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

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 37 (1982)

Heft: 1

Artikel: Les Cupressales : une définition chimiosystématique

Autor: Lebreton, Philippe

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-880027

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: 10.01.2026

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

Les Cupressales : une définition chimiosystématique.

51me communication dans la série: "Recherches chimiotaxinomiques sur les plantes vasculaires"

PHILIPPE LEBRETON

RÉSUMÉ

LEBRETON, P. (1982). Les Cupressales: une définition chimiosystématique. *Candollea* 37: 243-256. En français, résumé anglais.

Une étude chimiosystématique des Cupressales (sensu Emberger) est présentée, s'appuyant sur la littérature d'une part, sur des résultats inédits concernant 28 espèces d'autre part. Les Taxodiacées sont hétérogènes, et se rapprochent des Cupressacées probablement plus par convergence que par parenté directe. Chez les Cupressacées, un sectionnement est proposé qui, basé notamment sur la composition flavonique (prodelphinidine, myricétine, cupressuflavone ...), reconnaît trois sous-familles: Cupressoïdées (comportant elle-même deux tribus: Cupressées et Junipérées), Thujopsioïdées et Callitrioïdées.

ABSTRACT

LEBRETON, P. (1982). The Cupressales: a chemosystematic definition. *Candollea* 37: 243-256. In French, English abstract.

A chemosystematic study of the Cupressales (sensu Emberger) is presented, based on data of the litterature on the one hand, on new results about 28 species on the other hand. *Taxodiaceae* are heterogenous; their proximity with *Cupressaceae* is probably the result of convergence, rather than direct affinity. A classification of *Cupressaceae* is proposed, mainly based upon the flavonic content (prodelphinidin, myricetin, cupressuflavone ...); three sub-families are recognized: *Cupressoideae* (with two tribes: *Cupressae* and *Juniperae*), *Thujopsioideae* and *Callitrioideae*.

CODEN: CNDLAR
ISSN: 0373-2967
37(1) 243 (1982)

© CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 1982

Introduction

Bien que son individualité soit manifeste pour le forestier, et même pour le profane, le groupe des Conifères actuelles n'en est pas moins taxinomiquement hétérogène. Certains auteurs, dont KRÜSSMANN (1972), semblent avoir éludé le problème, élevant la plupart des grands taxons au rang de familles relativement autonomes: Pinacées, ... Taxodiacées ... (Taxacées). D'autres au contraire, comme EICHLER (1889) ou EMBERGER (1960), n'ont pas hésité à hiérarchiser plus ou moins nettement telle ou telle partie de l'ensemble (voir tabl. 1).

Regroupant par ailleurs divers arguments, en majorité d'ordre biochimique, nous avons jugé préférable de nous ranger à l'opinion de Emberger, qui propose un sectionnement des Conifères en cinq Ordres:

— Pinales (Pinacées);

— Araucariales (Araucariacées);

— Podocarpales (Podocarpacées);

— Cupressales (Cupressacées, Taxodiacées);

— Taxales (Céphalotaxacées, Taxacées).

La présente communication, qui s'attache à développer l'argumentation propre aux Cupressales, s'appuie d'une part sur les données de la littérature phytochimique, compilées notamment par HEGNAUER (1962) et dans HARBORNE & al. (1975), d'autre part sur des résultats personnels rapportés dans la partie expérimentale de ce travail.

Individualisation des Cupressales

Certains Ordres de Conifères peuvent se définir à partir d'un seul critère phytochimique tranché: les Pinales sont les seules Gymnospermes à manquer de biflavones, molécules originales constantes dans tous les autres groupes, Cycadales incluses; les Podocarpales sont seules à posséder des isoflavones, molécules originales par ailleurs présentes chez les seules Légumineuses; la présence d'alcaloïdes est un trait commun à deux familles seulement de Conifères: les Taxacées et les Céphalotaxacées (= Taxales).

Par contre, la démarcation entre Cupressales et Araucariales peut apparaître plus subtile d'un point de vue strictement phytochimique, puisqu'elle ne repose que sur quelques molécules biflavoniques particulières: l'agathisflavone et ses dérivés mono- et di-méthylés, rencontrés — jusqu'à présent — chez les seules Araucariacées (genres *Agathis* et *Araucaria;* cité par GEIGER & QUINN *in* HARBORNE, 1972: 720). On peut ajouter toutefois que le pinitol (=

