

Zeitschrift: Saussurea : journal de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 18 (1987)

Artikel: Études florale et palynologique de deux Ombellifères de Haute-Savoie
Autor: Reduron, Jean-Pierre / Nigaud, Michel
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099194>

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: 17.04.2026

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

Etudes florale et palynologique de deux Ombellifères de Haute-Savoie

JEAN-PIERRE REDURON
&
MICHEL NIGAUD

RÉSUMÉ

REDURON, J.-P. & M. NIGAUD (1987). Etudes florale et palynologique de deux Ombellifères de Haute-Savoie. *Saussurea* 18: 105-129. En français, résumés français et anglais.

L'observation du stade floral de deux Umbelliferae (Apiaceae) — *Imperatoria ostruthium* L. et *Peucedanum austriacum* (Jacq.) Koch — a été entreprise au sein de populations naturelles situées en Haute-Savoie (France). Les morphologie et phénologie florales sont décrites. *Imperatoria*, aux ombelles très voyantes, présente une dichogamie absolue qui aboutit à la spécialisation sexuelle des ombelles (entièrement ♀ ou entièrement ♂) et tend à éviter toute possibilité de geitonogamie ou d'autogamie. Le *P. austriacum*, aux ombelles également très voyantes, montre un système moins exclusif dans lequel persiste une possibilité de geitonogamie susceptible d'intervenir seulement en cas de défaillance de l'allogamie. Sur le plan de la biologie florale, les deux espèces sont protandres et produisent plusieurs séquences de floraison, au cours desquelles le pourcentage de fleurs ♂ augmente. Du point de vue systématique, les caractères diagnostiques au stade floral sont précisés, notamment l'usage de la morphologie des pétales circonférentiels.

ABSTRACT

REDURON, J.-P. & M. NIGAUD (1987). Etudes florale et palynologique de deux Ombellifères de Haute-Savoie. *Saussurea* 18: 105-129. In French, French and English abstracts.

Two species of Umbelliferae (Apiaceae) — *Imperatoria ostruthium* L. and *Peucedanum austriacum* (Jacq.) Koch — were studied in their natural populations in Haute-Savoie (France). Floral morphology and phenology are described. *Imperatoria* has very conspicuous umbels and shows a complete separation of the female and male stages: the umbels are sexually specialized (entirely ♀ or entirely ♂) and the floral timing leads to avoid geitonogamy or autogamy. *P. austriacum* has also very conspicuous umbels but shows a less exclusive floral strategy in which geitonogamy remains possible, if no xenogamy is achieved. The two species are protandrous, and produce successive sequences of umbels with an increasing ratio of maleness. About systematic, the distinctive characters at the blooming stage are specified, in particular the morphology of the outer petals.

Objet du travail

Selon CONSTANCE (1971), le traité de MORISON (1672) sur la famille des Ombellifères (*Apiaceae*) peut être considéré comme la première véritable monographie botanique. Depuis, de nombreux travaux ont été menés sur ce groupe végétal. A leur lecture, on s'aperçoit que l'importance des contributions scientifiques est très inégale selon les disciplines. Le besoin d'identifier ces plantes souvent très ressemblantes en apparence et de créer des classifications cohérentes sur l'ensemble de la famille, le principe de ne considérer que les traits morphologiques non variables, ont conduit à l'emploi des caractères du **fruit**; cet organe, parvenu à maturité (fruit sec, prêt à la dissémination) présente en effet à ce stade, de nombreux traits distinctifs d'une espèce à l'autre, d'où le développement des études carpologiques dans cette famille. Les propriétés aromatiques, médicinales ou culinaires de beaucoup d'Ombellifères ont motivé maintes recherches chimiques ou pharmaceutiques. Les plantules et le pollen ont fait l'objet de vastes investigations de la part de CERCEAU-LARRIVAL (1962), cependant que GUYOT (1966) étudiait la phytodermologie de cette famille. Curieusement, le stade floral a été moins étudié, et ce, sur plusieurs plans:

- les clés d'identification n'emploient que rarement les caractères floraux (car le manque d'études n'a pas permis de sélectionner des critères de distinction valables);
- les classifications les relèguent au second plan, quand ils n'en sont pas quasi exclus;
- les recherches concernant la biologie florale de cette famille ont connu, après le couronnement des travaux du XIX^e siècle par les ouvrages de référence de MÜLLER (1873, 1881) et KNUTH (1906-1909), un très fort ralentissement.

