

Zeitschrift:	Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
Herausgeber:	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Band:	43 (1988)
Heft:	2
Artikel:	Le genre Echinops L. (Compositae, Cardueae) : 1. Position phylétique et interprétation de l'incapitulescence
Autor:	Petit, Daniel Pierre
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-879750

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: 06.01.2026

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

Le genre *Echinops* L. (Compositae, Cardueae). 1. Position phylétique et interprétation de l'incapitulescence

DANIEL PIERRE PETIT

RÉSUMÉ

PETIT, D. P. (1988). Le genre *Echinops* L. (Compositae, Cardueae). 1. Position phylétique et interprétation de l'incapitulescence. *Candollea* 43: 467-481. En français, résumés français et anglais.

L'auteur présente une analyse cladistique concernant les genres *Cousiniopsis*, *Cardopodium*, *Acantholepis* et *Echinops*. Les organisations des bractées de l'involucre et du réceptacle, des fleurons, des stigmates et étamines, de la partie apicale et des poils tecteurs des akènes sont étudiées. Le cladogramme obtenu montre que le genre *Cardopodium* est le groupe frère des genres *Acantholepis* et *Echinops*. Les incapitulescences de ces genres sont comparées et un modèle interprétatif est proposé pour le genre *Echinops*.

ABSTRACT

PETIT, D. P. (1988). The genus *Echinops* L. (Compositae, Cardueae). 1. Phyletic position and interpretation of the incapitulescence. *Candollea* 43: 467-481. In French, French and English abstracts.

The author suggests a cladistic analysis which concerns the genera *Cousiniopsis*, *Cardopodium*, *Acantholepis* and *Echinops*. The organisations of involucral and receptacular bracts, florets, style tips and stamens, achene apical part and trichome are studied. The resulting cladogramm shows that the genus *Cardopodium* is the sister group of the genera *Acantholepis* and *Echinops*. The incapitulescences of these genera are compared and an interpretative model is proposed for the genus *Echinops*.

Introduction

Echinops est un genre de Carduées s.l. dont les capitules uniflores sont groupés en capitules de second ordre en forme de glomérule. Par l'observation de l'ordre de floraison (centrifuge), BROWN (1816) a été le premier à notre connaissance à démontrer la nature de cette synflorescence.

Si les auteurs s'accordent à l'interpréter comme résultant d'une contraction, le problème de déterminer à quoi devait ressembler l'incapitulescence d'origine reste entier. En effet, ni les observations de FEDOROV (1950) sur certains cas tératologiques, ni celles de LEINS & GEMMEKE (1979) sur l'ontogénie, pour aussi précises et utiles qu'elles soient, n'ont apporté d'éléments décisifs à ce sujet.

Une autre voie d'approche consiste, pour paraphraser LEROY (1964), à analyser certaines espèces dont l'étruite parenté (avec les *Echinops*) peut être établie avec une certitude absolue mais dont l'architecture des inflorescences diverge. Ayant eu le succès que l'on sait dans le cas des systèmes extrêmement contractés représentés chez certaines Euphorbiacées et Rubiacées (NOZERAN, 1955), cette méthode mérite d'être tentée dans le cas présent. Cela nécessite en premier lieu de préciser les affinités de ce genre au sein des Carduées s.l.

Matériel étudié et lieu de conservation

Cousiniopsis Nevski

C. atractyloides (Winkler) Nevski: Turcomania, Ashkhabad, mai 1900, *Sintenis* 250 (P).

Cardopatium Jussieu

C. amethystinum Spach: Algérie, entre Oran et La Senia, juin 1832, *Balansa* s.n., herbier Maire (MPU); Maison Carrée, août 1929, *Le Cesne* s.n., herbier Maire (MPU); près Kenchela, département de Constantine, juin 1937, *Faurel* s.n., herbier Maire (MPU).

C. boryi Spach: Grèce, Laconie, Bory de Saint-Vincent, Type (P).

C. corymbosum (L.) Pers.: Grèce, Macédoine, mai 1917, *Charrier* s.n., herbier général (MPU); Attique, juillet 1884, *Heldreich* 851 (P).

Acantholepis Lessing

A. orientalis Less.: Iran Nord, *Aucher-Eloy* 4812 (P). Turcomania, Kizyl-Arvat, Sundsodagh, *Sintenis* 1886 (P). Asie Centrale: 1895, *Chaffanjar* 784 (P).

Echinops L. sect. **Echinops**

E. aucheri Boiss.: Iran Sud, près Jezd, *Aucher-Eloy* 4795 (P).

E. bannaticus Rochel ex Schrader: France, cultivé, juillet 1987, *Petit* s.n. (DPE).¹

E. ritro L.: France, Apt., Septembre 1987, *Petit* s.n. (DPE).

E. sphaerocephalus L.: France, Grand Lubéron, août 1985, *Petit* s.n. (DPE).

Echinops sect. **Psectra** Endlicher

E. strigosus L.: Maroc, Oulmès, mai 1982, *Petit* s.n. (DPE); Berrechid, mai 1985, *Petit* s.n. (DPE).

Echinops sect. **Oligolepis** Bunge

E. font-querii Pau:² Maroc, route de Talembote, juillet 1986, *Petit* s.n. (DPE); 25 km Nord de Fès, novembre 1986, *Petit* s.n. (DPE).

Echinops sect. **Ritropsis** Greuter & Rech. f.

E. spinosus L. subsp. *spinosus*: Maroc, gorges du Ziz, novembre 1985, *Petit* s.n. (DPE); Bab Taza, novembre 1986, *Petit* s.n. (DPE).

E. spinosus L. subsp. *bovei* (Boiss.) Murbeck: Maroc, Sidi-Bou-Othman, mai 1985, *Petit* s.n. (DPE).

Analyse des caractères

Si la classification des Carduées s.l. la plus récente (DITTRICH, 1977) est adoptée, le genre *Echinops* (avec *Acantholepis*) est isolé dans la tribu des *Echinopeae* Cass.

Les genres les plus voisins sont à rechercher parmi les *Carlineae* Cass. car c'est au sein de cette tribu (et non celle des *Cardueae* Cass. s.s.) que se rencontrent ceux qui ont acquis le moins de caractères dérivés: présence, au moins chez quelques genres, de corolles non zygomorphes, de styles à branches courtes, d'étamines à filet glabre, de pappus à écailles, de poils de Nobbe sur les akènes, de bractées réceptaculaires (eubractées) en paillettes, etc. (CRONQUIST, 1977; PETIT, 1987).

Or, parmi les *Carlineae*, deux genres montrent une association de traits communs avec *Echinops-Acantholepis*: *Cousiniopsis* et *Cardopatium* partagent en effet avec ces derniers les lobes

¹DPE désigne l'herbier de l'auteur.

²Ce taxon, subordonné à *E. spinosus* dans le Catalogue des Plantes du Maroc (EMBERGER & MAIRE, 1941), a été rétabli au rang d'espèce et placé dans la section *Oligolepis* par HEDGE (1974).

épineux portés par les appendices des bractées, la corolle à limbe profondément échancré et à tube fin, etc. Il nous a paru intéressant d'approfondir l'analyse des caractères les plus facilement accessibles et dont l'intérêt dans la classification des Carduées s.l. est établi.

