialypétalie – La plupart des espèces ont les pétales soudés (Figure 43). La corolle forme alors un tube à sa base, auquel les filets des étamines adhèrent, ou dans lequel ils se fondent. Quelques espèces ont des pétales complètement libres (Figure 42). Mais les cas intermédiaires sont fréquents: les pétales (pas obligatoirement tous) sont réunis par le filet des étamines, ou collés les uns aux autres par les parties qui se recouvrent.

En mesurant la longueur du tube par rapport à la longueur des pétales, on constate que les espèces dialy- ou gamopétales ont un tube court (10-15% de la longueur des pétales), alors que les espèces franchement gamopétales l'ont plus long (20-50%).

Étamines – Chez toutes les espèces péruviennes, les fleurs mâles ont des étamines alternipétales, glabres, avec des anthères basifixes, introrsées. Le pollen est jaune, le filet blanc. Le seul caractère qui varie entre espèces est leur longueur, relativement facilement mesurable en les comparant avec les pétales. Elles sont donc dans leur totalité plus courtes, égales ou plus longues que les pétales.

Les staminodes des fleurs femelles sont toujours présentes, avec des anthères vides, leur donnant une forme sagittée. Ces staminodes peuvent être pubescentes, mais ce caractère n'apparaît pas au Pérou.

Ovaires – L'ovaire des fleurs femelles est relativement constant dans ses caractéristiques dans tout le genre. Il est ovoïde ou sphérique, glabre ou rarement pubescent. La forme du stigmate est le seul caractère lié à l'ovaire qui nous paraisse intéressant. Nous avons observé des stigmates

mammiformes, capités ou colonnaires. Sur le fruit, le stigmate est encore apparent, mais sa forme varie un peu. Un stigmate capité sur l'ovaire est plutôt mammiforme sur le fruit, alors que colonnaire sur l'ovaire il est plutôt capité sur le fruit. Le stigmate lui-même peut être pubescent chez de rares espèces, mais cela ne fut pas observé au Pérou.

Le nombre maximal de loge est égal à la mérie de l'espèce. Mais il arrive souvent que le développement d'un ou plusieurs ovules avorte, ce qui rend l'observation de ce caractère peu intéressante pour la caractérisation et la détermination des espèces.

Sauf exception, on trouve un ovule par loge. Ce caractère était trop peu souvent observable sur les spécimens dont nous avons disposé pour que nous le retenions (soit que nous ayons été en présence d'échantillons mâles, ou que les fleurs n'aient pas été suffisamment développées, ou trop rares pour que nous les sacrifions pour une dissection, etc.). C'est pour ces raisons techniques que nous ne l'avons pas considéré.

La présence de staminodes chez les fleurs femelles et d'un ovaire avorté chez les fleurs mâles a souvent trompé les collecteurs qui croyaient avoir affaire à des plantes hermaphrodites. A notre connaissance, toutes les espèces d'*Ilex* sont unisexuées par avortement.

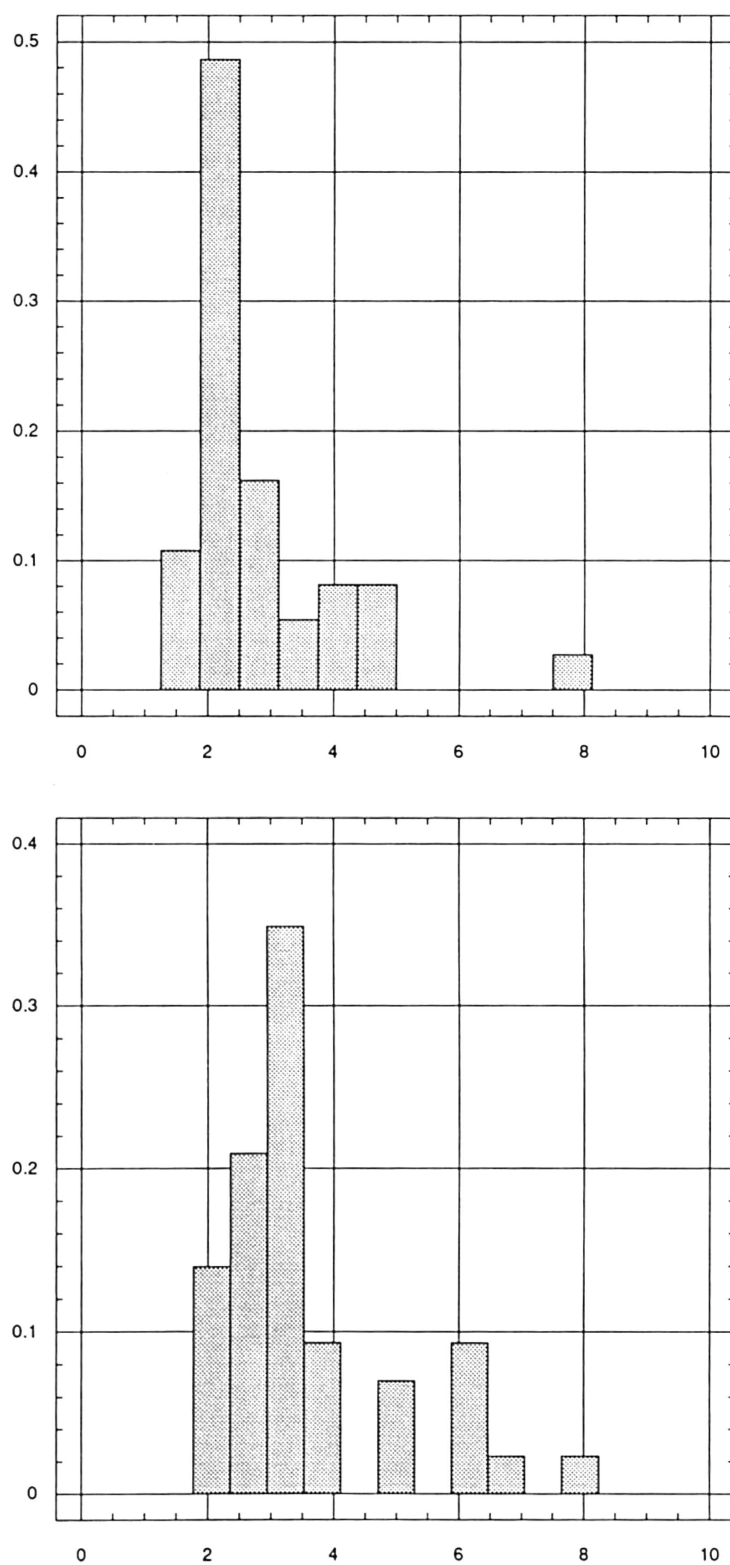


Figure 40. – Fréquence relative du diamètre maximal du calice des fleurs mâles en haut et femelle en bas (mm).