Depuis 25 ans environ, on note un regain d'intérêt pour les études florales dans cette famille. Les ombellifères extra-européennes (nord-américaines, néo-zélandaises) sont connues par les travaux de BELL (1971), BELL & LINDSEY (1978), LINDSEY (1982), SCHLESSMANN (1978, 1982), THEOBALD (1966), WEBB (1981), etc... En Europe, des études d'envergure ont été menées par FROEBE (1964, 1971, 1979) et MAGIN (1978) sur les tribus des *Hydrocotyloideae* et des *Saniculoideae*, mais la tribu des *Apioideae*, qui regroupe la grande majorité des Ombellifères européennes, n'a fait l'objet que d'un certain nombre de travaux isolés: BAUMANN (1978), CHALLE (1983), EISIKOWITCH (1980), GRACE & NELSON (1981), KUZNETSOVA (1980), LOVETT DOUST (1980a-b), LOVETT DOUST & HARPER (1980), REDURON (1978, 1980, 1984), etc...; malgré ceux-ci, la connaissance du stade floral des Ombellifères européennes reste encore très imparfaite. Suite à de précédents travaux, il a été entrepris d'améliorer et de préciser la connaissance des morphologie et biologie florale de deux ombellifères orophiles: *Imperatoria ostruthium* L. et *Peucedanum austriacum* (Jacq.) Koch. L'étude comprend l'observation des stades phénologiques, de l'enchaînement des floraison des ombelles et leurs conséquences sur la biologie florale, la description des pièces florales et leur variation.

Compte-tenu de l'intérêt palynologique des Ombellifères, et spécialement dans les *Peucedanum* (NIGAUD, 1970, 1975, 1978, 1980), les pollens des deux espèces considérées ont été analysés.

Méthodes

Morphologie et biologie florales

1. Afin d'aborder d'une façon rigoureuse la description des Ombellifères au stade floral, a été réalisé — au travers de chacune des études précédentes (REDURON, l.c.) — un inventaire des caractères distinctifs (*i.e.* variables au sein de la famille) au stade floral, comportant actuellement 85 caractères environ.

2. Les études de morphologie et biologie florales sont effectuées sur de grandes populations des espèces choisies, pendant la phase maximum de floraison: on a ainsi à disposition de nombreux pieds intacts à chacun des stades floraux (les sujets abîmés ou pathologiques ne sont pas pris en compte). En ce qui concerne surtout la morphologie, des compléments utiles sont obtenus par l'examen d'échantillons d'herbiers provenant d'autres localités.

3. Les stades phénologiques de la fleur sont établis en observant les sujets de la population.

4. Pour chaque caractère pris en compte (les 85 caractères de la liste ne s'appliquent pas tous à chaque espèce étudiée), on note son état (qualitatif ou quantitatif) 30 fois au moins, en précisant le stade phénologique au moment de l'observation. En effet, noter la couleur des styles, par exemple, n'a de sens que si l'on précise le stade de la floraison car leur couleur varie au cours de celle-ci. La plupart des caractères biologiques exigent cette précision. Le nombre important de caractères concernés et la rapidité de la succession des stades (notamment en période chaude et ensoleillée) ne permet pas en raison du temps disponible l'extension à 50, voire 100 mesures relevées par caractère; il faudrait pour cela réduire leur nombre, mais ceci n'a pas paru souhaitable.

5. La phase principale de l'étude est constituée par l'analyse de la succession des floraisons sur les individus de la population. La floraison des différentes ombelles n'est que rarement continue; au contraire, le plus souvent, elle est nettement discontinue; on peut ainsi distinguer plusieurs séquences de floraisons.