Bractées et eubractées (fig. 1)

Chez *Cousiniopsis atractyloides*, l'appendice des bractées, recourbé vers l'extérieur, porte 2-3 paires de lobes épineux simples (fig. 1a); chez les *Cardopatium*, l'appendice est seulement incliné mais les lobes portent eux-mêmes une épine supplémentaire à la base (fig. 1b). Le nombre et la longueur des lobes épineux sont très variables d'une espèce à l'autre d'*Echinops*; dans tous les cas, ils sont simples (glabres ou non); l'originalité réside dans le fait que la marge de la pièce basale se clive en long pour former des appendices très fins (fig. 1c); ce phénomène s'accentue plus ou moins brusquement vers les bractées externes et aboutit à des soies qui forment le pinceau (KRUSE & MEUSEL, 1969). Les bractées d'*Acantholepis* ne diffèrent guère de celles des *Echinops* que par la finesse de la pilosité générale (fig. 1d).

Ces bractées sont disposées selon des hélices chez *Cousiniopsis* et *Cardopatium* (fig. 1f et j). Chose remarquable, les faisceaux libéro-ligneux chez ce dernier genre sont tels que chaque bractée prend naissance sur la bractée située en dessous. Les plus internes sont réduites à un faisceau (fig. 1i). Chez *Echinops*, on retrouve cette disposition superposée des bractées mais celles-ci sont arrangeées en orthostiques (fig. 1k et l): sans doute faut-il voir un lien entre la géométrie des faisceaux et celle des bractées.

Notons enfin qu'il y a 5 hélices chez *Cardopatium* et le même nombre de rangées verticales chez *Echinops* et *Acantholepis*. Ce chiffre, étant assez répandu chez les Composées (LEPPIK, 1977), n'a probablement pas de signification phylétique particulière.

Les eubractées de *Cousiniopsis* entourent complètement les fleurons; près de leur base, elles se scindent en deux languettes inégales, ce qui n'a pas d'équivalent chez d'autres *Carlineae*. Leur extrémité est frangée (fig. 1f, g et h). Elles sont réduites chez *Cardopatium* et absentes chez *Echinops*.

Fleurons (fig. 2a, b, c et d)

Chez les quatre genres, les capitules sont à fleuron(s) hermaphrodite(s). La corolle est droite, elle comprend un tube fin et un limbe campanulé à la base et incisé sur plus de la moitié de sa longueur en lobes linéaires; cet ensemble de caractères oppose ces genres à d'autres *Carlineae* comme *Amphoricarpos*, *Xeranthemum* et genres voisins, *Atractylis* et genres voisins, chez lesquels le tube est épais, mal délimité et le limbe à lobes courts (DITTRICH, 1977).

Portion supérieure du style (fig. 2e-k)

Chez *Cardopatium*, l'organisation de la portion apicale du style est caractéristique de celle des *Carlineae*: l'articulation couverte de poils n'est pas épaisse et les branches sont courtes (contrairement à ce que l'on observe chez les *Carduinae* Dumort. et *Centaureinae* Dumort., voir DITTRICH, 1977).

Chez *Cousiniopsis*, l'anneau de poils manque ce qui constitue un caractère original à ce genre.

Chez *Echinops*, il existe chez les espèces étudiées deux types fondamentaux: l'échancrure de la partie apicale peut atteindre l'anneau de poils (*E. ritro*, *E. bannaticus*, *E. aucheri* et *E. sphaerocephalus*); cette échancrure peut aller au-delà (*E. spinosus*, *E. fontqueri* et *E. strigosus*); il faudrait naturellement étudier d'autres espèces pour voir si ce critère (parfaitement négligé jusqu'ici) pourrait s'avérer utile dans la définition des différentes sections. L'extrême allongement des branches chez *E. strigosus* accrédite l'isolement de cette espèce et étaie l'existence de la section *Psectra* Endlicher [à l'encontre de l'opinion de KOZUHAROV (1976)].

Chez *Acantholepis* enfin, la portion apicale du style est très courte mais elle s'apparente au premier type décrit ci-dessus d'*Echinops*. Ce type serait donc primitif pour ce dernier genre, ce qui cadre bien avec l'absence de soudure des bractées internes que l'on trouve dans la section *Echinops*.

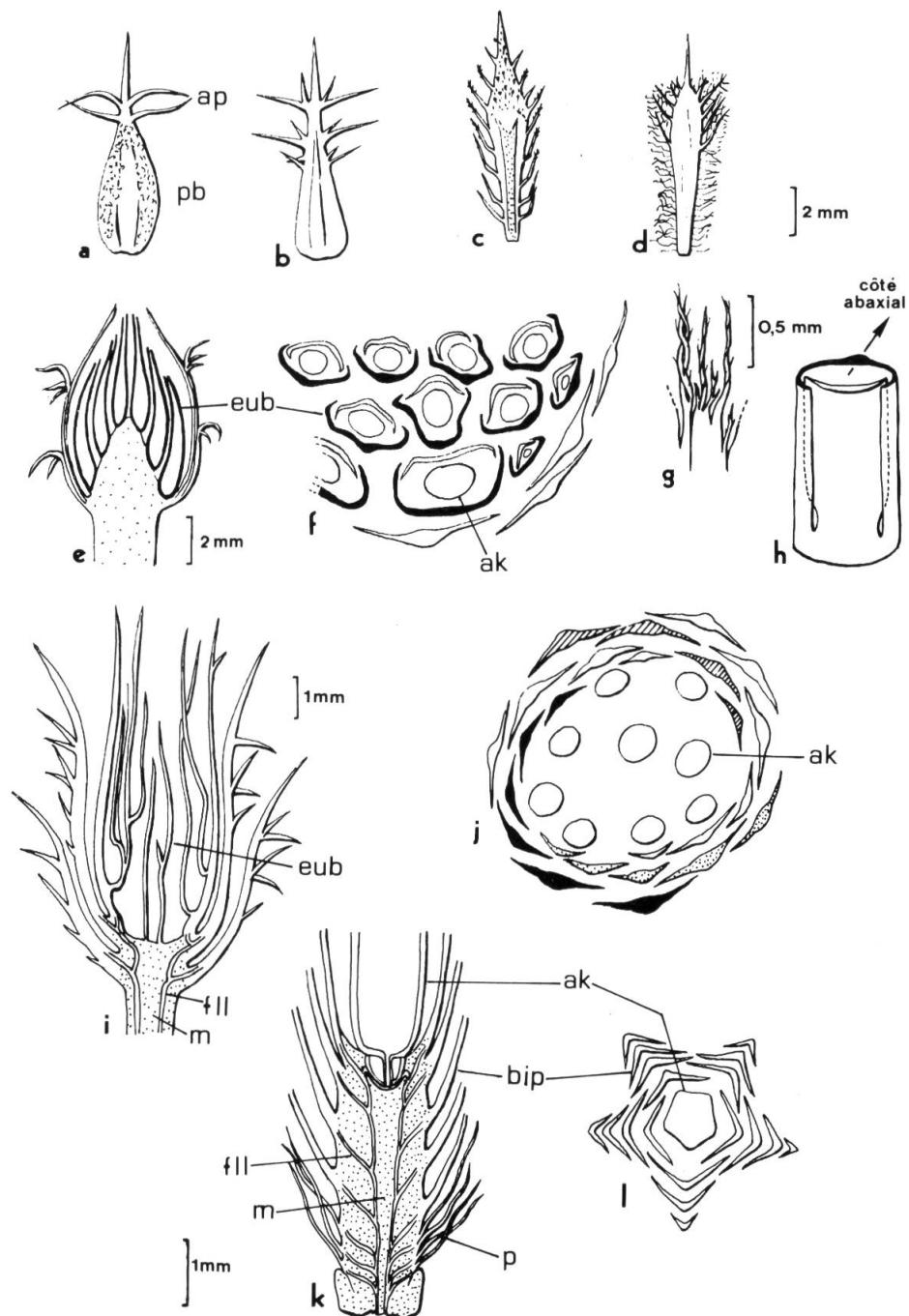


Fig. 1. — Bractées et eubractées.