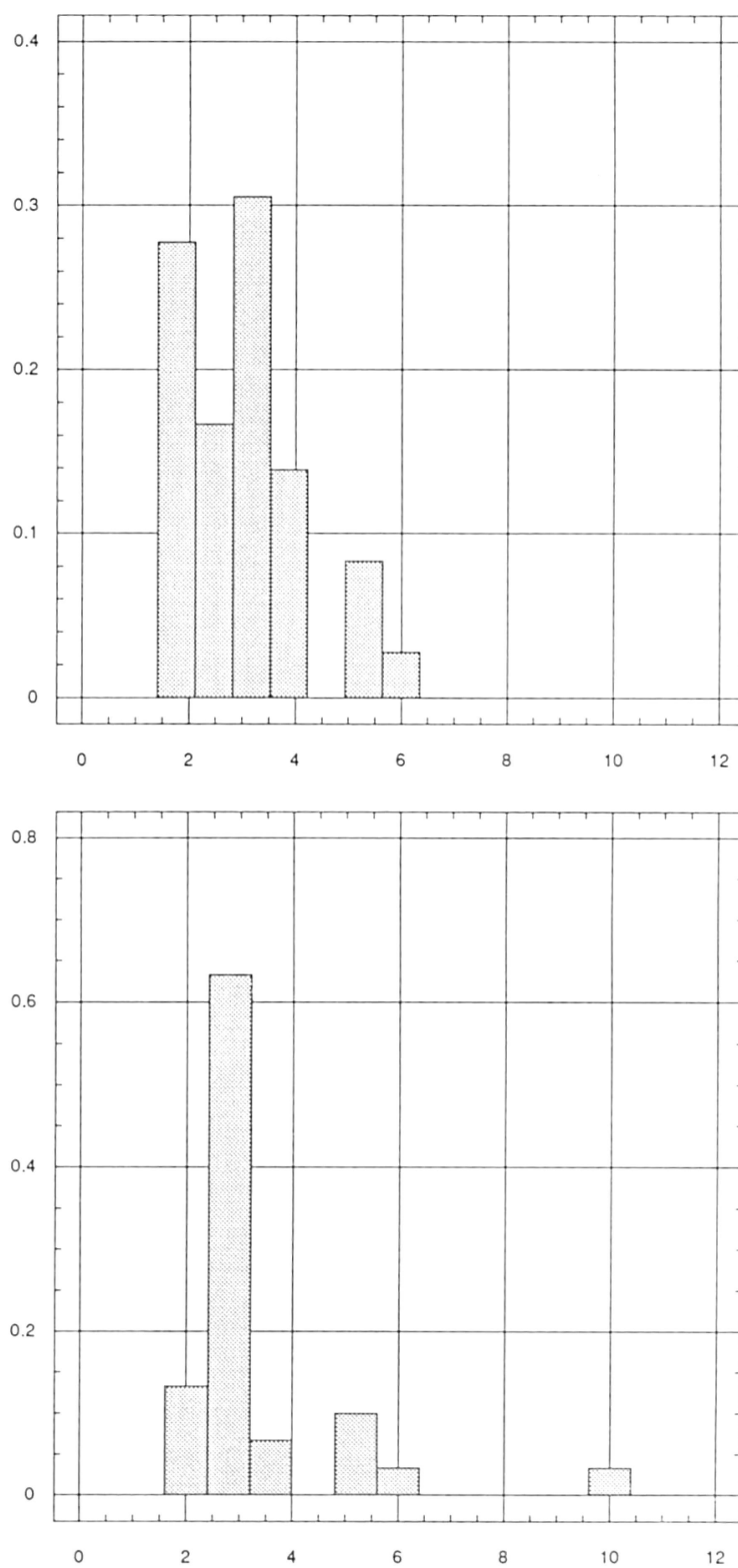


Figure 41. – Fréquence relative de la longueur maximale des pétales des fleurs mâles en haut et femelles en bas (mm)

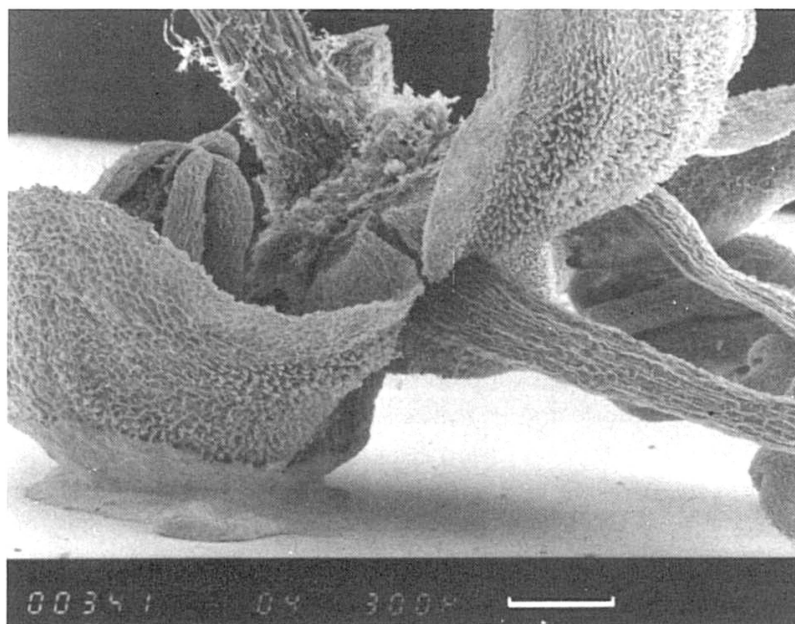


Figure 42. – Fleur d'*I. vismiifolia* (Arboretum Jenaro Herrera, arbre 1/161, échelle = 0.3 mm). On a enlevé les sépales. On distingue très nettement les pétales libres.

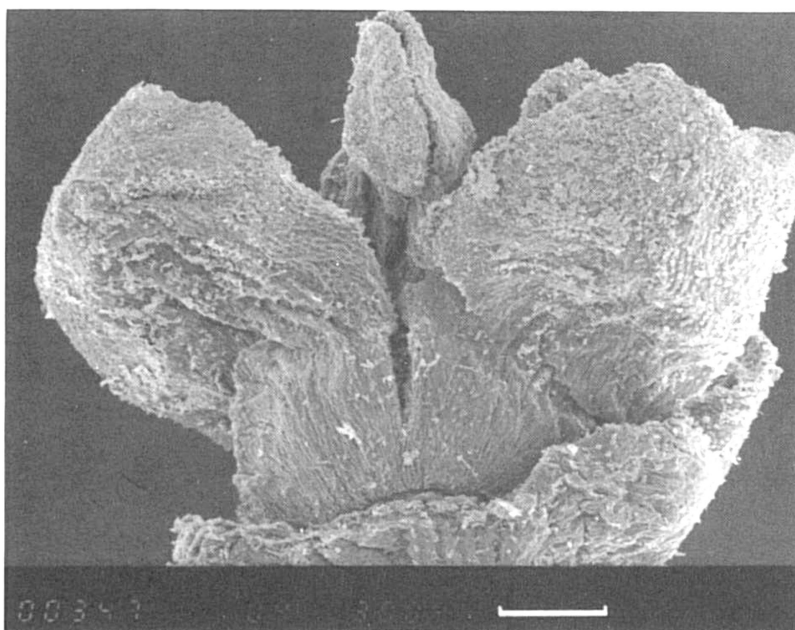


Figure 43. – On a aussi enlevé les sépales à cette fleur d'*I. vismiifolia* (Williams 5990, échelle = 0.3 mm), afin de mettre en évidence la soudure des pétales à leur base (échelle = 0.3 mm).

3.1.6. POLLENS

LOBREAU-CALLEN (1975) a publié une étude très intéressante sur "les variations dimensionnelles du pollen du genre *Ilex* (*Aquifoliaceae*) et leurs rapports avec le climat". Plutôt que de nous lancer dans une description laborieuse du pollen, nous préférons donner la parole à cet auteur, qui a étudié près de la moitié des espèces publiées par LOESENER (1901, 1908, 1942). Voici sa description du pollen du genre *Ilex*:

"Le pollen est tricolporé, isopolaire et clavé; la tête des clavae est scabre, rugulée ou striée. Chaque clava repose sur une couche basale, visible seulement en microscopie électronique à transmission, par l'intermédiaire d'un pied qui présente de petites cavités à la base, lesquelles sont parfois visibles en microscopie photonique. Dans quelques espèces, on peut noter la soudure de quelques clavae par l'intermédiaire de leurs têtes; il y a alors tendance à la formation d'un petit tectum reposant sur 2 ou 3 columelles. Chez quelques espèces le pollen est de deux types, l'un avec de petites clavae et l'autre avec de plus grosses. Souvent les clavae sont plus petites au niveau de l'équateur. l'endexine est plus épaisse sous les apertures que dans les intercolpiums.

Les ectoapertures ont la forme de sillons souvent plus étroits à l'équateur et ont une membrane particulièrement granuleuse à ce niveau. Le plus souvent, le triangle polaire est bien distinct, mais il est parfois réduit.

L'endoaperture est elliptique, parfois très étroite; les limites peuvent en être irrégulières et dans plusieurs cas l'endoaperture difficilement distincte est encombrée d'éléments endexiniques.

Les dimensions en vue polaire (P) varient entre 17 et 47 μm , en vue équatoriale (E) entre 18 et 36 μm ."