Par convention, nous nommons les ombelles de la première séquence de floraison "ombelles FL1"; ce sont les ombelles précoces de la plante. De la même manière, les ombelles de la seconde séquence de floraison sont nommées "ombelles FL2", celles de la troisième "ombelles FL3" et ainsi de suite.

Le nombre de séquence de floraison est variable selon les espèces: une seule pour *Peucedanum alsaticum* L. qui ouvre toutes ses nombreuses ombelles en même temps (REDURON, 1984); plus couramment, on constate deux à quatre séquences de floraisons.

A ce moment de l'étude, on détermine le nombre de séquences de floraisons en observant le nombre de stades floraux présents en même temps sur la plante: il n'est pas rare en effet de constater à un instant donné, un certain nombre d'ombelles au stade "jeune fruit", d'autres en train de libérer leur pollen, d'autres enfin encore en bouton.

Cette méthode qui consiste à regrouper les ombelles au même stade de la floraison puis ensuite, à noter leur position sur la plante, nous paraît préférable à l'analyse purement architecturale du végétal, car l'ordre des floraisons ne suit pas toujours la disposition des ombelles. De plus, elle facilite une interprétation fonctionnelle des différentes catégories d'ombelles pendant l'anthèse (attractivité, production de pollen, réception du pollen, sexualité,...).

6. L'exploitation des résultats comprend:

- la description du processus de floraison: échelonnement des anthèses, répartition des sexes sur la plante, possibilités de fécondation, attractivité, phénologie de la fleur;
- la description morphologique des pièces florales et de l'inflorescence;
- la désignation des caractères diagnostiques au stade floral, après observations complémentaires d'échantillons provenant d'autres localités et leur exploitation pour l'identification de l'espèce en fleur.

La méthode employée permet de mettre en évidence les conséquences biologiques du système de floraison des végétaux observés. Elle n'autorise pas à affirmer le mode de reproduction qui reste à contrôler au niveau cellulaire, car il ne peut se déduire uniquement de la "stratégie florale" extériorisée par la plante (le cas des espèces apomictiques pseudogames en est un bon exemple).

Palynologie

L'étude palynologique des grains suppose une préparation préalable: acétolyse, selon la méthode d'ERDTMAN (1952), modifiée par HIDEUX (1972) pour l'observation au microscope photonique (MPh), ou acétolyse plus cassure aux ultra-sons (CERCEAU-LARRIVAL & al., 1970) et métallisation à l'or (S 150 A Sputter coater Edwards) pour l'observation au microscope électronique à balayage (MEB) (JSM 35 C Jeol). Les pollens sont ensuite mesurés, photographiés et analysés morphologiquement. Leur longiaxie est déterminée (rapport P/E = axe polaire/diamètre équatorial), et le contour interne de l'endexine est observé. Ce sont là des indices importants de diagnostic chez les *Peucedanum* (CERCEAU-LARRIVAL, 1959, 1962, 1971; NIGAUD, 1970, 1975, 1978), outre la symétrie d'ordre 3. Les autres caractères discriminants sont la forme des endoapertures, la longueur des sillons ectoaperturaires, l'aspect des surfaces tectales (de cérébroïde à strié, avec tous les états intermédiaires) et la stratification de l'exine (sole, columelles, ectexine). La terminologie employée se réfère à celle adoptée au "Colloque sur la morphologie pollinique" organisé par l'"Association des palynologue de langue française" et la "Société botanique de France" (cf. CERCEAU-LARRIVAL & al., 1975).

Résultats

***Imperatoria ostruthium* L.**

La population étudiée se situe sur la commune de Sixt (Haute-Savoie) dans le secteur montagneux du "Fer-à-Cheval". Elle s'étend dans le cirque calcaire de la Vogealle (alt. 1900 m) dans les coulées de végétation intercalées entre les éperons ou les blocs rocheux. La plante préfère les stations les plus fraîches (*Adenostylion*). Les individus répartis autour du chalet de la Vogealle n'ont pas été pris en compte car visiblement influencés par la nitrification des abords (forte taille, diamètre exagéré des ombelles,...).