a, bractée moyenne de *Cousiniopsis atractyloides*, Sintenis 250; **b**, bractée moyenne de *Cardopatium boryi*, Type Bory; **c**, bractée moyenne d'*Echinops sphaerocephalus*, Petit 1985; **d**, bractée moyenne (face adaxiale) d'*Acantholepis orientalis*, Sintenis 1886; les dessins **a**, **b**, **e** et **d** sont à la même échelle; **e**, **f**, **g** et **h**, eubractées de *Cousiniopsis atractyloides*, Sintenis 250; **e**, coupe longitudinale de capitule (les fleurons ne sont pas représentés); **f**, coupe transversale au niveau des eubractées, au-dessus du réceptacle; **g**, détail de quelques franges apicales d'eubractées; **h**, organisation d'une eubractée à la base; **i**, coupe longitudinale de capitule de *Cardopatium amethystinum*, Le Cesne (les fleurons ne sont pas représentés); **j**, coupe transversale des bractées de *Cardopatium amethystinum*, Balansa (les eubractées ne sont pas représentées); **k**, coupe longitudinale de capitule d'*Echinops bannaticus*, Petit 1987; **l**, coupe transversale de bractées d'*Echinops ritro*, Petit 1987, au-dessus du réceptacle. **ak**, akène; **ap**, appendice; **pb**, pièce basale; **bip**, bractée de l'involucre partiel; **eub**, eubractée; **fll**, faisceau libéro-ligneux; **m**, moelle; **p**, bractée du pinceau.

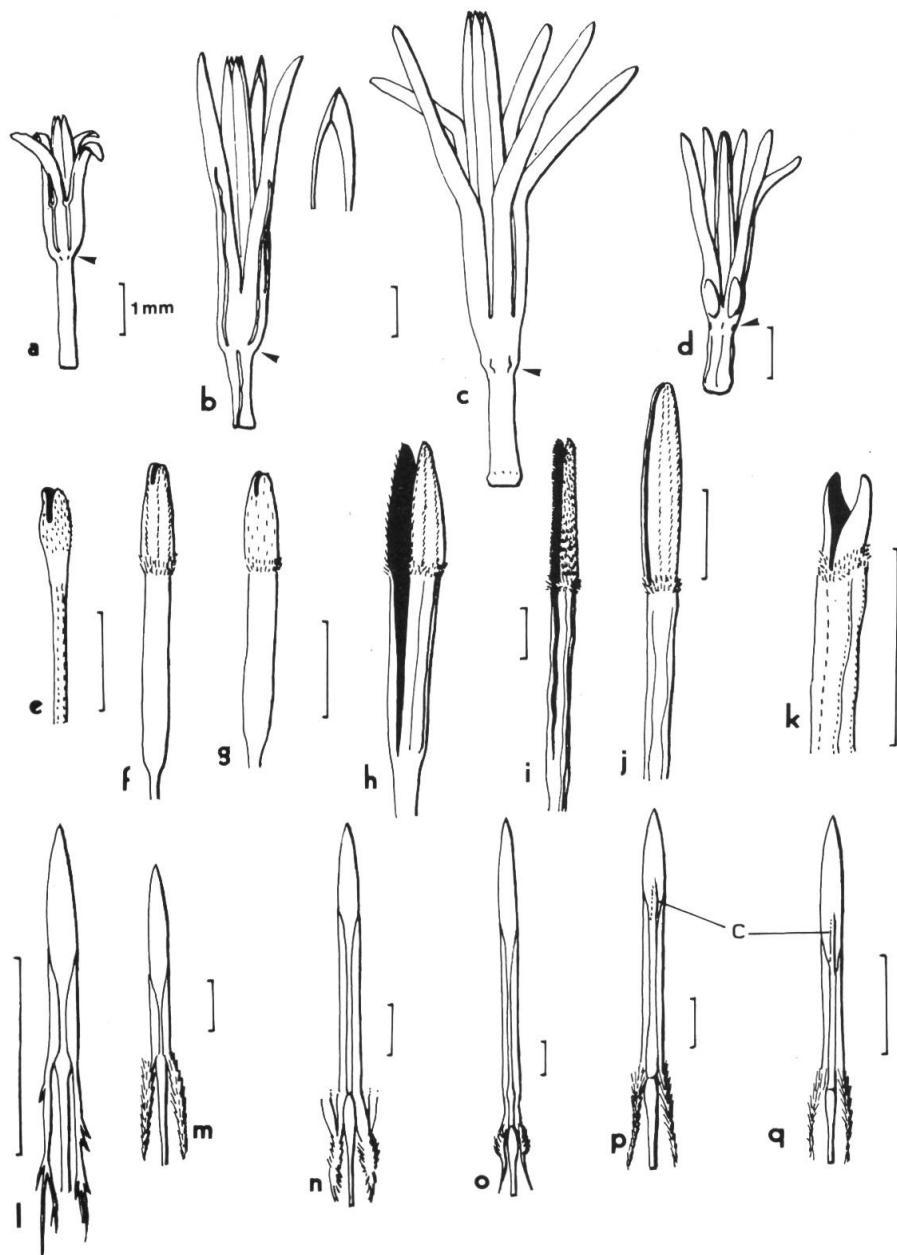


Fig. 2. — Fleurons, styles et étamines.

a, b, c et d, fleurons (la flèche indique l'emplacement de l'insertion des filets); **a**, *Cousiniopsis atractyloides*, Sintenis 250; **b**, *Cardopatium amethystinum*, Balansa 1832; **c**, *Echinops aucheri*, Aucher-Eloy 4795; **d**, *Acantholepis orientalis*, Aucher-Eloy 4812; **e-k**, partie apicale des styles; **e**, *Cousiniopsis atractyloides*, Sintenis 250; **f**, *Cardopatium amethystinum*, Balansa 1832; **g**, *Cardopatium corymbosum*, Heldreich 851; **h**, *Echinops spinosus* subsp. *bovei*, Petit 1985; **i**, *Echinops strigosus*, Petit 1985; **j**, *Echinops aucheri*, Aucher-Eloy 4795; **k**, *Acantholepis orientalis*, Aucher-Eloy 4812; **l-q**, étamines; **l**, *Cousiniopsis atractyloides*, Sintenis 250; **m**, *Cardopatium amethystinum*, Balansa 1832; **n**, *Echinops spinosus* subsp. *bovei*, Petit 1985; **o**, *Echinops strigosus*, Petit 1985; **p**, *Echinops aucheri*, Aucher-Eloy 4795; **q**, *Acantholepis orientalis*, Aucher-Eloy 4812. **c**, carène; pour tous les dessins, le tiret correspond à 1 mm.

Remarque. — La partie externe des branches du style porte chez *Cardopatium corymbosum* et plusieurs espèces d'*Echinops* appartenant à différentes sections des bandes longitudinales de poils courts; ce caractère n'existant à notre connaissance chez aucun autre genre de Carduées s.l. plaide en faveur d'un rapprochement entre les deux genres.

Anthères (fig. 2l-q)

L'appendice terminal est en ogive étroite comme chez de nombreuses *Carlineae* (PETIT, 1987); notons la présence d'une carène chez *Acantholepis* et chez les espèces appartenant à la section *Echinops* étudiées. Ce caractère pourrait donc être ancestral pour ce dernier genre.