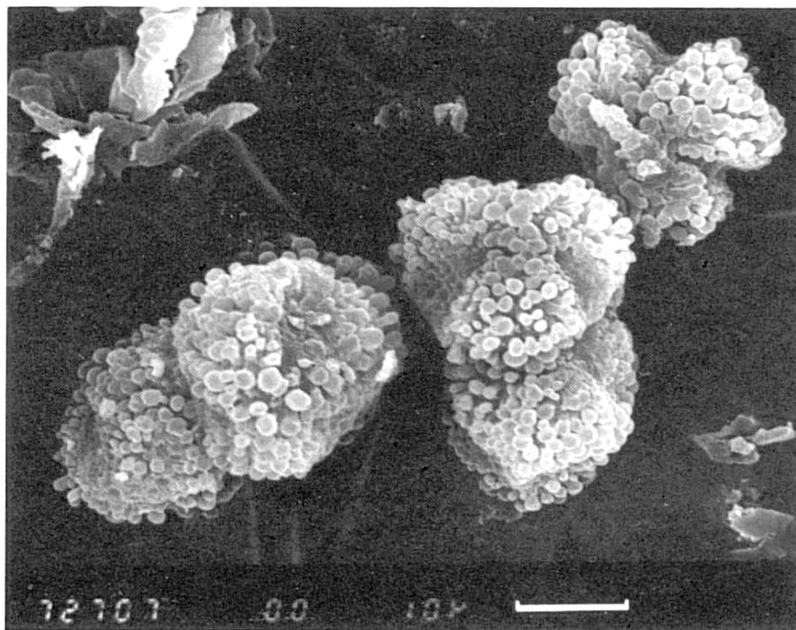


Figure 44. – Photo au MEB de pollen d'*Ilex tarapotina* Loes. (Spruce 4399, échelle = 0.01 mm)

3.1.7. FRUITS, GRAINES

Les fruits sont aussi très constants dans tout le genre. Il s'agit de bacco-drupes selon la terminologie de HU (1949), qui pense qu'une drupe n'a qu'une seule pyrène, ou plus simplement de drupes selon SPJUT (1994), qui admet qu'une drupe peut avoir 1-5 pyrènes. Chaque graine est entourée d'un endocarpe dur. L'ensemble endocarpe-graine est désigné par le terme de pyrène. Les pyrènes sont entourées d'un mésocarpe charnu.

Forme et couleur – Les fruits sont généralement de forme sphérique. Ceci est confirmé par les histogrammes de la Figure 45. On y voit que la grande majorité des fruits mesurent 4-5 mm de diamètre comme de longueur. *I. gabrielleana* est une espèce à cet égard exceptionnelle, puisque ses fruits atteignent 15 mm pour ces deux caractères.

Les valeurs minimales sont peu fiables dans la mesure où nous n'avons aucun moyen de vérifier si les fruits qu'elles concernent sont mûrs.

Pyrènes – Pour les mêmes raisons que pour les ovules, nous n'avons pas considéré avec attention les caractères liés aux pyrènes. HU (1949) a tenté de décrire leur forme dans la section, les dessins qui les recouvrent sur l'extérieur et leur longueur. Nous avons renoncé à faire de même, car nous pensons qu'aucun de ces caractères n'est observable sur du matériel d'herbier. Les pyrènes sont déformées à cause du dessèchement du mésocarpe, très charnu lorsqu'il est sur l'arbre. La forme de la section et les dessins sur le dos de la pyrène sont donc fortement modifiés. La longueur des pyrènes semble être corrélée à la longueur du fruit. Cette information n'apporterait donc rien de nouveau.

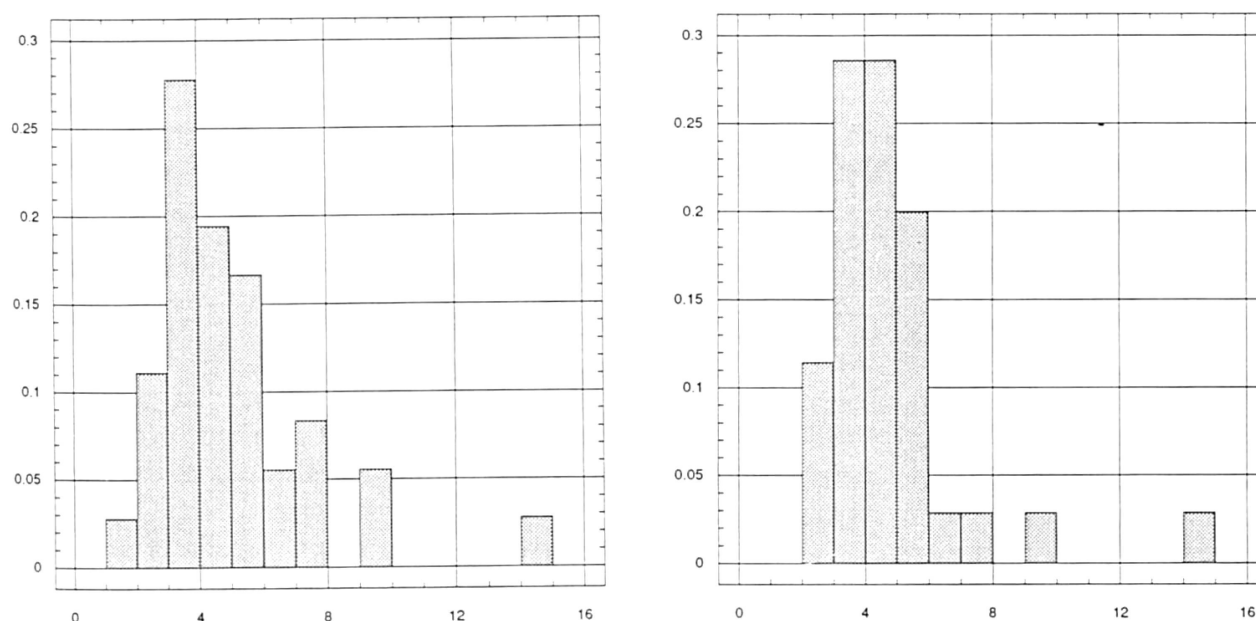


Figure 45. – Fréquence relative du diamètre maximal (à gauche) et de la longueur maximale (à droite) du fruit (mm).

3.2. ANATOMIE DU BOIS

Un certain nombre d'articles a déjà paru sur l'anatomie du bois de certaines espèces d'*Ilex* (ABBATE, 1970; BARGHOORN, 1940; BRAZIER & FRANKLIN, 1961; CHATTAWAY, 1956; GREGUSS, 1959; INGLE & DADSWELL, 1961; JANE, 1970; PANSIN, DE ZEEUW & BROWN, 1964; PURKAYASTHA, 1963; SARLIN, 1954; SUDO, 1959; VERSTEGGH, 1968; tous cités par BAAS, 1973). BAAS (1973) publie un travail très documenté auquel nous renvoyons le lecteur pour une description complète des caractères anatomiques du bois d'*Ilex*, travail conçu comme une tentative de faire corrélérer ses observations avec la classification de LOESENER (1901, 1908, 1942). Mais tant de nouvelles espèces ont été décrites depuis les travaux de Loesener qu'il semble difficile d'admettre cette classification telle quelle.

Les observations qu'il a faites au plan spécifique ne lui permettent pas de mettre en évidence des caractères d'anatomie du bois comme caractères "diagnostiques": "From the fact that even within the restricted number of species of which I studied more than one wood specimen the majority of anatomical features proved to be variable, one may conclude that it is impossible to separate *Ilex* species using wood anatomy" (BAAS, 1973: 199).

3.3. NOMBRE CHROMOSOMIQUE

Aucune espèce péruvienne n'a été à ce jour étudiée. Les valeurs que nous avons relevées dans les "Index to Plant Chromosome numbers" successifs (ORNDUFF, 1968; MOORE, 1973, 1977; GOLDBLATT, 1981, 1984) donnent, pour des espèces dont la plupart sont asiatiques, un nombre chromosomique de base de 18 ou 20, plus rarement 17 ou 19. Certaines espèces sont diploïdes (*I. anomala*, *I. verticillata*), une autre triploïde (*I. pedunculosa* Miq.). On peut par ailleurs noter que *Nemopanthus* confirme ici sa proximité du genre *Ilex*, avec un nombre de chromosomes égal au nombre le plus courant.

3.4. DISTRIBUTION ET ÉCOLOGIE

Le climat au Pérou est influencé par trois facteurs: le courant marin de Humboldt sur la côte ouest, la barrière des Andes, qui culmine en moyenne entre 4000 et 6000 m, et le bassin amazonien.