1. Disposition et floraison des ombelles (fig. 1)

L'*Imperatoria ostruthium* produit une première floraison limitée à la seule ombelle terminale qui est entièrement hermaphrodite et sensiblement plus grande que les latérales. Cette ombelle FL1 est protandre et la réceptivité des styles (phase femelle) ne débute qu'à la fin de sa phase mâle (il ne reste à ce moment précis que quelques fleurs libérant leur pollen).

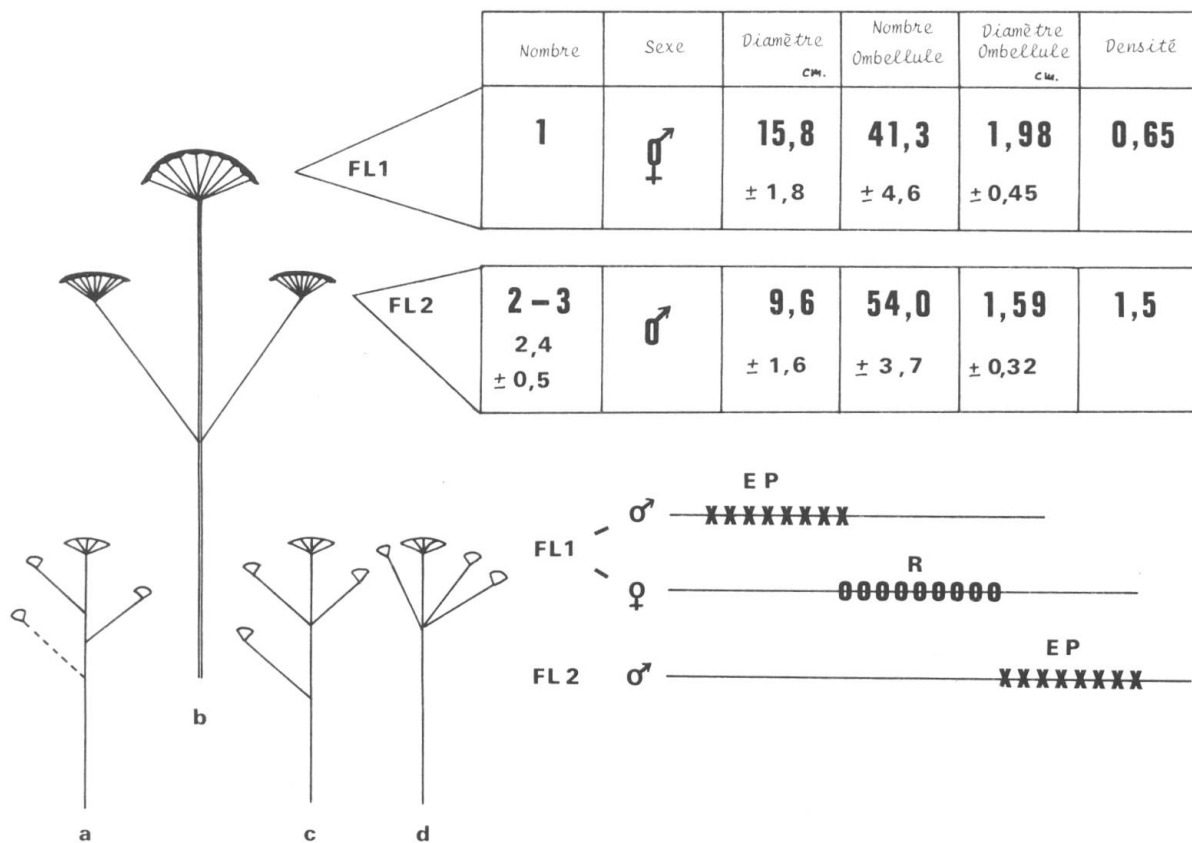


Fig. 1. — Disposition et floraison des ombelles de *Imperatoria ostruthium* L.
a, ramification florale alterne (30%); **b**, opposée (37%); **c**, opposée-alterne (22%); **d**, verticillée (11%). Tableaux: moyennes sur 30 mesures, sauf 54,0 (18 mesures) et 15,9 (28 mesures). *EP*, émission de pollen; *R*, réceptivité des styles. La plante produit d'abord une unique ombelle terminale hermaphrodite. Les ombelles suivantes (latérales) sont entièrement mâles (certaines fleurs à ovaire réduit, sont fonctionnellement mâles). La phase de réceptivité des styles s'intercale entre les phases mâle des ombelles, système favorisant exclusivement l'allogamie.

La seconde floraison regroupe toutes les ombelles latérales (FL2), entièrement mâles qui ne commencent la libération de leur pollen qu'à la fin de la phase femelle de l'ombelle FL1.

2. *Phénologie de la fleur* (fig. 2)

Les stades phénologiques de la fleur sont les suivants:

B "bouton": seuls sont visibles les pétales recourbés et dans la partie centrale non couverte par ceux-ci les très jeunes stigmates.

FA "filets apparents": les filets recourbés des étamines apparaissent entre les pétales qui commencent à s'écarter.

EP "émission du pollen": les étamines s'étendent successivement et libèrent leur pollen; les styles ne sont pas réceptifs; les pétales bien écartés laissent libre accès au nectar produit sur le stylopode.

CE "chute des étamines": les étamines vidées de leur pollen, se recroquevillent et tombent.