Les caudicules sont frangées chez *Cousiniopsis*, comme chez d'autres *Carlineae* (*Staehelina*, *Thevenotia*, *Chamaeleon*, etc.) ce qui est certainement primitif pour les Carduées s.l. Elles sont par contre recouvertes de poils dirigés vers le haut chez *Cardopatium*, *Acantholepis* et les espèces appartenant à la section *Echinops* étudiées. Ce caractère renforce le lien de parenté entre ces genres.

Chez *E. strigosus*, la partie terminale des caudicules est effilée en pointe: cette originalité renforce ce qui a été dit précédemment à propos de l'isolement de cette espèce.

Carpologie (fig. 3)

Les poils tecteurs des akènes sont de deux types: chez *Cousiniopsis* (fig. 3b) et *Cardopatium* (fig. 3d), on trouve des poils de Nobbe [caractérisés par deux cellules allongées et accolées, l'adaxiale surmontant une troisième cellule dite basale (NOBBE, 1876; SCHENK, 1877; ANDRÉ, 1961)]. Celle-ci est fine chez *Acantholepis*, contrairement à ce que l'on observe chez les autres *Carlineae* (PETIT, 1987): il s'agit là d'un caractère dérivé.

Chez *Echinops* et *Acantholepis* (fig. 3i et h), les poils sont multicellulaires (DITTRICH, 1977). Le hiatus entre ces deux types ne doit pas être exagéré car chez *Amphoricarpos elegans* Albov, ils se trouvent en mélange sur le même akène.

L'histologie de la paroi de l'akène des Carduées s.l. a une importance qui n'est plus à démontrer depuis les travaux de LAVIALLE (1912), BRIQUET (1930) et surtout DITTRICH (1966, 1968a et b, 1969, 1970, 1985). Son étude est ici indispensable pour interpréter les différentes sortes de pappus rencontrées.

En effet, chez *Cousiniopsis*, le pappus externe est formé de 8-10 paillettes étroites et libres entre elles, l'interne de 5 seulement mais plus larges et soudées à la base (fig. 3a; voir également l'iconographie dans Flora URSS, 1962). Ces deux cycles sont séparés par quelques cellules à parois épaissies ayant un rôle mécanique.

Chez *Cardopatium*, les 8-15 paillettes étroites (SPACH, 1846), de par leur position externe et leur forme, sont certainement les équivalents de celles présentes chez *Cousiniopsis*. Vers l'intérieur se trouve un anneau dont la signification est obscure. Or en Laconie, le représentant local de *Cardopatium corymbosum* porte 5 dents sur cet anneau; le monographe du genre a voulu attirer l'attention sur cette particularité en créant l'espèce *C. boryi* Spach et même le sous-genre *Distemma* Spach. Quelle que soit la valeur taxinomique de la plante, il est raisonnable de suivre cet auteur quand il interprète cet anneau comme un pappus interne (fig. 3c). Dès lors, *Acantholepis* et *Cardopatium* possèdent tous deux un pappus double.

Chez *Echinops*, la comparaison avec les deux genres précédents est délicate. Le pappus ne contient en effet qu'un rang de très nombreuses (jusqu'à 60 et plus) paillettes fines. L'étude de coupes verticales dans la partie apicale des akènes montre qu'il existe deux organisations possibles:

- dans le type *E. spinosus* (fig. 3e), il se produit un décollement de la paroi basale interne du pappus, produisant une languette qui se rabat sur le plateau apical pour former un bourrelet;
- dans le type *E. strigosus* (fig. 3f), la partie basale du pappus est épaissie: à l'intérieur, une lacune étroite est bordée de cellules allongées à parois épaissies rappelant celles qui limitent les paillettes de *Cousiniopsis*.

Dans les deux cas, le contact basal du pappus avec la paroi du fruit forme un arrondi que l'on retrouve identique chez *Cardopatium*. Ainsi la languette du type *E. spinosus* et le bord interne de la lacune du type *E. strigosus* sont les équivalents de l'anneau des *Cardopatium* et donc du pappus interne de *Cousiniopsis*.

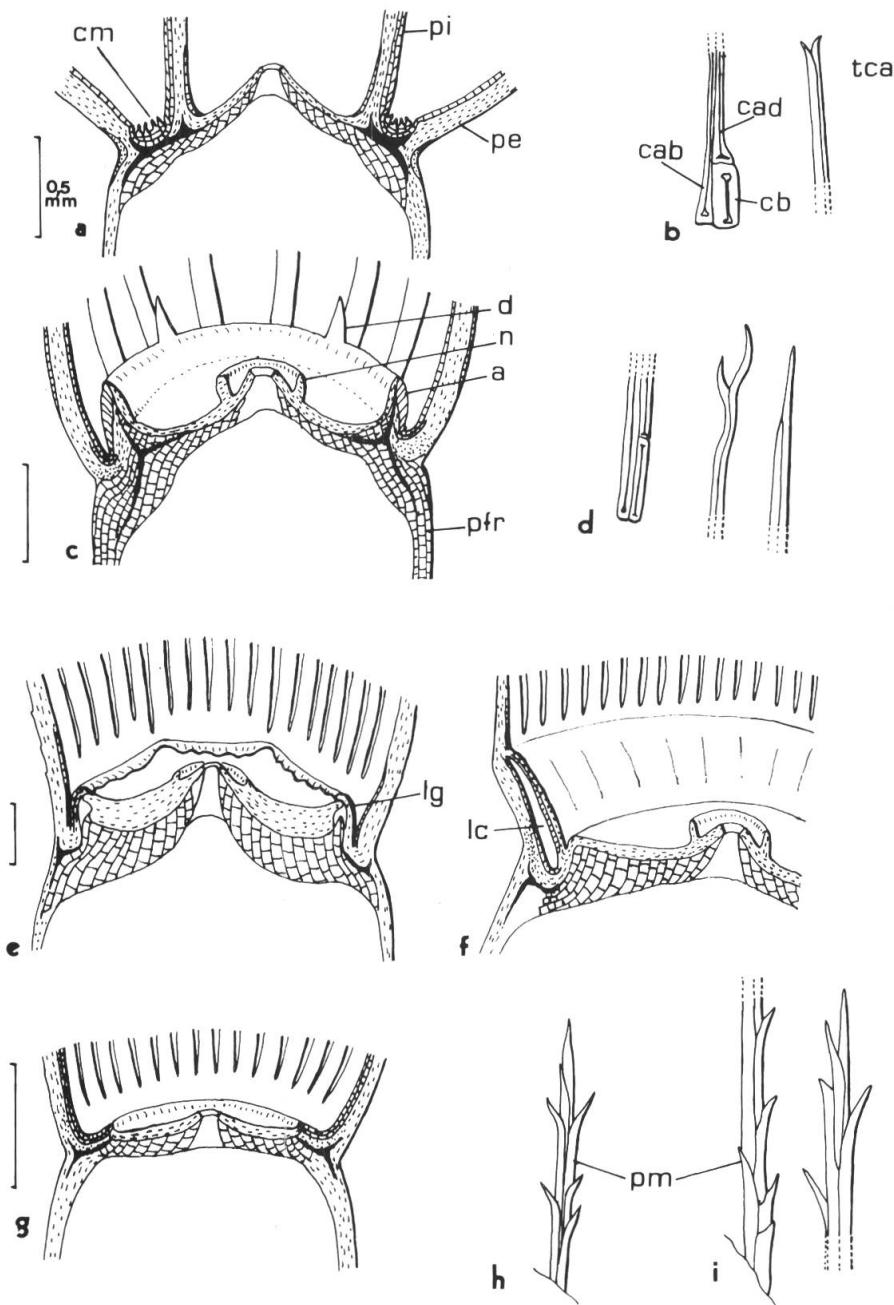


Fig. 3. — Carpologie.

a, c, e, f et g, diagrammes semi-schématiques de coupe longitudinale dans la région apicale des akènes (pour tous les dessins, le tiret correspond à 0.5 mm; **b, d, h et i,** poils tecteurs des akènes; **a, b,** *Cousiniopsis atractyloides*, Sintenis 250; **c, d,** *Cardopodium boryi*, Type Bory; **e,** *Echinops spinosus* subsp. *spinosa*, Petit 1986; **f, i,** *Echinops strigosus*, Petit 1985; **g, h,** *Acantholepis orientalis*, Chaffanjar 784; **a,** anneau; **cab,** cellule abaxiale; **cad,** cellule adaxiale; **cb,** cellule basale; **cm,** cellules mécaniques; **d,** dent; **lc,** lacune; **lg,** languette; **n,** nectaire; **pe,** pappus externe; **pfr,** paroi du fruit; **pi,** pappus interne; **pm,** poil multicellulaire.