EICHLER (1889)	WETTSTEIN (1935)	GAUSSEN (1944-76)	EMBERGER (1960)	KRÜSSMANN (1972)
1. Cycadacées	1. Cycadinées	1. Cycadophytes	1. Préphanérogames	1. Cycadopsida
	2. Ginkgoinées	1.1. Cycadales	1.1. Cycadales	1.1. Cycadales
			1.2. Ginkyoales	1.2. Ginkgoales
2. Conifères	3. Conifères	2. Coniférophytes	2. Phanérogames	2. Coniferopsida
2.1. Pinoïdées	3.1. Taxacées	2.1. Ginkyoales	2.1. Gymnospermes	2.1. Coniférées
2.1.1. Abiétinées	3.1.1. Céphalotaxées	2.2. Coniférales	2.1.1. Conifères	2.1.1. Pinacées
– Araucariées	3.1.2. Taxées	2.2.1. Pinoïdines	– Pinales	– Abiétoïdées
– Abiétinées	3.1.3. Podocarpées	– Abiétacées	. Pinacées	– Laricoïdées
– Taxodiinées	3.2. Cupressacées	– Taxodiacées	– Araucariales	– Pinoïdées
2.1.2. Cupressinées	3.2.1. Taxodioïdées	– Cupressacées	. Araucariacées	2.1.2. Taxodiacées
– Actinostrobées	3.2.2. Cupressoïdées	– Araucariacées	– Podocarpales	2.1.3. Cupressacées
– Thujopsidinées	– Cupressées	– Céphalotaxacées	. Podocarpacées	– Callitrioïdées
– Cupressinées	– Thujopsées	2.2.2. Podocarpines	– Cupressales	– Cupressoïdées
– Juniperinées	– Actinostrobées	– Podocarpacées	. Cupressacées	2.1.4. Podocarpacées
	– Junipérées		. Taxodiacées	2.1.5. Céphalotaxacées
2.2. Taxoïdées	3.3. Abiétacées	2.2.3. Taxines	– Taxales	2.1.6. Araucariacées
2.2.1. Podocarpées	3.3.1. Araucariées	– Taxacées	. Taxacées	3. Taxopsida
2.2.2. Taxées (incl. Ginkgo)	3.3.2. Abiétées		. Céphalotaxacées	3.1. Taxales
				3.1.1. Taxacées
3. Gnétacées	4. Gnétinées	Gnétophytes	2.2. Chlamydospermes	4. Chlamydospermae
			(2.3. Angiospermes)	4.1. Gnétales

Tableau 1. – Gymnospermes

méthyl-5 inositol), s'il n'est présent que chez la moitié des Cupressacées et des Taxodiacées, n'a pas été rencontré chez les *Araucaria* (cinq espèces étudiées par PLOUVIER *in* HEGNAUER, 1962: 299-300); de plus, les réserves de l'endosperme, de nature amylacée chez les Araucariacées (et les Podocarpacées), sont lipidiques chez les Cupressacées et les Taxodiacées (ainsi que chez les Pinacées et les Taxacées).

Quoi qu'il en soit, la distinction Araucariales/Cupressales n'est pas de celles posant un problème majeur aux botanistes "classiques": outre les données géographiques, anatomiques et macromorphologiques, des arguments d'ordre microscopique, cités par GAUSSEN (1968b) abondent dans le même sens: chez toutes les Araucariacées (comme chez les Pinacées), le diamètre des grains de pollen est supérieur à 40 microns, alors qu'il est inférieur à cette valeur-seuil chez les Taxodiacées et les Cupressacées; de même, sur la base d'observations faites au microscope électronique, "il n'y a pas lieu de séparer les Cupressacées des Taxodiacées, car les gamétophytes mâles sont semblables d'après KITIMURA (1966)" (*in* GAUSSEN, 1968a: 2).

Les Cupressales

Rappel taxinomique

Les Taxodiacées comptent une dizaine de genres, dont plusieurs monospécifiques (17 espèces, toutes monoïques) et d'aires actuelles restreintes; ceci témoigne doublement de l'ancienneté d'un groupe dont les représentants contemporains sont "en bout de phylum(s)". Gaussen distingue 4 sous-familles, ou tribus, de Taxodiacées: Sciadopytiées, Métaséquoïdées, Cunninghamioïdées et Taxodioïdées (GAUSSEN, 1950-1952: 13).

La situation est plus tranchée chez les Cupressacées (130 espèces, monoïques ou dioïques, réparties en 18 genres). Eichler considère quatre grands taxons, repris sensiblement comme sous-familles et/ou tribus par Gaussen et par Krüssman: Callitrioïdées, et Cupressoïdées sectionnées en Cupressées, Thujopsidées et Junipérées. HEGNAUER (1962: 343) adopte au contraire un système où, à côté des Cupressoïdées et des Junipéroïdées, la sous-famille des Thujoïdées rassemble des genres boréaux (*Thuja, Thujopsis*) et austraux (*Libocedrus, Callitris,* auxquels s'ajoute le genre monospécifique maghrébin *Tetraclinis*) (tabl. 2).

Discussion chimiotaxinomique

Non seulement Cupressacées et Taxodiacées présentent de nettes affinités au niveau des grands groupes phytochimiques, nous l'avons vu, mais rares sont en fait les traits particuliers permettant d'individualiser une famille par rapport à l'autre: un tel propos trouve meilleure réponse chez des critères plus classiques.