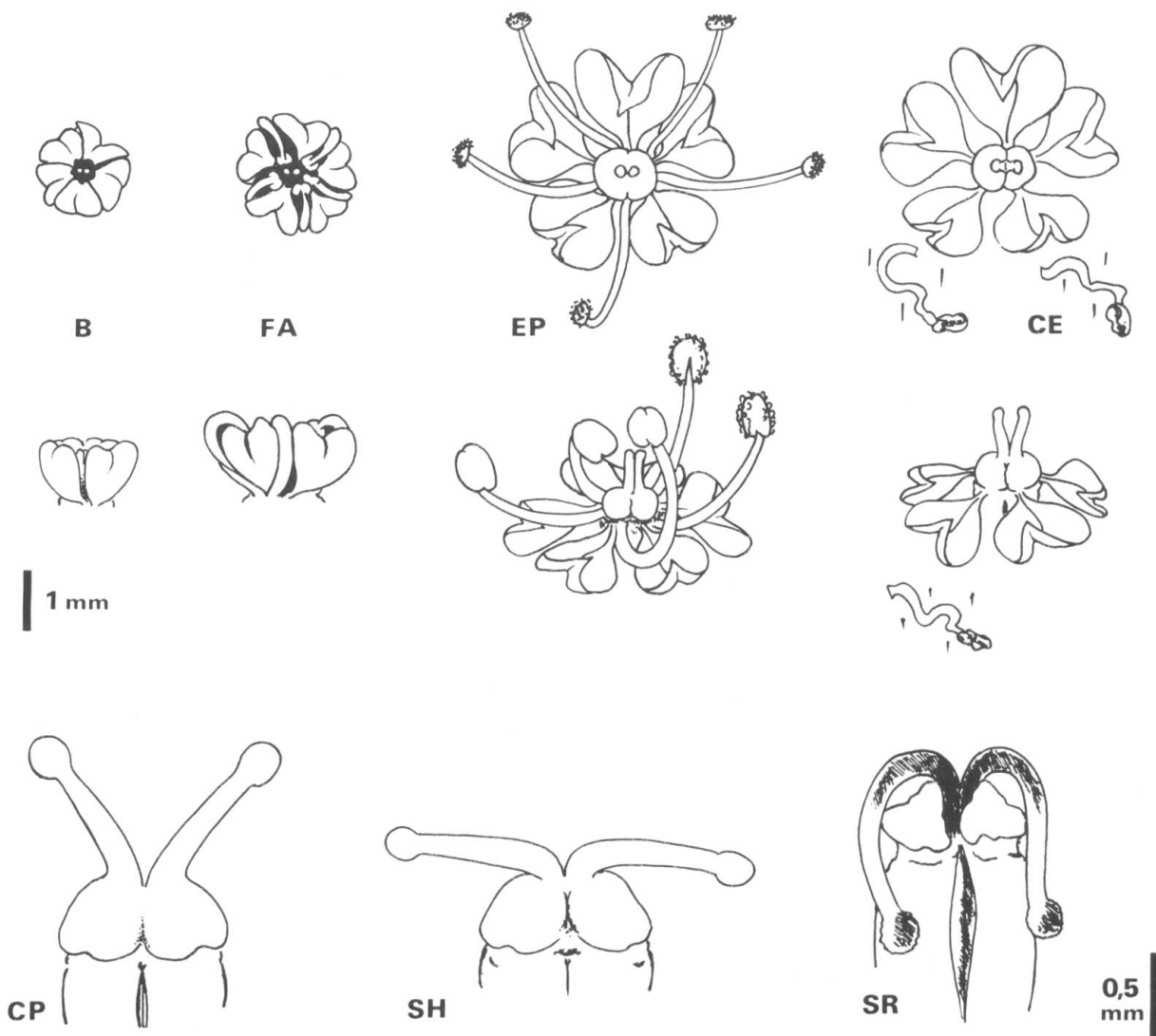


Fig. 2. — Les stades phénologiques de l'*Imperatoria ostruthium* L.
 B, bouton; FA, filets apparents; EP, émission de pollen; CE, chute des étamines; CP, chute des pétales; SH, styles horizontaux; SR, styles rabattus. Noter la nette dichogamie (protandrie) de la plante qui sépare ses phases mâle et femelle au cours de la floraison: l'autogamie stricte (autofécondation de la fleur elle-même) est évitée.

CP “chute des pétales“: les pétales après s’être rabattus vers le bas, tombent: l’attractivité visuelle chute alors brusquement; les styles ont une position en “V” et commencent leur période réceptive.

SH “styles horizontaux“: les styles réceptifs sont à l’horizontale; l’ovaire, encore bien vert, ne présente aucun des caractères diagnostiques du fruit.

SR “styles rabattus“: les styles sont rabattus le long de l’ovaire et le touchent; le stylopode s’est desséché et un contraste de couleurs apparaît entre stylopode (blanchâtre) et styles-stigmates (lie-de-vin); la fécondation a eu lieu car l’ovaire, toujours vert, se développe et commence à présenter les futurs caractères du fruit (apparition de la bordure ailée du méricarpe).

3. Biologie florale