Chez *Acantholepis*, le plateau apical montre une grande simplicité: la prudence est donc de mise pour interpréter l'organisation de son pappus.

Phylogénie

La phylogénie est déterminée par la construction du cladogramme obtenu en utilisant la méthode d'argumentation de HENNIG (1966).

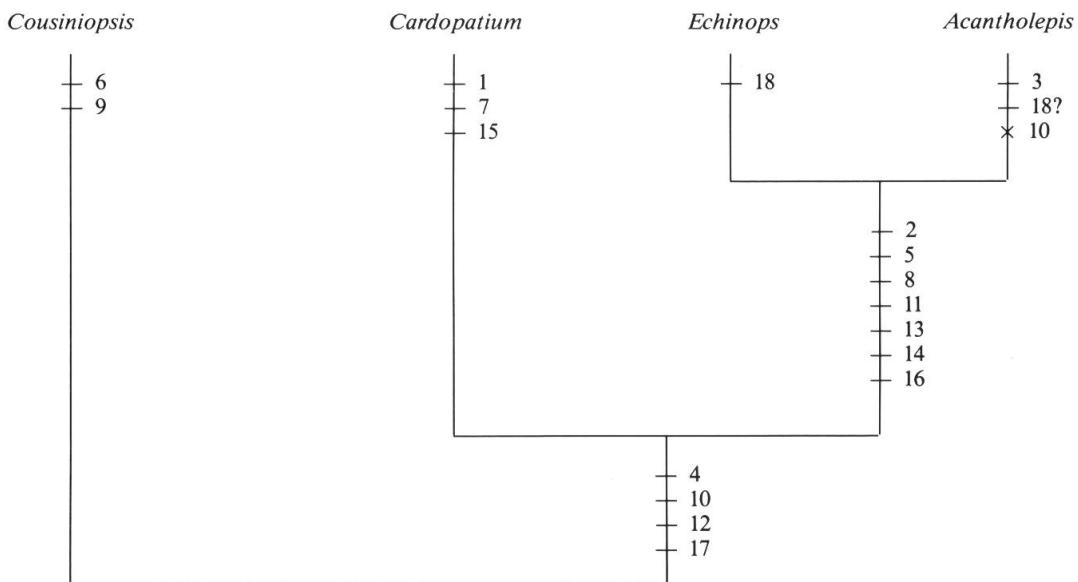
L'état et la valeur des caractères utilisés dans l'analyse numérique sont notés avec les conventions suivantes:

- 0 pour l'état plésiomorphe (primitif),
- + pour l'état apomorphe (dérivé),
- ? pour un caractère indistinct,
- - ni un état ni l'autre.

L'ensemble des données est consigné dans le tableau 1. La matrice des apomorphies construite à partir du tableau 1 est représentée dans le tableau 2.

Ces tableaux ne tiennent pas compte de la variabilité des caractères à l'intérieur des genres *Cardopatium* et surtout *Echinops*. Les bandes longitudinales de poils sur la portion supérieure des styles, par exemple, ne se retrouvent pas chez toutes les espèces de ces deux genres; malgré cela, leur présence dans la section *Echinops* (qui est relativement primitive par d'autres caractères) et dans la section *Ritropsis* (qui est plus avancée) nous incite à penser qu'elle est ancestrale pour ce genre.

Il n'est nul besoin de calculs complexes pour aboutir au cladogramme suivant:



Le genre *Cardopatium* est donc le groupe frère du groupe *Echinops-Acantholepis*: les quatre caractères dérivés qu'ils partagent sont indépendants. L'absence de bandes longitudinales de poils sur la portion supérieure du style chez *Acantholepis* est interprétée ici comme une réversion (marquée par une croix sur le cladogramme).

Ce résultat n'est pas surprenant dans la mesure où LINNÉ dans la première édition du "Species plantarum" (1753) rangeait *Cardopatium corymbosum* dans le genre *Echinops*. Par la suite, dans la deuxième édition (1763), il l'a reclassé malencontreusement dans le genre *Carthamus* L.

Depuis lors, ces deux genres ont toujours été placés dans des (sous-) tribus différentes; si *Echinops-Acantholepis* étaient isolés dans les (*Echinopsidinae* Dumort. 1827) *Echinopeae* Cass. 1819, *Cardopatium* faisait partie des *Cardopatiinae* Lessing 1832 ou des (*Carlininae* Dumort. 1827) *Carlineae* Cass. 1819 (SOLBRIG, 1963). En résumé, l'incertitude a été d'associer ou non *Cardopa-*

<i>Bractées</i>	
1.	0: appendice à lobes épineux simples
2.	0: pièce basale à marge entière
3.	0: poils limités à la face abaxiale
4.	0: bractées non superposées
5.	0: disposition en hélices
	+: lobes à épines doubles
	+: marge laciniée
	+: poils supplémentaires sur la marge
	+: bractées superposées
	+: disposition orthostique
<i>Eubractées</i>	
6.	0: en paillettes
7.	0: en paillettes
8.	0: en paillettes
	+: 2 languettes entourant chaque fleuron
	+: réduites à un faisceau
	+: absentes
<i>Portion supérieure du style</i>	
9.	0: poils sur l'articulation
10.	0: poils épars sur l'extrémité
11.	0: échancrure peu profonde
	+: absence de poils
	+: bandes longitudinales de poils
	+: échancrure atteignant ou dépassant les poils de l'articulation
<i>Anthères</i>	
12.	0: caudicules frangées
13.	0: absence de carène sur l'appendice terminal
	+: caudicules recouvertes de poils dirigés vers le haut
	+: présence d'une carène
<i>Carpologie</i>	
14.	0: trichome formé de poils de Nobbe
15.	0: poils de Nobbe à cellule basale large
16.	0: pappus externe formé de 8-15 paillettes fines
17.	0: pappus interne de 5 soies en paillette
18.	0: anneau net
	+: poils multicellulaires
	+: cellule basale étroite
	+: nombreuses paillettes
	+: pappus interne réduit à un anneau
	+: anneau réduit

Tableau 1.

Genres	Numéros des caractères																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Cousiniopsis</i>	0	0	0	0	0	+	-	-	+	0	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Cardopodium</i>	+	0	0	+	0	-	+	-	0	+	0	+	0	0	+	0	+	0
<i>Echinops</i>	0	+	0	+	+	-	-	+	0	+	+	+	+	+	-	+	+	+
<i>Acantholepis</i>	0	+	+	+	+	-	-	+	0	0	+	+	+	+	-	+	?	?