EICHLER (1889)	GAUSSEN (1968)	*in* HEGNAUER (1962)
1. Actinostrobinées	1. Callitrioïdées 1.1. Callitriées 1.2. Australolibocédrées 1.3. Tétracliniées	1. Cupressoïdées
2. Cupressinées	2. Cupressoïdées 2.1. Cupressées	
3. Thujopsinées	2.2. Thujopsidées	2. Thujoïdées . *Thuja* . *Libocedrus* . *Callitris* . *Tetraclinis*
4. Junipérinées	2.3. Junipérées	3. Junipéroïdées

Tableau 2. — Les Cupressacées

En ce qui concerne les flavonoïdes, la richesse moyenne des Taxodiacées en proanthocyanidines est un peu supérieure à celle des Cupressacées (6.9 contre 4.8 p. mille; 9 et 19 espèces analysées, respectivement), mais la proportion moyenne prodelphinidine : procyanidine est rigoureusement identique (38 : 62), avec une large amplitude: prodelphinidine absente, ou constituant au contraire jusqu'à 95% des proanthocyanidines totales (LEBRETON & al., 1980).

La présence d'anthocyanidines chez deux Cupressacées (SANTAMOUR & MULLICK *in* HARBORNE, 1972) est chose trop ténue pour pouvoir être exploitée. Pour les flavonols — signalés dans la plupart des espèces étudiées des deux familles — la myricétine semble exceptionnelle chez les Taxodiacées (traces chez un spécimen de *Sequoia sempervirens*) alors qu'elle est présente dans la moitié environ des Cupressacées analysées (TAKAHASHI, 1960 *in* HEGNAUER, 1962: 356; ce travail). Alors que l'hinokiflavone et l'amentoflavone sont deux biflavones communes aux Cupressacées et aux Taxodiacées, les premières (d'après GEIGER & QUINN, l.c.) sont caractérisées par la cupressuflavone, présente dans les genres *Cupressus* et *Juniperus*.

Les tropolones dérivées de la thujaplicine (HEGNAUER, 1962: 347), présentes dans huit genres de Cupressacées, ne semblent pas avoir été signalées chez les Taxodiacées (faute peut-être d'y avoir été systématiquement recherchées). L'acide shikimique est présent chez les Taxodiacées (6 espèces sur 7 étudiées) comme chez les Cupressacées (6 espèces sur 9), mais en teneur plutôt faible (inférieure à 1 p. mille) chez ces dernières; la situation est plus tranchée pour l'acide quinique, signalé chez trois Taxodiacées (sur 7 espèces étudiées) mais absent des neuf Cupressacées analysées (HATTORI, 1954 et PLOUVIER, 1959, cités *in* HEGNAUER, 1962: 301-305).

En conclusion, les données d'ordre phytochimique sont plus nombreuses à rapprocher qu'à éloigner Taxodiacées et Cupressacées, nous confirmant

dans l'idée du bien-fondé d'un ordre des Cupressales. L'intérêt de la chimiotaxinomie apparaît plus nettement au niveau des genres, comme nous allons l'envisager pour chaque famille, la seconde plus particulièrement.

Les Taxodiacées

L'hétérogénéité du taxon est grande du point de vue phytochimique, notamment flavonique. Les genres *Taxodium, Sequoiadendron* (Taxodiées) et *Metasequoia* (Métaséquoïées) contiennent de la prodelphinidine, de l'amentoflavone et de l'hinokiflavone, alors que *Cunninghamia* et *Taiwania,* dont GAUSSEN (1950-1952: 112) souligne la relative proximité, en sont sensiblement dépourvus: nous saisissons-là les deux pôles polyphénoliques de la famille, respectivement primitif et avancé.

Les Cupressacées

Les principaux genres ont été analysés en ce qui concerne les biflavones (GEIGER & QUINN, l.c.), les flavonols (TAKAHASHI *in* HEGNAUER; ce travail) et les proanthocyanes (LEBRETON & al., 1980; ce travail). On doit citer aussi les études conduites sur les itols (PLOUVIER *in* HEGNAUER: 299-300) et sur les tropolones (GRIPENBERG *in* HEGNAUER: 347-349).

Les deux genres les plus étendus et les mieux étudiés, *Cupressus* et *Juniperus,* se distinguent de tous les autres par l'existence de la cupressuflavone, nous l'avons dit (bien que cette biflavone manque apparemment à certains genévriers). Ils ont également en commun la tropolone nootkatine, absente des genres *Thuja, Heyderia,* etc.; *Cupressus* et *Juniperus* sont également bien pourvus en myricétine, ainsi qu'en proanthocyanes, le premier plus encore que le second et, à ce titre, plus primitif: $L.A._{tot.} = 7.8 \pm 2.8$ p. mille et 4.9 ± 2.6 p. mille respectivement; L.D. : L.C. = 53 : 47 ± 16 et 30 : 70 ± 23 respectivement.[1] *Juniperus* se démarque aussi par l'absence de pinitol (8 espèces sur 8 étudiées), alors que ce cyclitol est présent au moins deux fois sur trois dans les autres genres plurispécifiques.

Alors que *Juniperus* et *Cupressus* montrent ainsi d'indéniables affinités phytochimiques, il n'en est pas de même des genres *Cupressus* et *Chamaecyparis,* membres pourtant de la même tribu et à propos desquels GAUSSEN (1968a: 11) écrit: "les deux genres *Cupressus* et *Chamaecyparis* sont souvent

[1] Ces différences sont significatives au seuil de risque 5% au test de Student.