Le courant de Humboldt est un courant marin froid, qui remonte du sud la côte sud-américaine. Il est responsable de la quasi-absence de pluie sur la côte pacifique péruvienne, ce qui la rend désertique, ainsi que plus ou moins tout le versant ouest des Andes péruviennes. Au contraire, les vents dans le bassin amazonien sont à dominante d'est. Les masses d'air déplacées se chargent d'humidité en le survolant. Ces masses s'élèvent pour franchir la barrière andine. En s'élevant, elle se refroidissent et se déchargent de leur humidité sur les versants ouest des Andes. Les précipitations y atteignent 2000 à 5000 mm par an.

Altitude – La distribution altitudinale des espèces péruviennes est difficile à mettre en évidence à cause du faible nombre d'échantillons par espèce.

On trouve des espèces dès 90 m jusqu'à plus de 4000 m. On peut tout de même séparer ces espèces en deux groupes: les espèces du bassin amazonien montent jusqu'à environ 1500-2000 m. Les espèces andines se situent entre 2000 et 4000 m (Figure 46).

L'altitude seule n'est pas un facteur limitant pour la répartition des *Ilex*.

Epoque de floraison – Pour retrouver la période de floraison, nous avons retenu la date de collecte des échantillons qui portaient des fleurs. En aucun cas nous n'avons fait ce calcul à partir des fruits, puisque ceux-ci peuvent rester jusqu'à une année et même plus sur l'arbre.

Bien qu'on puisse trouver toute l'année des espèces différentes d'*Ilex* en fleurs, il semble tout de même qu'il y ait une certaine dominance des floraisons d'août à octobre (Figure 47).

Ecologie – Nous avons regroupé les informations sur l'écologie que nous avons pu récolter sur les étiquettes des spécimens dans ce champ. Malheureusement ces informations sont très succinctes. Dans tous les cas, les *Ilex* sont liés à la présence d'eau. Ils sont très souvent en forêts, beaucoup plus rarement en savane. C'est à peu près tout ce qu'on peut tirer de ces informations.

Mais nous avons tout de même tenté de caractériser très grossièrement les types de milieux dans lesquels se développent les différentes espèces à partir d'un système cartographique.

Grâce à notre système de cartographie informatisée, nous avons pu reporter les lieux de récolte des échantillons d'herbier sur une carte de répartition des types de végétation d'Amérique du Sud. Cette carte de HUECK & SEIBERT (1981) présente l'avantage d'avoir un niveau de précision (1:8.000.000) en accord avec la précision en minute des coordonnées en latitude et longitude de nos données (Figure 48, Figure 49).

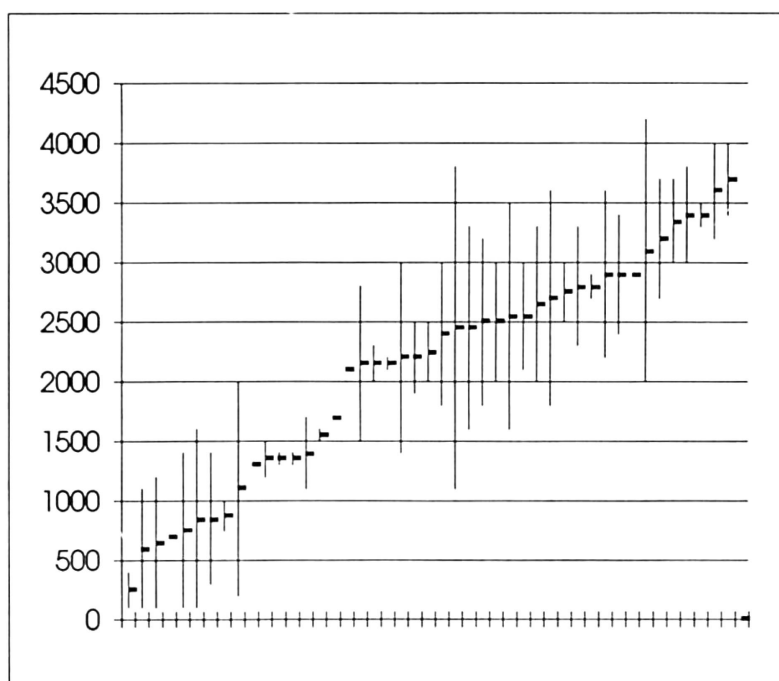


Figure 46. – Amplitude altitudinale (m) des espèces péruviennes.

	janvier	février	mars	avril	mai	juin	juillet	août	septembre	octobre	novembre	décembre
inundata												
petiolaris												
laureola												
vismiifolia												
gabrielleana												
juttana												
laurina												
aggregata												
cf. amboroica												
ericoides												
loretoica												
macbridiana												
tarapotina												
maasiana												
uniflora												
crassifolioides												
amygdalina												
boliviana												
crassifolia												
guayusa												
aff. guayusa												
goudotii												
hippocrateoides												
microphylla												
microstricta												
nervosa												
quitensis												
suprema												
sp. 13												
sp. 14												
sessiliflora												
ovalis												
gotardensis												
teratopis												
villosula												
andicola												
gabinetensis												
aff. gabinetensis												
imbricata												
obtusata												
weberlingii												
hualgayoca												
cuzcoana												
cf. cuzcoana												
elliptica												
lilianeae												
jelskii												
mandonii												
trachyphylla												

Figure 47. – Tableau des périodes de floraison établi d'après l'état floral des échantillons d'herbier. L'ordre correspond à la répartition dans les types de végétation de la figure suivante. L'appartenance des trois dernières espèces à l'un ou l'autre de ces types n'est pas connue.

Figure 48. – Répartition des espèces dans les types de végétation selon HUECK & SEIBERT (1981).

	Fdh sempervirente	Fdh andine sempervirente	"Campos limpos"	"Bosque" andin de pérennes et déclivues	Végétation andine de haute montagne	Végétation sèche des vallées de l'intérieur des Andes	Puna	Páramos	Fdh sempervirente (Pacifique)	Forêt sèche et formations succulentes	Désert de la côte Pacifique	Forêt Galerie et végétations associées aux rivières
Altitude	100-400 m	400-2000 m	400-2000 m	1800-3600 m	3200-4700 m	400-2000	3400-4500 m	3200-4700 m	0-1500 m	500-1500 m	0-3000 m	0-3000 m
°C moy. a	25-26°C	24-28°C	24-28°C	10-20°C	1-10°C	16-27°C	3-10°C	1-10°C	26-28°C	16-21°C	18-19°C	18-19°C
Var. moy.	1-2°C	3-5°C	3-5°C	5-6°C	3/18-20°C	3°C	18-20°C	3°C	1-2°C	7°C	6°C	6°C
Précipit.	2400-4000 mm	2000-5000 mm	2000-5000 mm	750- >2000 mm	100-2300 mm	300-800 mm	100-500 mm	1000-2300 mm	2500-10000 mm	300-1000 mm	< 50 mm	< 50 mm
Versant	Est	Est	Est	Est	Est-Ouest	Est	Est-Ouest	Est-Ouest	Ouest	Ouest	Ouest	Ouest
inundata												
petiolaris												
laureola		laureola										
vismifolia		vismifolia										
gabrielcana		gabrielcana										
juttana		juttana										
laurina		laurina			laurina							
aggregata												
cf. amborioica												
ericoides												
[lorcloica]												
macbridiana												
tarapotina												
maasiana												
uniflora				uniflora								
		crassifolioides										
				[amygdalina]								
				[boliviana]								
				[crassifolia]								
				gumyusa								
				goudotii								
				hippocrateoides								
				microstricta								
				microphylla								
				nervosa								
				quitensis								
				suprema								
				sp. 13								
				sp. 14								
	(scssiliflora)	(scssiliflora)	(scssiliflora)	scssiliflora								
	(ovalis)		ovalis	(ovalis)		(ovalis)						
		gotardensis		gotardensis		gotardensis						
			teratopis	teratopis								
			villosula	villosula								
				andicola								
				aff. gabinetensis								
				imbricata								
				obtusata								
				weberlingii								
				humlgayoca								
		cuzcoana		cuzcoana	cuzcoana							
				elliptica	elliptica							
				(liliancae)	liliancae							

Nous constatons les points suivants:

- Au Pérou, les *Ilex* se trouvent principalement sur le versant Est des Andes jusqu'en Amazonie.
- Dans cette zone, on les trouve à toutes les altitudes, d'environ 100 m à plus de 4000 m.
- La plupart des espèces ne se trouvent que dans un type de végétation. Cela pourrait confirmer que nos déterminations sont bonnes. Mais il ne faut pas oublier que nous avons peu d'échantillons par espèce.
- Le continuum entre la Forêt dense humide et la Fdh andine est confirmé par le fait que près de la moitié des espèces de ces zones se retrouvent dans les deux types de végétation. Ce n'est pas le cas pour les autres types de végétations, pour lesquels les espèces sont très spécifiques.
- Nous pensons que les espèces se trouvant dans les vallées sèches de l'intérieur des Andes sont soit le produit d'un artefact de notre cartographie, soit bénéficient localement de conditions climatiques plus humides.