Tableau 2.

tium aux genres voisins de *Carlina*. Notre étude montre que les (*Echinopsidinae* Dumort.) *Echinopeae* Cass. doivent s'enrichir du genre *Cardopodium*. Il faut attendre des études complémentaires sur l'ensemble des *Carlineae* pour discuter d'un éventuel ajout du genre *Cousiniopsis* aux *Echinopeae*.

Interprétation de l'incapitulescence d'*Echinops*

Les incapitulescences sont des inflorescences d'ordre 2, constituées de plusieurs capitules. Dans le cas d'*Echinops*, les capitules uniflores sont portés par un réceptacle d'ordre 2 de forme ovoïde, dépourvu de bractées d'ordre 2 sauf à la base [formant l'involucre commun, par opposition aux bractées d'ordre 1 qui constituent l'involucre partiel (RECHINGER, 1979)]. Dans le cas d'*Acantholepis*, le réceptacle d'ordre 2 est réduit: il ne porte que 7-20 capitules d'ordre 1 (JAUBERT & SPACH, 1848), ce qui ne facilite pas son étude. Nous nous limiterons donc aux genres *Echinops* et *Cardopodium*.

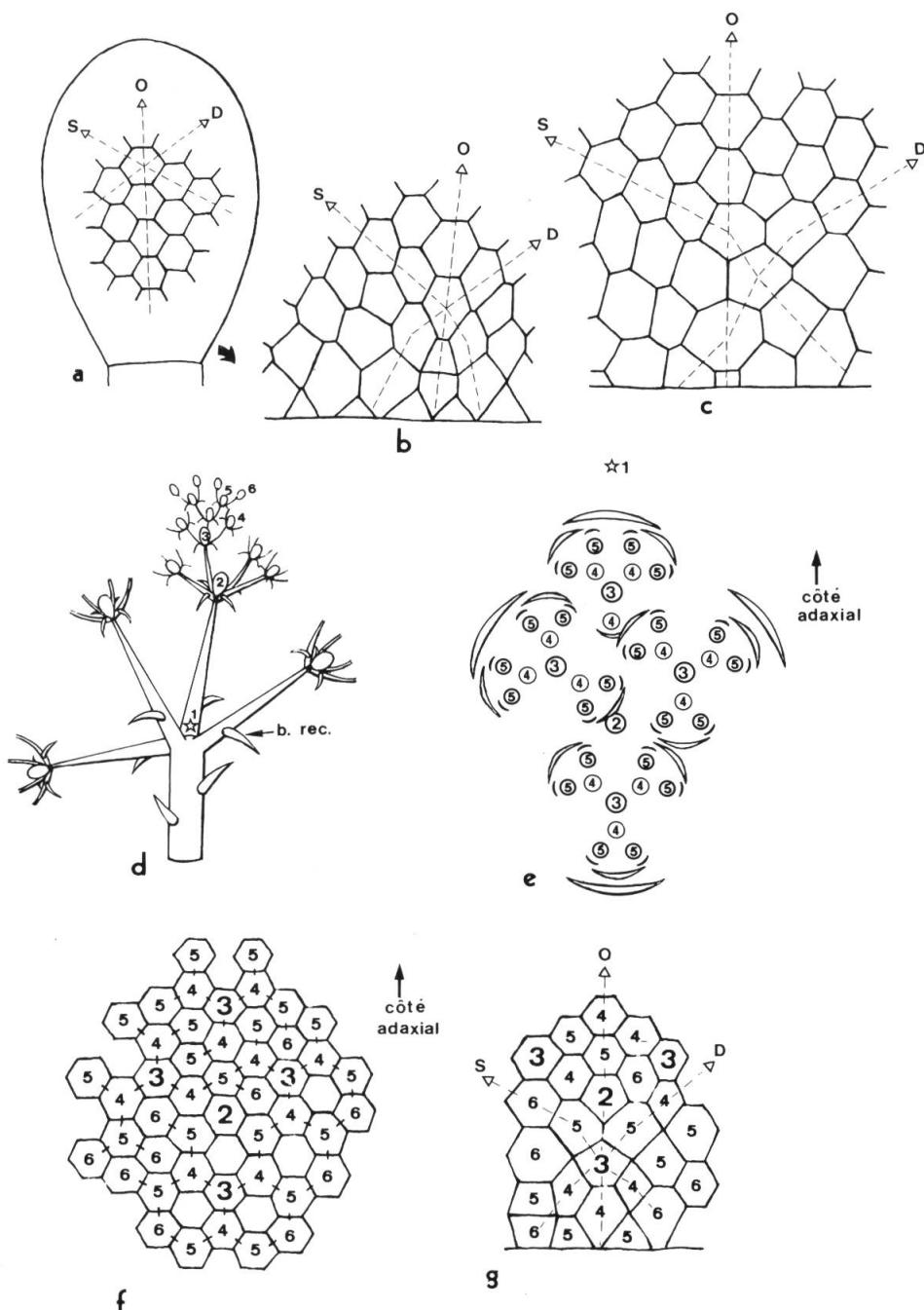


Fig. 4. — Incapituleances.
a, réceptacle d'ordre 2 d'*Echinops fontqueri*, Petit, Nov. 1986; **b**, **c**, détails de la base du précédent; 0 désigne une orthostique, S et D des hélices sénestre et dextre respectivement; **d**, architecture de l'incapitulecence de *Cardopatium amethystinum*, Balansa 1832; l'étoile indique l'emplacement du capitule avorté; la numérotation des capitules correspond à l'ordre de l'axe qui les porte; **e**, projection horizontale du schéma **d**; **f**, représentation théorique de la projection horizontale **e**; **g**, transformation du diagramme **f** obtenue en éliminant les vides; b. rec., bractée recaulescente; explications dans le texte.



Fig. 5. — *Cousiniopsis atractyloides*, Sintenis 250.

Réceptacle d'ordre 2 des *Echinops*

Le réceptacle d'*Echinops fontqueri*, de grande taille, sera choisi comme exemple. La surface montre un motif d'hexagones contigus (fig. 4a) qui sont la trace d'insertion des capitules d'ordre 1. La régularité de ce motif à mi-chemin entre la base et le sommet est telle qu'on ne peut décider si les capitules sont disposés selon des hélices (dextres ou senestres) ou bien des orthostiques. Pour résoudre ce problème, nous suivrons la stratégie de LOISEAU (1969) qui consiste à observer particulièrement les zones présentant des irrégularités.

Il arrive en effet qu'à la base de ce réceptacle ovoïde (fig. 2b et c), certains hexagones font place à des polygones à 4, 5 ou 7 côtés. Malgré cela, il est toujours possible de tracer des orthostiques non sinuées (sauf dans le cas de bifurcation), ce qui n'est pas vrai pour les hélices.

De plus, nous pouvons remarquer que les hexagones d'une même rangée verticale sont contigus par un côté horizontal; cela n'est pas sans rappeler les séries verticales d'insertions hexagonales des coussinets foliaires sur les troncs de Sigillaires (PLANTEFOL, 1947); d'une manière comparable, chez les *Equisetum*, les sporangiophores hexagonaux sont contigus dans un même verticille par un côté vertical.

Enfin, au sommet de certains capitules ovoïdes d'*Echinops*, il apparaît nettement des cannelures verticales, ce qui est encore le signe d'une disposition orthostique.

La disposition en hélice des capitules, pourtant envisagée par LEINS & GEMMEKE (1979), est donc difficile à retenir. Toutes les espèces d'*Echinops* étudiées ont une disposition des capitules compatible avec notre interprétation (à condition de faire bifurquer certaines orthostiques à la base ou de les réunir au sommet). Mais alors deux questions se posent: (i) pourquoi observe-t-on des hexagones alors que les capitules ont des axes de symétrie d'ordre 5? (ii) pourquoi observe-t-on des orthostiques?