Dichogamie. — Cette échelle phénologique de la fleur a pour but de déterminer des stades repérables dans le processus de floraison, afin de situer précisément les observations morphologiques. Mais, elle montre la nette **dichogamie** (protandrie) des fleurs de *Imperatoria ostruthium*: la phase femelle ne commence qu'à partir de la chute des pétales, donc postérieurement à la chute des étamines.

De surcroît, la disposition et la floraison des ombelles (voir paragraphe 1, et figure 1) généralisent la dichogamie de la plante qui sépare ses phases mâles et femelles non seulement au niveau de la fleur mais également pendant la floraison de l'ombelle FL1 et du système inflorescentiel: ceci favorise quasi exclusivement le dépôt de l'allopollen sur les stigmates. *Imperatoria ostruthium* montre donc un comportement floral typiquement orienté vers l'allogamie.

Spécialisation des ombelles. — On doit aussi noter la spécialisation des ombelles successivement produites; au cours de la floraison, la plante produit en premier une ombelle (FL1) intégralement hermaphrodite (ombelle fertile, future porteuse des akènes), puis, sans transition, des ombelles mâles (pollinisatrices); ceci est différent du système de floraison d'autres espèces qui produisent des vagues de floraisons dans lesquelles le pourcentage de fleurs mâles augmente graduellement (ex.: *Peucedanum schottii* Besser (REDURON, 1984)).