En résumé, on constate que les *Ilex* sont corrélés à deux facteurs principaux:

- 1) des précipitations comprises entre environ 800 et 5000 mm,
- 2) une situation sur le versant est des Andes.

Les Andes semblent agir comme une barrière, car des conditions climatologiques comparables se retrouvent à l'ouest de celles-là, dans la Fdh sempervirente (Pacifique) par exemple. Or on y a trouvé aucun *Ilex* à ce jour.

Rappel des types de végétation au Pérou

Nous avons retenu les types suivants, extraits de HUECK & SEIBERT (1981):

Forêt dense humide sempervirente (Amazonie) – Cette zone appelée aussi "Hylaea" se caractérise par une altitude de 100-400 m, une température annuelle moyenne de 25-26°C, une variation moyenne annuelle de 1-2°C, des précipitations annuelles de 2400-4000 mm, avec un maximum de précipitations en hiver. C'est le domaine de la forêt dense humide, avec deux faciès très importants, les zones non-inondées ou "terra firme" et les zones plus ou moins périodiquement inondées (des "várzea" pour les régions inondées par des eaux limoneuses (eaux blanches), ou des "iguapo" lorsque les eaux sont noires, c'est-à-dire sans matière en suspension). Ces différences sont spécifiques à certaines espèces.

On peut distinguer trois zones au Pérou: l'Hylaea occidentale autour d'Iquitos, puis plus au sud la région d'Acre, Beni, Mamoré et Guaporé et enfin l'Hylaea proche des Andes. Nous constatons qu'à ce jour aucune récolte n'a été faite dans la seconde.

On trouve dans ce type de végétation *I. gabrielleana*, *I. inundata*, *I. juttana*, *I. laureola*, *I. laurina*, *I. petiolaris* et *I. vismiifolia*.

Forêt dense humide andine sempervirente – Cette zone correspond aux premiers contreforts andins sur leur versant oriental. Appelée "Selva de Yungas", elle se caractérise par une altitude de 400-2000 m, une température annuelle moyenne de 24 à 28°C, une variation moyenne annuelle de 3-5°C, des précipitations annuelles de 2000-5000 mm, avec un maximum de

précipitations en été. Les espèces d'arbres qui la composent se retrouvent aussi en partie dans la "selva" amazonienne.

On y trouve *I. aggregata*, *I. cf. amboroica*, *I. ericoides*, *I. gabrielleana*, *I. juttana*, *I. loretoica*, *I. laureola*, *I. laurina*, *I. maasiana*, *I. macbridiana*, *I. tarapotina*, *I. uniflora* et *I. vismiifolia*.

"Bosque" andins de pérennes et décidues – Appelée aussi "Bosque de Ceja", cette zone correspond à la "Selva de Yungas" à un niveau supérieur. Elle se situe sur le versant oriental des Andes et se caractérise par une altitude de 1800-3600 m, une température annuelle moyenne de 10-20°C, une variation moyenne annuelle de 5-6°C, des précipitations annuelles de 750->2000 mm, avec un maximum de précipitations en hiver. On y trouve des forêts de *Podocarpus* (pins).

Les espèces d'*Ilex* sont: *I. amygdalina*, *I. boliviana*, *I. crassifolia*, *I. guayusa*, *I. goudotii*, *I. hippocrateoides*, *I. microphylla*, *I. microstricta*, *I. nervosa*, *I. ovalis*, *I. quitensis*, *I. suprema*, *I. teratopis*, *I. uniflora*, *I. villosula*, *I. sp. 13* et *I. sp. 14*.

Forêt dense humide sempervirente (Pacifique) – Une toute petite partie de cette forêt se trouve au Pérou et aucune récolte péruvienne n'y a été faite. Elle rencontre au Pérou sa limite sud et il faut donc probablement relativiser les valeurs annoncées pour la zone. Elle se caractérise par une altitude de 0-1500 m, une température annuelle moyenne de 26-28°C, une variation moyenne annuelle de 1-2°C, des précipitations annuelles de 2500-6000(-10.000) mm. Aucune saisonnalité des précipitations n'est observable.

Aucune espèce d'*Ilex* n'y a été observée.

Végétation andine de haute montagne – Cette végétation est très variable en fonction de la latitude et de l'altitude, puisque ce type s'étend du Vénézuéla à la Terre de Feu. On y trouve principalement des steppes arbustives et des Graminées. Ses caractéristiques englobent celles des deux types suivants, qui en sont des cas particuliers.

Páramos – Cette zone trouve au Pérou sa limite sud, en s'étendant jusqu'au Vénézuéla. Elle se caractérise par une altitude de (3200-)3800-4700 m, une température annuelle moyenne de 1-10°C en fonction de l'altitude, une variation moyenne annuelle de 3°C, des précipitations annuelles de 1000-2300 mm. Elle se caractérise par la présence de steppes à graminées avec *Espeletia*.

Puna – Ce type de végétation est largement représenté au Pérou et descend jusqu'au 27° parallèle en Amérique du Sud. Elle se caractérise par une altitude de 3400-4500 m, une température annuelle moyenne de 3-10°C selon l'altitude, une variation moyenne annuelle de 18-20°C, des précipitations annuelles de 100-500 mm, avec un maximum de précipitations en hiver.

Aucune espèce d'*Ilex* ne se trouve dans les types particuliers Páramos et Puna. Par contre, on trouve dans cette zone *I. andicola*, *I. cuzcoana*, *I. elliptica*, *I. aff. gabinetensis*, *I. gotardensis*, *I. hualgayoca*, *I. imbricata*, *I. laurina*, *I. obtusata*, *I. sessiliflora*, *I. teratopis*, *I. villosula* et *I. weberlingii*.

Végétation sèches des vallées de l'intérieur des Andes – Ce type s'étend du nord de l'Argentine au Vénézuéla. Il se caractérise par une altitude de 400-2000 m, une température annuelle moyenne de 16-27°C selon la latitude et l'altitude, des précipitations annuelles de 300-800 mm. On y trouve des forêts sèches.