Incapitulescence des *Cardopatium*

La figure 4d schématise un échantillon de *C. amethystinum* à axes particulièrement allongés. L'incapitulescence est une succession de cymes d'abord 4-5-pares se réduisant progressivement jusqu'à devenir bipares. L'axe principal est toujours dépourvu de capitule à son extrémité. L'absence

de capitule est fréquente à l'extrême des axes d'ordre 2, surtout sur les individus peu vigoureux, mais il reste souvent ne serait-ce qu'une bractée de l'involucre plus ou moins avortée. Les bractées d'ordre 2 sont recaulescentes, c'est-à-dire entraînées par le rameau axillé, comme chez *Thesnium pratense* (TROLL, 1964) ou *Marlea begoniifolia* (NOZERAN, 1955) par exemple.

Dans certains cas (fig. 6), les axes d'ordres 3, 4, etc. sont très courts. Ce phénomène est encore plus accentué chez certains échantillons de Tunisie (parfois appelés *C. fontanesii* Spach) où seul l'axe principal est développé: l'incapitulescence ressemble alors à celle d'un *Echinops*. Doit-on pour autant imaginer que celle-ci peut être interprétée comme le résultat d'une simple réduction des axes d'ordres 2, 3, 4, etc. du type *Cardopatium*?

Représentons une projection horizontale de la cyme portée par un axe d'ordre 2 (fig. 4e). Chaque numéro de capitule se réfère à l'ordre de l'axe qui le porte; par exemple, le numéro 2 désigne le capitule terminant l'axe de deuxième ordre. Nous pouvons remarquer que les axes d'ordre 3 portent chacun 3 axes faisant entre eux un angle voisin de 120°. Cet angle est conservé quel que soit l'ordre des axes; la seule exception concerne la cyme 4-paré portée par l'axe d'ordre 2: il s'y ajoute un quatrième axe (désfavorisé) en position interne (vers l'axe principal) réalisant un angle de 60° par rapport aux deux autres axes équivalents les plus proches.

Réduisons maintenant par la pensée les axes d'ordres 2, 3, 4 et 5 et remplaçons chaque numéro de capitule par un hexagone (fig. 4f), en respectant (i) l'alignement des capitules 3, 4, 2, 3 et 4 et (ii) l'angle de divergence entre les axes d'ordres successifs. La plupart des emplacements hexagonaux disponibles n'ont qu'un candidat à l'occupation, certains 2, rarement aucun. Remplissons chaque fois que c'est possible un emplacement vide par un capitule d'ordre 6. Il reste à se débarrasser des vides "irréductibles" (sans candidat) en déformant les hexagones de manière à ce qu'ils soient tous jointifs. Le taux de remplissage le plus faible se situe dans ces conditions à la base de la figure géométrique: c'est là qu'on observe le plus de déformations (fig. 4g). Sans être une preuve définitive, l'aspect de cette figure rappelle beaucoup les figures 4b et c observées chez *Echinops*: hélices sinuées et orthostiques droites. Remarquons qu'il existe aussi des déformations au sommet mais celles-ci sont généralement moins prononcées, ce qui est en relation avec le taux de remplissage déduit de la figure 4f.

Discussion

Les déformations que l'on observe à la base des réceptacles d'ordre 2 chez *Echinops* résulteraient ainsi de la nécessité de "combler les vides": cette contrainte purement géométrique entraînerait la forme globuleuse de ces réceptacles (et non le contraire). La forme hexagonale prendrait son origine dans le fait que les axes équivalents faisaient entre eux des angles de 120° environ. Enfin, la disposition orthostique des capitules proviendrait de l'alignement des capitules (d'ordres différents) de la cyme de départ.

La principale objection que l'on peut opposer est l'ordre de floraison des capitules d'ordre 1 chez *Echinops*: si l'ordre de floraison des *Cardopatium* était conservé, les capitules d'*Echinops* devraient fleurir dans l'ordre des numéros des hexagones de la figure 4f, ce qui n'est pas le cas. Pour surmonter cet obstacle, il est nécessaire d'associer au télescopage des axes un bouleversement profond dans la vascularisation et les connections inter-capitules chez les *Echinops*.

Si l'incapitulescence d'*Echinops* résultait de la réduction d'axes d'un corymbe (de capitules) à floraison descendante (hypothèse de BROWN, 1816), cela rendrait bien compte de l'ordre de floraison mais pas de la disposition orthostique, ni des cicatrices hexagonales, ni de la forme globuleuse des réceptacles d'ordre 2. En effet, sur le réceptacle d'un capitule composé de nombreuses fleurs, les insertions forment des polygones à 4-5 côtés disposés selon des hélices (références in LEPPIK, 1978). Quel que soit le point de vue adopté, il existe donc des difficultés.

Il est de toute façon exclu de tenter un éventuel rapprochement entre les capitules de deuxième ordre d'*Echinops* et les capitules de *Carlina* comme l'ont fait MEUSEL & KOHLER (1960) et plus récemment KRUSE (1987). Nous avons déjà évoqué la question par ailleurs (PETIT, 1987), ces deux genres sont très éloignés l'un de l'autre.

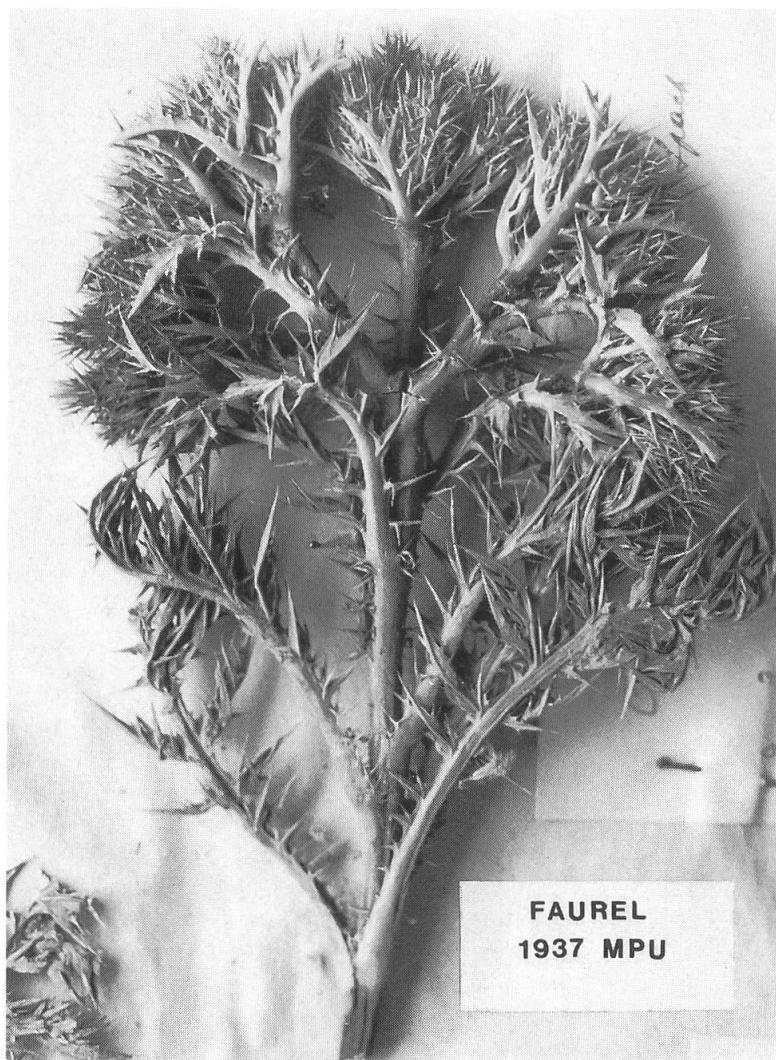


Fig. 6. — *Cardopatium amethystinum*, Faurel 1937.