Attractivité. — L'attractivité florale vis-à-vis des insectes est un phénomène complexe mettant en jeu des éléments attractifs physiques (brillances, colorations, dessins, dispositions particulières des organes floraux) et chimiques (émission de substances volatiles par la plante — souvent odorantes, qualité du nectar, du pollen, etc.). Une première approche consiste à évaluer la densité¹ des ombelles (BELL, 1977) et leur voyance. *I. ostruthium* possède des fleurs blanc pur, quasiment homochromes, donc très voyantes; de plus, dans les populations, le contraste entre les ombelles et le fond végétal est accentué: les ombelles se détachent nettement sur le vert soutenu ou foncé du feuillage. La densité des ombelles est forte sur les ombelles FL1 (0,65), très forte sur les FL2 (1,5). A titre comparatif, le *Peucedanum carvifolia* Villars présente une densité de 0,2 environ, le *P. schottii* Besser de 0,4 environ; les valeurs supérieures s'obtiennent pour les ombelles bombées ou dans lesquelles les ombellules se situent à plusieurs niveaux (*P. venetum* (Sprengel) Koch: 1,7).

Enfin, le caractère voyant des ombelles s'interrompt brusquement (chute des pétales blanc pur) au début de la phase femelle. Il serait prématuré de conclure que l'attractivité visuelle due aux pétales ne joue aucun rôle dans l'arrivée du pollen fécondateur, mais uniquement dans la prise de pollen et de nectar par les insectes; il est beaucoup plus vraisemblable que la fécondation ait lieu très souvent dès le début de la phase femelle et déclenche la disparition des procédés attractifs.

L'odeur puissante dégagée par les ombelles lors de la floraison (effluve fugace de miel rapidement remplacé par des senteurs désagréables de putréfaction et de friture) contribue à l'attractivité de la plante vis-à-vis des insectes.

Sécrétion du nectar et exposition du stylopode. — La sécrétion du nectar par le stylopode est continue depuis l'émission de pollen jusqu'à la chute des pétales. L'accessibilité

¹La densité exprime le rapport de la surface formée par l'ensemble des ombellules à la surface totale de l'ombelle: c'est, en quelque sorte, le coefficient d'occupation des ombelles par les ombellules, ce qui traduit leur densité ou compacité.

au nectar n'est aucunement restreinte, les pétales étant légèrement rabattus vers le bas dès le début de l'émission de pollen (fig. 2, stade EP).

4. Morphologie florale

Coloration. — Fleurs quasi homochromes: pétales blanc pur, étamines blanches ou crème, pollen très clair, stylopode blanchâtre.

Sépale. — A peine développé, marqué par un simple bourrelet pour la majeure partie des observations (80%), mais parfois en pointe triangulaire courte (0,1 mm).

Pétale. — Un gradient morphologique s'observe chez *I. ostruthium*; ceci est fréquent dans la tribu des *Apioideae* pour les espèces à fleurs blanches. Les pétales les plus spécialisés (fig. 3e) se situent sur la circonférence de l'ombelle FL1 (les premières fleurs épanouies). Ils ont un contour obovale, sont munis d'une échancrure nette, en "V" ou plus étroite, et d'un lobe médian réfléchi acuminé, non lobé. En général, l'apex du lobe médian est réfléchi jusqu'à plus de la moitié de la longueur totale (échancrure comprise) du pétale. Ils sont glabres, mais on constate parfois des papilles à la surface du limbe. La nervure axiale est légèrement saillante sur tout le limbe. Leur longueur oscille entre 1 et 1,5 mm (moyenne $1,3 \pm 0,1$ sur la population). Les pétales les moins spécialisés (fig. 3a) se trouvent au centre de l'ombelle FL2 (les fleurs les plus tardives).