	Leucodelphinidine	Myricétine	Cupressuflavone	Amentoflavone	Hinokiflavone	Taxifoline	Nootkatine	Pinitol
Cupressus . .	+	(+)	+	+	+	—	+	(+)
Chamaecyparis .	—	—	—	—	—	+	(+)	(+)
Juniperus . .	+	(+)	(+)	(+)	+	—	+	—
Thuja	+	+	—	(+)	—	—	—	+
Thujopsis . . .	—	—		—	—	+		+
Callitris . . .		—	—	—	—	+		—
Heyderia . . .	+				—		—	+
Tetraclinis . .	+	+			—			

Tableau 3. — Phytochimie des principaux genres de Cupressacées

réunis en un seul sous le nom de *Cupressus*... (mais) ces deux genres diffèrent notablement".

En effet, alors que sur six *Cupressus* étudiés, six contiennent de la cupressuflavone et cinq de l'amentoflavone, deux *Chamaecyparis* ne contiennent ni l'une ni l'autre de ces deux biflavones. Alors que les cinq *Cupressus* analysés par nos soins contiennent de la prodelphinidine, trois *Chamaecyparis* n'en contiennent pas (L.C. = $L.A._{tot.}$ = 1.8 ± 0.8 p. mille seulement[1]). De même la myricétine, flavonol trihydroxylé et "primitif", est-elle signalée chez trois *Cupressus* analysés par TAKAHASHI & al. (*in* HEGNAUER: 356), et ne figure pas dans les quatre *Chamaecyparis* étudiés au total par cet auteur et par nous-même. Enfin le flavanonol taxifoline a été mentionné chez trois *Chamaecyparis* et s'est révélé absent de quatre *Cupressus* (TAKAHASHI, l.c.).

L'étude des tropolones confirme le fait: bien que la nootkatine ait été découverte pour la première fois chez un *Chamaecyparis, Ch. nootkatensis* (qui, de ce fait, semble à rattacher au genre *Cupressus* s.str.[2]), cette substance est commune chez les *Cupressus* (et divers *Juniperus*) mais manque à quatre des cinq autres *Chamaecyparis* étudiés par GRIPENBERG (1953, *in* HEGNAUER: 347).

L'étude de trois *Thuja* (s.l.) fait ressortir une grande richesse en flavonols, dont la myricétine; kaempférol et prodelphinidine sont également présents ($L.A._{tot.}$ = 2.6 ± 0.3 p. mille; L.D. : L.C. = 73 : 27 ± 15), ainsi que le pinitol. Nous n'avons donc pas d'argument phytochimique pour élever à la dignité

---

[1] La prodelphinidine a toutefois été signalée (qualitativement) chez *Chamaecyparis formosana* (HIDA, 1958 *in* HEGNAUER: 311).

[2] L'hybride intergénérique × *Cupressocyparis leylandii* Dall. (= *Cupressus macrocarpa* × *Chamaecyparis nootkatensis*) a d'ailleurs une composition proanthocyanique de type très nettement *Cupressus:* $L.A._{tot.}$ = 6.4 p. mille; L.D. : L.C. = 55 : 45.

générique le sous-genre *Biota (Thuja orientalis).* Ce genre *Thuja* nous paraît primitif, nettement plus que le *Thujopsis dolabrata,* dépourvu de myricétine comme de prodelphinidine (mais non de pinitol), et qui s'apparenterait plutôt à ce titre aux *Chamaecyparis.*

Les autres genres, peu étendus ou difficilement échantillonnables, n'ont fourni que des informations partielles, intéressantes néanmoins pour certaines espèces. *Heyderia* (= *Libocedrus* p.p., = *Calocedrus* p.p.) *deccurens* contient de la prodelphinidine et du pinitol, mais manque de myricétine et d'amentoflavone, un tel profil l'isolant des autres Cupressacées étudiées. Quant aux deux Callitrioïdées (sensu GAUSSEN) analysées, elles diffèrent nettement l'une de l'autre, la première — *Callitris glauca* — par l'absence de myricétine (TAKAHASHI, l.c.), l'autre — *Tetraclinis articulata* — par la présence de myricétine et de prodelphinidine;[1] ces derniers traits sont phytochimiquement primitifs, ce qui rend d'autant plus surprenante l'existence d'une lignine partiellement syringique (rapport vanilline/syringique = 1.2), répondant positivement au test de Maüle, comme les Angiospermes dicotylédones[2] (TOWERS & GIBBS, 1953).

A un niveau systématique plus fin, outre le cas déjà traité du sous-genre *Biota,* les flavonoïdes ne permettent apparemment pas davantage de distinguer, par exemple, les sections *Caryocedrus, Oxycedrus* ou *Sabina* du genre *Juniperus.* Ils nous ont permis par contre de reconnaître la dignité spécifique du genévrier nain *Juniperus nana* Willd. (LEBRETON, 1979), et de définir, chez *Juniperus phoenicea* L., deux sous-espèces chimiques *(J. ph. phoenicea* et *J. ph. eumediterranea)* différant nettement par la teneur en prodelphinidine, et la répartition géographique, continentale ou "insulaire" (LEBRETON, 1981).