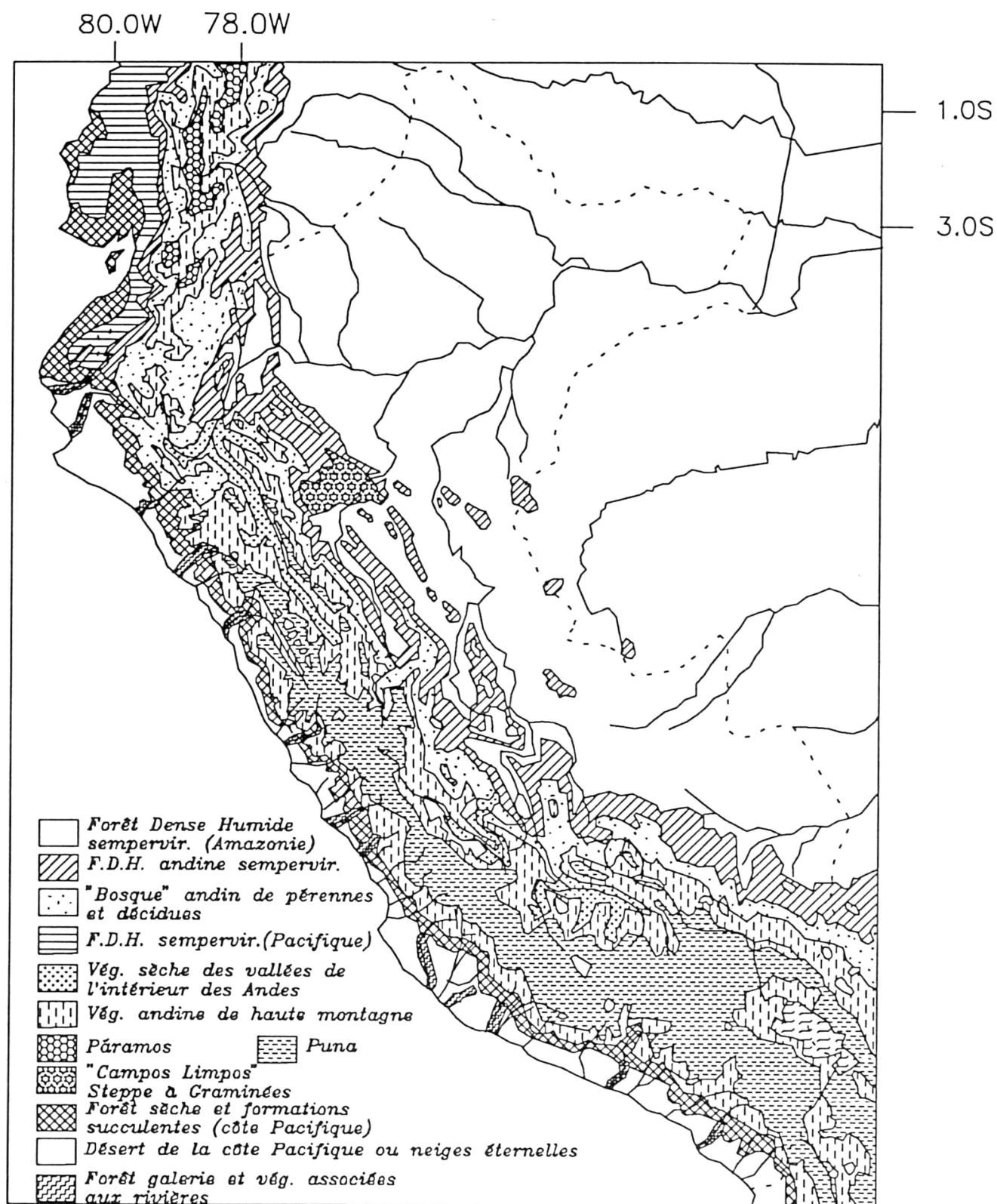


Figure 49. – Carte des types de végétation, d'après HUECK & SEIBERT (1981).

Trois espèces d'*Ilex* ont été observées: *I. cuzcoana*, *I. elliptica* et *I. lilianeae*.

"Campos Limpos", steppe à Graminées – Cette région correspond probablement à une particularité édaphique de la Fdh andine sempervirente, dont elle a toutes les caractéristiques de températures et de pluviométrie.

Une espèce serait endémique de ce type de végétation: *I. crassifolioides*, mais on y trouve aussi *I. cuzcoana* et *I. gotardensis*.

Forêt sèche et formations succulentes – Ce type de forêt se trouve sur le versant occidental des Andes, du Pérou au nord du Chili. Le climat de cette côte est fortement influencé par le courant marin froid de Humboldt qui remonte du sud. Elle se caractérise donc par une altitude de 500-1500 m, une température annuelle moyenne de 16-21°C selon l'altitude, une variation moyenne annuelle de 7°C, des précipitations annuelles de 300-1000 mm, avec un maximum de précipitations en hiver.

Aucun *Ilex* n'a été récolté dans ces forêts.

Désert de la côte Pacifique – La végétation est pratiquement absente de cette zone qui se caractérise par une altitude de 0-3000 m, une température annuelle moyenne de 18-19°C, une variation moyenne annuelle de 6°C, des précipitations annuelles inférieure à 50 mm, avec un maximum de précipitations en hiver.

Aucun *Ilex* n'y a été trouvé.

Forêt galerie et végétations associées aux rivières – Le climat est le même que celui du Désert de la côte Pacifique, mais les espèces peuvent se développer grâce à l'eau apportée des Andes par les fleuves.

Aucun *Ilex* n'a été récolté dans ce type de forêt galerie.

3.5. USAGES

De relativement nombreuses espèces d'*Ilex* sont utilisées dans le monde, généralement sous forme de décoction ou d'infusion. Leurs propriétés stimulent généralement le système nerveux central (MACHON, 1904). Habituellement prises en infusion, ces boissons absorbées en grandes quantités peuvent provoquer des vomissements. Nous pouvons citer par exemple *Ilex vomitoria* en Amérique du Nord (ALIKARIDIS, 1987), *Ilex aquifolium* en Europe (BROSSE, 1987), *Ilex guayusa* (SCHULTES, 1979; LEWIS, 1991) et *Ilex tarapotina* au Pérou (PATIÑO, 1968), *Ilex paraguariensis* au Paraguay, etc.

Les propriétés thérapeutiques de ces espèces sont directement liées à leur composition chimique. ALIKARIDIS (1987) a étudié celles-ci pour une cinquantaine d'espèces provenant du monde entier. Les constituants naturels sont nombreux, mais ALIKARIDIS ne tire aucune conclusion générale. On retrouve pourtant chez plusieurs espèces de la caféine ou de la théobromine, qui pourraient expliquer entre autres les effets stimulants de ces infusions.

En Amérique du Sud, l'utilisation la plus connue de l'*Ilex* est la production de *maté*. L'espèce utilisée est *Ilex paraguariensis*. Elle pousse naturellement entre 18° et 25° de latitude sud, mais peut être cultivée jusqu'à 30° de latitude sud (HASSLER, 1903). Dans ses stations naturelles, le

maté croît de préférence entre 500 et 1000 m d'altitude (TISSOT, 1936). Nous avons décrit l'utilisation du *maté* et ses origines dans un article paru en 1988 auquel nous renvoyons le lecteur (voir LOIZEAU, 1988), le *maté* ne se trouvant pas au Pérou.

Ilex guayusa est probablement la seule espèce péruvienne qui soit régulièrement utilisée. Malheureusement, sa composition chimique n'a pas été étudiée par ALIKARIDIS (1987). Cette espèce n'est connue que cultivée, du sud de la Colombie au nord du Pérou. Des feuilles de cette espèce semblent avoir été retrouvées dans la tombe d'un guérisseur dans les Andes boliviennes datant du V^{me} siècle (LEWIS, 1991). D'après SCHULTES (1990), préparé en infusion, ce thé est bon pour calmer les nerfs et pour les femmes enceintes, mais aussi pour les problèmes d'estomacs, pour ses propriétés aphrodisiaques, fébrifuges (malaria), contre la syphilis, et pour régler les menstruations. BENNETT (1992) raconte que les chamans du peuple Shuar, vivant sur le versant est des Andes en Equateur et au Pérou, boivent une boisson hallucinogène composée de branches de *Banisteriopsis caapi*, additionnées de feuilles de *Diplopterys cabrerana*, *Herrania* sp., *Heliconia stricta*, "mukuyasku" (une *Malpighiaceae* indéterminée) et *Ilex guayusa*. Cette boisson leur permet de communiquer avec les esprits, de trouver la cause de maladies, de juger et de voir dans le futur. LEWIS (1991) nous décrit l'utilisation actuelle de "guayusa":

"Today, Achuar men in Peru and Ecuador drink large amounts of holly leaf decoctions (wayus) before daybreak for an hour or less, and then vomit. They conduct this daily ritual for stimulating effects.

To our knowledge this wild tree of *I. guayusa* has the highest concentration of caffeine or methylxanthines from any plant.

Initial ingestion of high levels of caffeine by Achuar Indians is invariably followed by emesis, apparently to eliminate excessive intake of caffeine before absorption and bioconversion are complete, thereby avoiding unwanted symptoms of trimethyl- and dimethylxanthines. By incoking emesis, the men have learn to attain and not to exceed desired stimulating effects of caffeine use. Similar physiological effects could also be obtained by drinking less, as women do, but large volumes are drunk because men enjoy the drink per se and participation in a cultural ritual reinforces male bonding."

Selon PATIÑO (1968), *Ilex tarapotina* pourrait avoir des propriétés semblables. Nous n'en avons trouvé aucune trace sur les étiquettes d'herbier ou ailleurs dans la littérature.