Notre conception pourrait être testée en adaptant les techniques de traitements expérimentaux développées par ASTIÉ (1964): l'obtention de phénotypes d'incapitulescences de *Cardopatium* serait certainement instructive.

Conclusion

Il n'est pas inutile de rappeler que le genre *Cousiniopsis* possède lui-même une incapitulecence cymeuse (voir la figure 6 et l'illustration de Flora URSS, 1962), ce qui constitue un caractère dérivé commun avec *Cardopatium*, *Acantholepis* et *Echinops*. De plus les feuilles de ces genres sont généralement pennatiséquées: c'est très fréquent chez *Echinops*, ce n'est pas vrai chez *Acantholepis* (mais il pourrait s'agir là d'un retour à un état ancestral). Ces apomorphies viennent s'ajouter à celles signalées précédemment et étayer la réunion de ces quatre genres au sein des *Echinopeae*. Souhaitons que les biochimistes s'intéressent de plus près à *Cardopatium* et *Cousiniopsis* à l'avenir afin de tester nos propositions.

REMERCIEMENTS

Nous témoignons notre reconnaissance à M. Joël Mathez qui a bien voulu relire le manuscrit et nous faire part de ses conseils toujours avisés. Nous remercions également M^{me} M.-T. Revel, du Lycée Lavoisier de Mayenne, qui nous a facilité l'utilisation du microscope.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDRÉ, P. (1961). Sur l'appareil pilifère des akènes de quelques composées. *Bull. Soc. Bot. France* 108(3-4): 126-129.
- ASTIÉ, M. (1964). Les inflorescences. Etude expérimentale. *Bull. Soc. Bot. France, mémoire*: 135-152.
- BRIQUET, J. (1930). Carpologie du genre Crupina. *Candollea* 4: 241-278.
- BROWN, R. (1816). Some observations on the natural family of plants called Compositae. *Trans. Linn. Soc. London*. 12(1): 76-142.
- CRONQUIST, A. (1977). The Compositae revisited. *Brittonia* 29: 137-153.
- DITTRICH, M. (1966). Karpologische Untersuchungen zur Systematik von Centaurea und verwandten Gattungen. 1-2. *Bot. Jahrb. Syst.* 88: 70-162.
- DITTRICH, M. (1968a). Morphologische Untersuchungen an den Früchten der Subtribus Cardueae-Centaureinae (Compositae). *Willdenowia* 5: 67-107.
- DITTRICH, M. (1968b). Fruchtanatomische und zytologische Untersuchungen an einigen Arten der Gattungen Rhaponticum Adans. und Leuza DC. (Compositae). *Österr. Bot. Z.* 115: 379-390.
- DITTRICH, M. (1969). Anatomische Untersuchungen an den Früchten von Carthamus L. und Carduncellus Adans. (Compositae). *Candollea* 24(2): 263-277.
- DITTRICH, M. (1970). Morphologische und anatomische Untersuchungen an Früchten der Carduinae (Compositae). 1. Morphologischer Teil. *Candollea* 25(1): 45-67.
- DITTRICH, M. (1977). Cynareae systematic review. In: HEYWOOD, V. H., J. B. HARBORNE & B. L. TURNER (ed.), *The biology and chemistry of the Compositae*: 999-1015. London, New York & San Francisco.
- DITTRICH, M. (1985). Morphologische und anatomische Untersuchungen an Blüten und Früchten der Gattung Carlina (Compositae). 1. Teil. *Bot. Jahrb. Syst.* 107(1-4): 591-609.
- EMBERGER, R. & R. MAIRE (1941). *Catalogue des Plantes du Maroc*. 4. Alger.
- FEDOROV, A. A. (1950). Les anomalies de quelques Composées et leur signification pour la compréhension des voies de formation des inflorescences de la famille des Composées. *Botanitcheskii Journal* 35: 148-161.
- FLORA URSS (1962). 27: tab. IV.
- HEDGE, I. C. (1974). Echinops. In: DAVIS, P. H., *Materials for a flora of Turkey XXX, Notes R. B. G. Edinb.* 33(2): 237-239.
- HENNIG, W. (1966). *Phylogenetic systematics*. Urbana, Chicago and London.
- JAUBERT, L. & E. SPACH (1848). Genre Acantholepis. *Ill. Fl. Orient.* 3: 99-101.
- KOZUHAROV, S. (1976). Genre Echinops. In: TUTIN, T. G. & al., *Flora Europaea* 4: 212-214. Cambridge.
- KRUSE, J. (1987). Untersuchungen zur Morphologie der Involukral- und Spreublätter der Gattung Carlina L. *Flora* 179: 17-33.
- KRUSE, J. & H. MEUSEL (1969). Zur Blattfolge und Blattbildung einiger Cynareae-Gattungen. 1. Echinops. *Feddes Repert.* 80(4-6): 339-356.
- LAVIALLE, M. P. (1912). Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. *Ann. Sci. Nat. Bot., série 9*, 15: 39-141.
- LEINS, P. & GEMMEKE (1979). Infloreszenz- und Blütenentwicklung bei der Kugeldistel Echinops exaltatus (Asteraceae). *Pl. Syst. Evol.* 132: 189-204.
- LEPPIK, E. E. (1977). The evolution of capitulum types of the Compositae in the light of insect-flower interaction. In: HEYWOOD, V. H., J. B. HARBORNE & B. L. TURNER (ed.), *The biology and chemistry of the Compositae*: 61-89. London, New York & San Francisco.
- LEROUY, J. F. (1964). Discussion colloque sur les inflorescences. *Bull. Soc. Bot. France, mémoire*: 152-159.
- LINNÉ, C. (1753). *Species plantarum*. Ed. 1. Stockholm.
- LINNÉ, C. (1763). *Species plantarum*. Ed. 2. Stockholm.
- LOISEAU, J. E. (1969). *La phyllotaxie*. Masson, Paris.
- MEUSEL, H. & E. KOHLER (1960). Die Blattbildung von Carlina vulgaris L. *Bot. Jahrb. Syst.* 79: 192-207.
- NOBBE, F. (1876). *Handbuch der Samenkunde*. Berlin.
- NOZERAN, R. (1955). *Contribution à l'étude de quelques structures florales (essai de morphologie florale comparée)*. Masson, Paris.
- PETIT, D. (1987). Analyse cladistique du genre Atractylis L. (Compositae, Cardueae). *Bull. Soc. Bot. France*. 134 lettres botaniques: 165-184.
- PLANTEFOL, L. (1947). Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. *Ann. Sci. Nat. Bot., série II* 8: 1-66.
- RECHINGER, K. H. (1979). Tribu Echinopeae. In: RECHINGER, K. H. (ed.), *Flora Iranica* 90: 1-85. Akademische Druck & Verlagsanstalt, Graz.

- SCHENK, A. (1877). Zur Kenntnis des Baues der Früchte der Compositen und Labiaten. *Bot. Zeit.* 36(26): 409-412.
- SOLBRIG, O. (1963). Subfamilial nomenclature of Compositae. *Taxon* 12(6): 229-235.
- SPACH, E. (1846). Monographia generis Cardopatium. *Ann. Sci. Nat. Bot., série 3 5*: 233-247.
- TROLL, W. (1964). *Die Infloreszenzen*. Band 1. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