En conclusion, la gradation intergénérique que propose la phytochimie pour les Cupressacées — des genres les plus primitifs: *Cupressus* et *Thuja,* aux plus évolués: *Chamaecyparis* et *Thujopsis* — ne recoupe pas les propositions botaniques classiques de répartition en sous-familles et/ou tribus, démembrant notamment les Cupressoïdées en rapprochant les Cyprès des Genévriers, et le genre *Chamaecyparis* des Thujopsidées.

En fait, plus qu'une parenté au sens phylogénétique du terme, notre démarche révèle sans doute l'existence de paliers évolutifs comparables, atteints indépendamment dans divers phylums parallèles (ou provenant d'une souche commune). Toutefois, la similitude des deux genres *Cupressus* et *Juniperus* (ce dernier un peu plus avancé) est telle, qu'il nous paraît licite de hiérarchiser comme suit les quatre taxons classiquement reconnus, tout en respectant les critères morphologiques et géographiques:

---

[1] Ce qui pourrait argumenter la synonymie *Thuja articulata* Vahl (et replacerait l'espèce dans le contexte boréal), mais appuie plutôt l'opinion de GAUSSEN (1968: 314): "le genre *Tetraclinis,* monospécifique, qu'on a longtemps classé dans le genre *Callitris,* est en réalité bien différent".

[2] Autre exception à la règle, les *Podocarpus.*

CUPRESSACÉES

1. Cupressoïdées
   1.1. Cupressées: *Cupressus* ..... *Chamaecyparis*
   1.2. Junipérées: *Juniperus* .....
2. Thujopsioïdées: *Thuja* ..... *Thujopsis*
3. Callitrioïdées: *Tetraclinis* ..... *Callitris*

Conclusions

La documentation phytochimique, notamment flavonique, accumulée à propos des Gymnospermes dans le quart de siècle écoulé permet de contribuer de manière significative à la systématique de la Classe.

Comme l'avaient déjà remarqué, sur des bases morphologiques et anatomiques, les botanistes classiques, Cupressacées et Taxodiacées partagent de nombreux traits communs; il en est de même du point de vue biochimique: réserves lipidiques de l'endosperme, teneurs proanthocyaniques, distribution du pinitol et de l'acide shikimique, mais aussi absence de C-Glycoflavones, d'alcaloïdes, etc., justifiant ainsi la prise en considération d'un ordre des Cupressales, comme proposé par EMBERGER en 1962. A vrai dire, il s'agit probablement plus de convergences que de réelle parenté, les Cupressacées possédant quelques particularités de second ordre: présence de cupressuflavone et de myricétine, de tropolones, absence d'acide quinique.

Si peu d'enseignements peuvent être tirés de l'étude phytochimique des Taxodiacées, groupe quasi relictuel, il n'en est pas de même des Cupressacées, dont les deux principaux genres, *Cupressus* et *Juniperus,* bénéficient d'une documentation particulièrement riche. Alors que les botanistes classiques reconnaissent d'étroites affinités aux genres *Cupressus* et *Chamaecyparis* d'une part, *Thuja* et *Thujopsis* de l'autre, les données flavoniques (prodelphinidine, myricétine) tendent au contraire à les désigner comme des termes respectivement primitifs et évolués au sein des sous-familles ou tribus correspondantes. Plus que des informations statiques, la phytochimie semble donc apporter des enseignements fondamentalement dynamiques.

En fin de compte, un sectionnement des Cupressacées est proposé qui, reconnaissant trois sous-familles (dont la plus importante, les Cupressoïdées, regroupe les tribus des Cupressées et des Junipérées), tente d'harmoniser les nouvelles données d'ordre phytochimique et les positions plus traditionnelles de botanistes comme Eichler ou Gaussen.

Partie expérimentale

Méthodologie

Après récolte "in natura" ou en jardins botaniques (voir ci-dessous) et séchage du feuillage à l'air libre, l'analyse flavonique est conduite sur 5 g de matériel végétal selon le processus habituel du laboratoire (LEBRETON & al., 1967). Le traitement acide à chaud (HCl 2 N, 250 ml, 45 mn au B.M. bouillant) libère flavones et flavonols de leurs éventuels hétérosides, transforme les proanthocyanidines en anthocyanes et respecte les C-Glycosyl-flavones.

Après extraction par l'éther, divers procédés chromatographiques (C.P., C.C.M., ...) et spectrophotométriques (U.V.-vis., S.M., ...) permettent d'identifier et de doser les flavones et flavonols; consécutivement, l'extraction par le n-butanol livre de même les anthocyanidines, identifiées et dosées selon les mêmes principes (C.P. et spectrophotométrie dans le visible).

Les résultats sont exprimés en valeurs absolues (p. mille = mg/g par rapport au poids sec) et, le cas échéant, relatives (en % du total des substances homologues coprésentes). Les abréviations suivantes sont utilisées: $L.A._{tot.}$ = proanthocyanidines totales; L.D. = prodelphinidine; L.C. = procyanidine; $Flols_{tot.}$ = flavonols totaux; M = myricétine; Q = quercétine; K = kaempférol; P.T.O. = Jardin botanique du Parc de la Tête-d'Or, Lyon; MM. Berthet et Zandonella; Barres = Arboretum O.N.F. des Barres, Nogent-s-Vernisson; MM. Aubertin et Durand.