Selon l'échantillon *Knapp 8519*, une infusion de feuilles d'*Ilex vismiifolia* est utilisée pour le traitement des maux de tête et de la grippe.

3.6. PHYLOGÉNIE ET ÉVOLUTION

Nous nous sommes intéressés aux relations des espèces entre elles. Nous n'aborderons pas ici la position taxonomique du genre ou de la famille. Cet aspect est en cours d'étude aux Conservatoire et Jardin botaniques, dans le cadre de l'équipe travaillant sur le séquençage d'ADN chloroplastique qui a été formée autour d'une étude globale des *Aquifoliaceae*.

Comme on l'a vu dans le chapitre 3.4. "Distribution et écologie", la biogéographie du Pérou est très intéressante, car ce pays englobe l'Amazonie et les Andes, face est et face ouest. Cette situation nous donne en zone intertropicale une variété de facteurs abiotiques (précipitations,

altitude, température) qui influencent l'évolution de nos espèces. A cela, il faut ajouter des considérations historiques: il semble que le genre *Ilex* devait se trouver au "Pérou" avant même la surrection des Andes.

En effet, les grains de pollen fossiles d'*Ilexpollenites* sp. montrent une concordance totale avec les *Ilex* modernes (MARTIN, 1977). Selon cet auteur, aucun type de pollen ne peut être confondu avec *Ilex*. L'espèce la plus proche est *Nertera depressa* Banks & Sol. (*Rubiaceae*). MARTIN (1977) cite un certain nombre de lieux et de datation pour lesquels on a récolté des *Ilexpollenites*. Ces récoltes ont été faites un peu partout dans le monde. Les plus vieux enregistrements remontent au Cénomanién, dans le sud de l'Oural, c'est-à-dire à 95-100 millions d'années (BOLCHOVITINA, 1953, cité par MARTIN, 1977). On a observé d'autres pollens au Turonien (89-92 millions d'années) en Australie et au Coniacien (88-89 millions d'années) en Afrique (CRONQUIST, 1988). En Amérique du sud, MARTIN (1977) relève des *Ilex* fossiles datant de 40-50 millions d'années. Selon lui, "l'étude de l'histoire des *Ilex* montre clairement que les distributions actuelles ne sont pas des indications pour les migrations passées".

Le genre *Ilex* est donc un "vieux" genre. Voyons maintenant comment les quelques auteurs qui l'ont étudié conçoivent son évolution.

LOESENER (1908: 246) estime que le genre trouve son origine dans des conditions climatiques moyennes, dans l'hémisphère nord. Les espèces tropicales sont pour lui dérivées plutôt que primitives.

HU (1967) propose de placer les espèces primitives d'*Ilex* dans le Pacifique, sur les îles et/ou sur sa côte ouest. Elle considère toutes les autres espèces comme dérivées et désigne *I. hawaiiensis* comme la plus primitive et *I. aquifolium* comme l'une des plus évoluées. Elle appuie son argumentation sur la présence de caractères primitifs du bois (longues cellules des vaisseaux, nombreuses perforations scalariformes, ...). Or BAAS (1973) réfute cet argument, en constatant qu'on trouve des espèces aussi primitives de ce point de vue en Amérique centrale et du sud. HU considère aussi un grand nombre de pièces florales comme un caractère plésiomorphe.

BAAS (1973) fait une étude du bois et constate que les espèces des zones tempérées ou celles d'altitude ont les cellules des vaisseaux les plus courtes, un caractère apomorphe. Les arbres et arbustes à perforations scalariformes ont un nombre de perforations qui diminue au fur et à mesure que l'altitude augmente. Un grand nombre de perforation est considéré comme une plésiomorphie. Enfin il observe que les fibres-trachéides ont des ouvertures sur les bords plus petites et moins nombreuses sous les tropiques qu'en zone tempérée. Une diminution du nombre de ces ouvertures est le signe d'une spécialisation. Dans la discussion qui suit ses conclusions, BAAS ne peut pas distinguer l'origine de ces tendances: phénotypique et liée au climat, ou génétique et alors conséquence d'une spécialisation. On peut pourtant considérer que dans les deux cas le climat aura une influence certaine.

LOBREAU-CALLEN (1975) étudie plus particulièrement les dimensions des pollens d'*Ilex*. Cet auteur constate que les variations des dimensions du pollen par échantillon sont de 30-40%, valeur relativement importante. Au sein des espèces, les mesures diffèrent en fonction de la répartition géographique. En comparant donc les valeurs moyennes, LOBREAU-CALLEN constate que relativement à la longitude, les pollens les plus petits se trouvent parmi les espèces

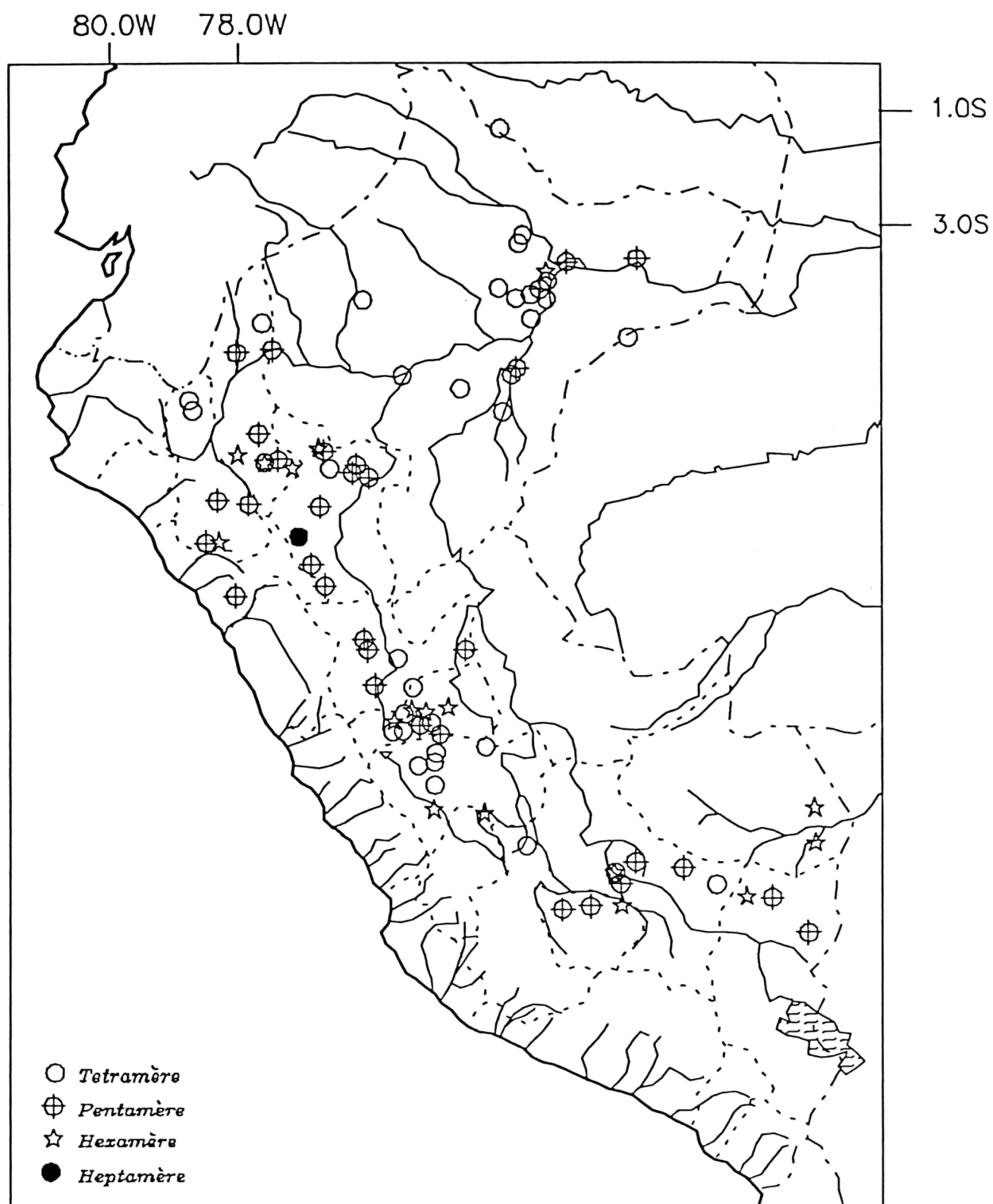


Figure 50. – Distribution des espèces en fonction du nombre maximum de pièces florales.