Résultats

TAXODIACÉES

Taxodium distichum Rich. et **T. nutans** Sweet (= *T. distichum* var. *nutans* Sweet) (récolt. P. L., Géorgie, U.S.A.) ont une composition proanthocyanique pratiquement identique ($L.A._{tot.}$ = 7.1 ± 1.0 p. mille; L.D. : L.C. = 50 : 50 et 45 : 55); dans les deux cas les flavonols l'emportent largement (λ_M/Al^{3+} = 425-430 nm; $Flols_{tot.}$ = 1.7 ± 0.2 p. mille) sur les (bi)flavones, la quercétine prédominante ayant été dûment (spectres U.V.) identifiée chez *T. distichum.*

Sequoia sempervirens (D. Don) Endl. présente une teneur élevée en proanthocyanes (13 ± 3 p. mille; L.D. : L.C. = 95 : 05; moyenne de trois échantillons). Mais une indéniable variabilité intraspécifique existe pour les flavones-flavonols: chez un spécimen californien (récolt. P. L., Californie), les (bi)flavones prédominent (λ_M/Al^{3+} = 396(420) nm), bien que soient présents les flavonols M : Q : K = 25 : 25 : 50; chez un spécimen lyonnais (P.T.O.) au contraire, les flavonols sont majeurs (λ_M/Al^{3+} =

430 nm), bien que la myricétine soit absente; de plus, on note des C-Glycoflavones chez un spécimen, seule Cupressale analysée à posséder de telles substances.

Sequoiadendron giganteum (Lindl.) Buchh. Trois analyses de proanthocyanes (jardins lyonnais) donnent les moyennes suivantes: $L.A._{tot.} = 5 \pm 1$ p. mille; L.D. : L.C. = 67 : 33 (± 7). La complexité de l'extrait éthéré en présence d'Al^{3+} (pics de 406 à 430 nm) implique la coexistence de (bi)flavones et de flavonols.

Metasequoia glyptostroboides Hu & Chang. La composition proanthocyanique est de type *Sequoia* ($L.A._{tot.} = 17.6$ p. mille; L.D. : L.C. = 90 : 10), mais les flavonols prédominent ($\lambda_M/Al^{3+} = 428$ nm) (P.T.O.).

Cryptomeria japonica D. Don ne contient que de la procyanidine (c'est la seule Taxodiacée dans ce cas) ($L.A._{tot.} = 6 \pm 2$ p. mille) et 0.8 ± 0.1 p. mille de flavones-flavonols. Mais alors que la forme-type contient plus de (bi)flavones que de flavonols, c'est l'inverse pour la forme *elegans* S. & Z. (toutes deux récoltées P.T.O.); dans les deux cas cependant, la quercétine est le seul flavonol détecté.

Cunninghamia lanceolata Lamb. (Hook.), **Taiwania cryptomerioides** Hayata et **Sciadopytis verticillata** (Thunb.) S. & Z., toutes trois récoltées aux Barres, n'ont été étudiées que pour leurs proanthocyanes, présentes d'ailleurs en teneurs assez faibles (2 à 3 p. mille); la prodelphinidine est vestigiale chez les deux premières espèces (L.D. : L.C. = 02 : 98), moins rare chez la troisième (L.D. : L.C. = 30 : 70). *Cunninghamia* et *Sciadopytis* comportent des traces d'une (pro)anthocyane X_1 (Rf 0.65, fluorescence orangée), tandis que *Taiwania* présente des quantités importantes d'une substance X_2 (Rf 0.60, fluorescence violette).

CUPRESSACÉES

Calocedrus decurrens (Torr.) Florin. Deux échantillons, l'un californien, l'autre lyonnais, donnent des résultats convergents: $L.A._{tot.} = 0.5$ p. mille, avec L.D. : L. C. = 40 : 60 (± 10); $Flols_{tot.} = 0.7$ p. mille, avec prédominance des (bi)flavones ($\lambda_M/Al^{3+} = 400$ nm), quercétine et kaempférol étant néanmoins présents dans le rapport 1 : 2.

Tetraclinis articulata (Vahl) Mast est riche en proanthocyanes ($L.A._{tot.} = 11.6$ p. mille, L.D. : L.C. = 75 : 25), tandis que les flavonols l'emportent sur les (bi)flavones ($\lambda_M/Al^{3+} = 429$ nm); la myricétine est, de loin, le flavonol majeur (échantillon de l'Atlas marocain).

Cupressus sempervirens L. se présente sous deux "formes" à en juger par ses proanthocyanes: cinq spécimens (P.T.O., Alger, Latium et Crète) donnent une moyenne $L.A._{tot.} = 8 \pm 2$ p. mille, et L.D. : L.C. = 60 : 40, tandis qu'un échantillon de la sous-espèce *C. s. atlantica* Gaussen est nettement

distinct: L.A.$_{tot.}$ = 4.4 p. mille, et L.D. : L.C. = 30 : 70. Dans les deux cas, les (bi)flavones l'emportent largement, avec présence d'amentoflavone et de cupressuflavone, cette dernière identifiée par S.M. et R.M.N. (cf. LEBRETON & al., 1978); il existe des traces de flavonols (myricétine et quercétine) chez la sous-espèce marocaine.

Cupressus dupreziana Camus, espèce saharienne récoltée sur le campus universitaire d'Orsay, est plutôt de type *sempervirens* en ce qui concerne les proanthocyanes (L.A.$_{tot.}$ = 11 p. mille, L.D. : L.C. = 50 : 50), mais s'en démarque par la prédominance des flavonols (λ_M/Al^{3+} = 423 nm).

Cupressus macrocarpa Hartw., récolté en Californie, présente un profil biochimique proche de *C. sempervirens:* L.A.$_{tot.}$ = 4 p. mille, L.D. : L.C. = 50 : 50, et large prédominance des (bi)flavones.

Cupressus arizonica Greene. Deux spécimens (jardins français) ont donné des résultats distincts en ce qui concerne les proanthocyanes: 11 et 8 p. mille de L.A.$_{tot.}$, L.D. : L.C. = 50 : 50 et 80 : 20 respectivement; les (bi)flavones prédominent (λ_M/Al^{3+} = 398 nm).

Chamaecyparis lawsoniana (Murr.) Parl. (récoltes P.T.O.) est l'une des rares Cupressacées analysées dépourvues de prodelphinidine (L.A.$_{tot.}$ = L.C. = 2.2 ± 0.5 p. mille, forme-type et forme *alumii* Beissn.). (Bi)flavones et flavonols sont d'importance comparable (λ_M/Al^{3+} = 410 et 418 nm respectivement, Flols$_{tot.}$ = 1.3 ± 0.2 p. mille), la quercétine l'emportant sur le kaempférol (Q : K = 3 ± 1 : 1).

Nous retrouvons pratiquement la même "pattern flavonique" avec **Ch. obtusa** (S. & Z.) Endl. var. *tetragona-aurea* (récolte P.T.O.): L.A.$_{tot.}$ = L.C. = 1.1 p. mille, Flols$_{tot.}$ = 1.5 p. mille, la quercétine l'emportant toutefois très nettement sur les autres flavonols, sinon les (bi)flavones (λ_M/Al^{3+} = 411 nm).

Thuja (= **Biota**) **orientalis** L. est particulièrement riche en flavonols: Flols$_{tot.}$ = 2 p. mille (λ_M/Al^{3+} = 428 nm); myricétine, quercétine et kaempférol, identifiés par leurs spectres U.V., sont présents dans les rapports 10 : 65 : 25, des traces d'isorhamnétine étant en outre présentes. Il y a 3 p. mille de proanthocyanes totales, avec L.D. : L.C. = 70 : 30 (récolte P.T.O., comme les deux espèces suivantes).

Tableau sensiblement voisin avec **Th. occidentalis** L. : L.A.$_{tot.}$ = 2.5 p. mille, L.D. : L.C. = 60 : 40. Flols$_{tot.}$ = 2.5 p. mille (λ_M/Al^{3+} = 422 nm), avec M : Q : K = 17 : 33 : 50.

Chez **Th. plicata** D. Don par contre, profil un peu différent, la prodelphinidine et la myricétine devenant majeures, signe de primitivité: L.A.$_{tot.}$ = 2.4 p. mille, L.D. : L.C. = 90 : 10. Flols$_{tot.}$ = 0.6 p. mille (λ_M/Al^{3+} = 418 nm), M : Q : K = 50 : 05 : 45.

Juniperus communis L. D'après six spécimens, ce sont au contraire la procyanidine et la quercétine qui l'emportent très largement (spécimens des Alpes, du Jura et du Massif central; cf. LEBRETON, 1979): L.A.$_{tot.}$ = 3.4 ±

0.4 p. mille, L.D. : L.C. = 12 : 88 (± 10). Les flavonols prédominent ou non (λ_M/Al^{3+} = 420 ou 404 nm) selon les échantillons; $Flols_{tot.}$ = 1.2 p. mille en moyenne, la quercétine étant le flavonol quasi exclusif.

De même avons-nous exprimé dans le détail (LEBRETON, 1979) les résultats (six échantillons des Alpes, Abruzzes et Jardin lyonnais) nous ayant permis d'appuyer phytochimiquement la dignité spécifique du genévrier nain, **J. nana** Willd. La prodelphinidine devient en effet majoritaire: $L.A._{tot.}$ = 8.1 ± 2.2 p. mille, L.D. : L.C. = 55 : 45 (± 08). Des flavonols (et des (bi)flavones) sont présents ($Flols_{tot.}$ = 1.1 p. mille, λ_M/Al^{3+} = 418 nm, 1 spécimen).