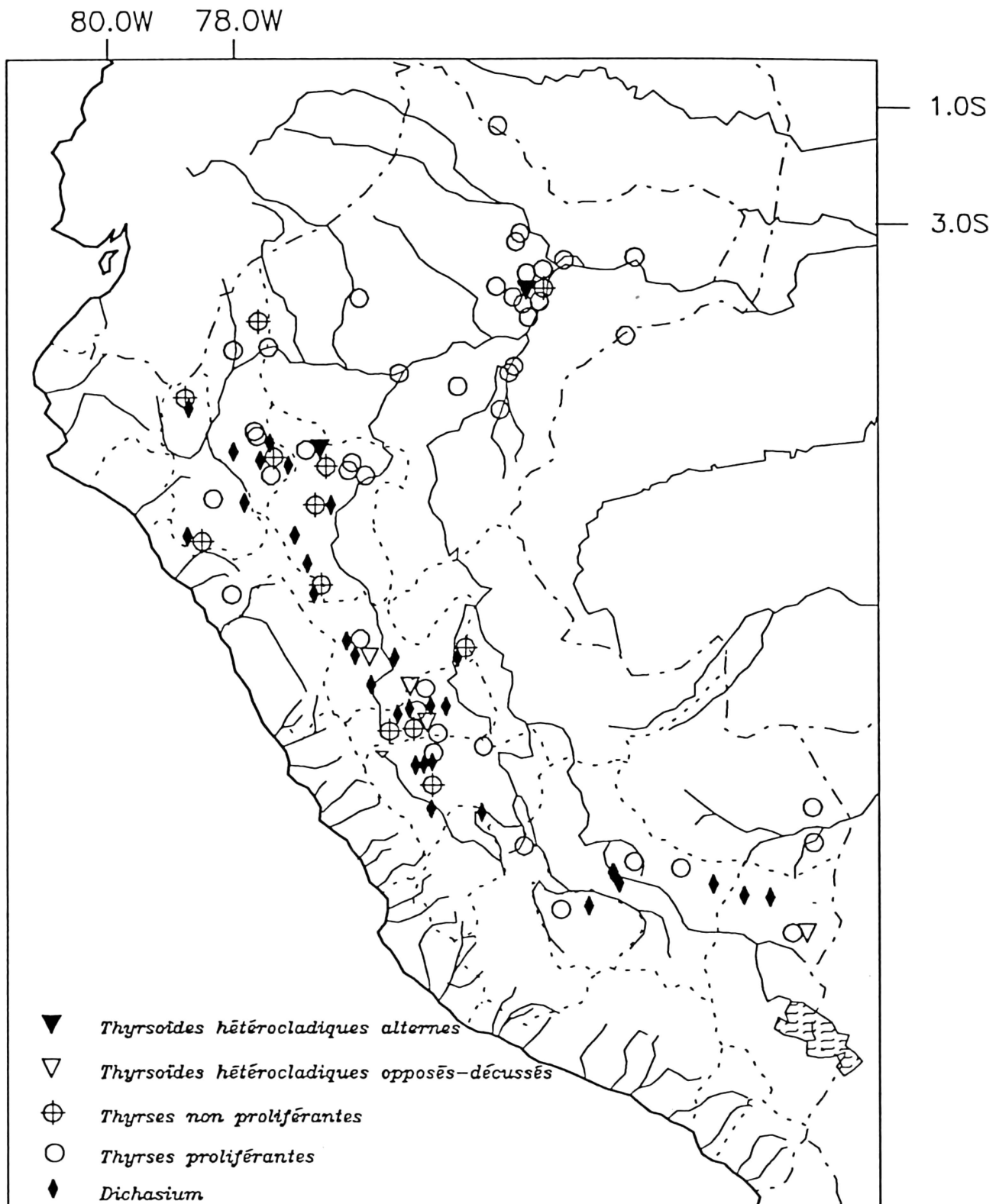


Figure 51. – Carte de répartition des types d'inflorescence.

sud-asiatiques et à celles d'Océanie (longitudes est), et les plus grands aux espèces américaines (longitudes ouest). Relativement à la latitude, cet auteur observe que les espèces proches de l'équateur ont des grains de pollen plus petits que ceux des espèces de latitudes plus élevées. Par ailleurs, les espèces de latitudes basses à grands grains de pollen se trouvent en fait en altitude (*I. teratopsis* p. ex. pour l'Amérique du Sud).

LOBREAU-CALLEN (1975) conclut que ces variations sont liées à des facteurs climatiques: les espèces à petits pollens se trouvent en climat tropical, celles à grands pollens en climat tempéré. En étudiant les pollens fossiles, selon elle aisément reconnaissables, LOBREAU-CALLEN constate qu'on peut assez facilement corrélérer les dimensions de ces grains de pollen avec le type de climat supposé. En conséquence, les dimensions des grains de pollens pourraient être un assez bon indicateur climatique.

Par ailleurs, LOBREAU-CALLEN, dans la discussion qui suit son article, dit ne pas pouvoir faire de corrélation entre la morphologie du pollen et la taxonomie de LOESENER, d'une part parce qu'il lui semble que les travaux de LOESENER (1901, 1908, 1942) sont "déjà anciens", sous-entendant par là que la délimitation des espèces n'est pas très sûre, et que d'autre part qu'elle observe "une grande uniformité des pollens dans le genre *Ilex*". BAAS (1973) arrive aux mêmes conclusions, constatant une hétérogénéité des types de bois dans les regroupements proposés par LOESENER. Notre théorie des inflorescences a aussi pour origine notre insatisfaction face à la compréhension de LOESENER de ce problème (voir chapitre 3.1.4. sur les inflorescences).

A large échelle, sa répartition actuelle, les études de BAAS (1973) et celles de LOBREAU-CALLEN (1975) nous font penser que la famille est probablement d'origine tropicale. Nous n'avons actuellement pas assez d'éléments pour nous prononcer sur un centre de dispersion particulier. On trouve des caractères primitifs du bois autant chez les espèces asiatiques que les néotropicales. Les dimensions du pollen semblent être influencées par des facteurs climatiques. Pourtant dans les deux cas, nous pourrions imaginer que ces facteurs climatiques poussent à une spécialisation, les caractères observés devenant alors fixés génétiquement.

Nous avons tenté de reconstruire la phylogénie des *Ilex* péruviens.

Partant de l'hypothèse que les *Ilex* étaient présents avant la surrection des Andes, et en nous appuyant sur les articles cités plus haut, nous considérons que les espèces andines ont dû évoluer en même temps qu'elles étaient "soulevées" par les Andes. A partir de nos observations, seuls deux caractères selon nous sont assez stables pour ne pas être influencés trop directement par le climat. Il s'agit des inflorescences et du nombre de pièces florales. Comme on le voit dans la Figure 50, la répartition des espèces en fonction du nombre de leurs pièces florales montre une tendance à aller de l'Amazonie vers le sommet des Andes. Les espèces tétramères et pentamères se répartissent sur tout le pays, alors que les hexamères et heptamères se trouvent plutôt sur les Andes.

Nous considérons donc que le caractère dérivé (plésiomorphe) est celui qui va vers un plus grand nombre de pièces florales. Un autre argument qui pourrait corroborer ce fait est le nombre d'espèces pour chacune de ces classes: 26 espèces sont tétramères, 15 sont pentamères, 8 hexamères et 1 heptamère. Nous pensons qu'il est peu probable que le plus grand nombre soit dérivé.

Sur le plan des inflorescences, la carte de distribution (Figure 51) n'est pas aussi évidente, relativement à la théorie des inflorescences que nous avons développée.

Si les dichasiums ne se rencontrent qu'en altitude, ainsi que les thyrses non proliférantes, les thyrses proliférantes sont largement réparties. Les thyrsoides hétérocladiques alternes ne se développent qu'en forêt dense humide, andine ou non, alors qu'on observe des thyrsoides hétérocladiques opposés-décussés aussi en altitude. Les tendances évolutives que nous avons présentées dans la Figure 26 sont globalement respectées.