Problème du même ordre chez **J. phoenicea** L. (LEBRETON, 1981), chez qui l'on peut distinguer une forme authentiquement méditerranéenne, et une variante "septentrionale" (Espagne et France continentales), chez qui la prodelphinidine est devenue vestigiale; respectivement $L.A._{tot.}$ = 8.9 et 4.6 p. mille; L.D. : L.C. = 67 : 33 et 02 : 98. Les flavones et biflavones (hydroxy-6 lutéoline, cupressuflavone, identifiées par Rf et spectres U.V.) l'emportent largement sur les flavonols, dont la quercétine ($Flols_{tot.}$ = 1.5 ± 0.3 p. mille).

Juniperus thurifera L. est au contraire bien pourvu de flavonols (λ_M/Al^{3+} = env. 423 nm), bien que des (bi)flavones soient présentes. La myricétine est particulièrement abondante (M : Q = 65 : 35), plus que la prodelphinidine (L.D. : L.C. = 25 : 75; $L.A._{tot.}$ = 3.4 ± 0.3 p. mille) (deux échantillons des Hautes-Alpes et du Moyen-Atlas).

Profil du même ordre pour **J. sabina** L. (Jardin lyonnais): $L.A._{tot.}$ = 3.1 p. mille (L.D. : L.C. = 30 : 70); $Flols_{tot.}$ = 1.0 p. mille (λ_M/Al^{3+} = env. 431 nm), la quercétine prédominant à côté de (bi)flavones.

Chez **J. drupacea** Labill. (récolte P.T.O.) par contre, ce sont les (bi)flavones qui l'emportent: λ_M/Al^{3+} = 400 nm ($Flols_{tot.}$ = 0.65 p. mille), bien que de la quercétine et un peu de kaempférol soient également notés. Par ailleurs, $L.A._{tot.}$ = 2.3 p. mille, L.D. : L.C. = 20 : 80.

Trois spécimens (France: Ardèche, et Maroc) de **J. oxycedrus** L. sont très homogènes, tant pour les proanthocyanes que pour les flavones-flavonols: $L.A._{tot.}$ = 5.4 ± 0.3 p. mille, L.D. : L.C. = 01 : 99. $Flols_{tot.}$ = 1.5 ± 0.3 p. mille, la quercétine étant le seul flavonol. Comme chez *J. phoenicea,* on trouve surtout des flavones complexes, dérivées de la lutéoline, et des biflavones dont la cupressuflavone (un spécimen des Abruzzes s'est montré quelque peu plus riche en prodelphinidine: L.D. : L.C. = 15 : 85; $L.A._{tot.}$ = 4.0 p. mille).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

EICHLER, A. W. (1889). Gymnospermae. *In:* ENGLER, A. & K. PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien.* II(1): 6-127. W. Engelmann, Leipzig.

EMBERGER, L. (1962). Gymnospermes. *In: Traité de botanique systématique.* II(1): 383-459. Masson, Paris.

GAUSSEN, H. (1950-1952). *Les Gymnospermes actuelles et fossiles.* Fasc. IV, Chap. VIII. Les Coniférales. Fac. Sci. Toulouse, 248 pp.

— (1968a). *Les Gymnospermes actuelles et fossiles.* Fasc. X, Chap. XIII. Cupressacées. Fac. Sci. Toulouse, 326 pp.

— (1968b). Gymnospermes. *Encyclopaedia Universalis* 8: 180-184.

HARBORNE, J. B., T. J. MABRY & H. MABRY (1975). *The Flavonoids.* Chapman & Hall, London, 1204 pp.

HEGNAUER, R. (1962). *Chemotaxonomie der Pflanzen. Gymnospermes* 1: 293-482. Birkhaüser, Basel & Stuttgart.

KRÜSSMANN, G. (1972). *Handbuch der Nadelgehölze.* Paul Parey, Berlin & Hamburg, 366 pp.

LEBRETON, Ph. & al. (1967). Sur l'analyse qualitative et quantitative des flavonoïdes. *Chim. Analyt. Fr.* 49: 375-383.

— & al. (1978). Biochimie flavonique comparée de Conifères du Maroc et de France. *Bull. Inst. Sci. Rabat* 3: 155-168.

— (1979). Le genévrier commun et le genévrier nain: deux espèces à contenus proanthocyaniques distincts. *Candollea* 34: 241-245.

— & S. THIVEND (1981). Sur une sous-espèce du genévrier de Phénicie Juniperus phoenicea L., définie à partir de critères biochimiques. *Naturalia Monspel., Sér. Bot.* 47: 1-12.

— S. THIVEND & B. BOUTARD (1980). Distribution des Pro-Anthocyanidines chez les Gymnospermes. *Plant. Médicin. Phytothér.* 14(2): 105-129.

TOWERS, G. H. N. & R. D. GIBBS (1953). Lignin chemistry and the taxonomy of higher plants. *Nature* 172: 25-26.

WETTSTEIN, R. (1935). *Handbuch der systematischen Botanik, Gymnospermae:* 453-537. Fr. Deuticke, Leipzig & Wien.

Adresse de l'auteur: Université de Lyon, Département de biologie végétale, 43, bd du 11-Novembre 1918, F-69 622 Villeurbanne.