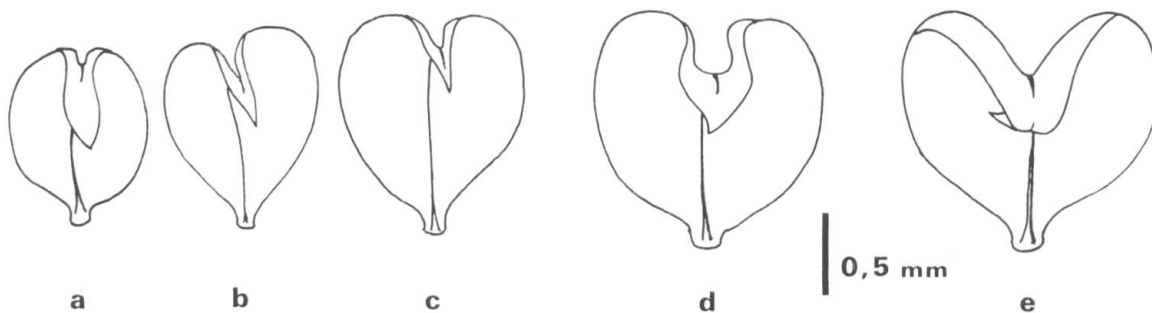


Fig. 3. — Gradient morphologique des pétales de l'*Imperatoria ostruthium* L.
a, b, centre des ombelles FL2 (fleur mâle); c, d, périphérie ombelle FL2 (fleur mâle); e, périphérie ombelle terminale FL1 (fleur hermaphrodite).

Étamine. — Anthères dorsifixes, mobiles; déhiscence \pm extrorse; la saillance des étamines vers le haut forme une surface de prospection pollinique constituée par l'ensemble des étamines déhiscentes, projetées 2 mm au-dessus du stylopode par l'extension du filet.

Stylopode (stade EP). — Organe bombé-hémisphérique, glabre, à marge faiblement lobée (presqu'entière) et peu débordante sur l'ovaire.

Styles. — Leur mode de développement est directement écartés-dressés.

5. Identification au stade floral

Après consultation complémentaire d'échantillons d'herbier, la plupart des caractères précités s'avèrent utiles quant à la distinction de l'*Imperatoria ostruthium* au stade floral.

Dans l'énumération qui suit, les **différences** vis-à-vis des *Peucedanum* de la flore française sont indiquées à la suite du nom des espèces, sans tenir compte des critères au stade végétatif, la morphologie foliaire de l'*Imperatoria* étant bien caractérisée.

P. alsaticum L.: très nombreuses petites ombelles (souvent > 50) disposées en pyramide; fleurs homochromes jaune clair; sépale développé; stylopode conique-droit; involucre à bractées nombreuses.

P. austriacum (Jacq.) Koch: ombelle terminale avec une nette proportion de fleurs ♂; sépale développé; pétale circonférentiel plus large (ca. 2 mm); involucre à bractées nombreuses.

P. carvifolia Villars: pétale blanc-jaunâtre, enroulé à lobe réfléchi élargi; anthères vertes.

P. cervaria (L.) Lapeyr.: sépale développé; pétale circonférentiel peu échancré; involucre à bractées nombreuses.

P. gallicum Latour.: sépale développé; pétale circonférentiel suborbiculaire à peine émarginé.

P. lancifolium Lange: fleurs blanc-verdâtre ou rosâtre; pétale circonférentiel non échancré; anthères vertes; stylopode en cône aplati; involucre à bractées nombreuses; tige à latex blanc.

P. officinale L.: ombelles peu denses (à fleurs espacées); fleurs homochromes jaunes; sépale développé; pétale enroulé à lobe réfléchi élargi; stylopode conique droit ou aigu.

P. oreoselinum (L.) Moench: pétale circonférentiel plus large que haut, sans échancrure et à lobe large enroulé; styles entrecroisés dans le bouton (seul *Peucedanum* de France montrant ce caractère); involucre à bractées nombreuses.

P. palustre (L.) Moench: ombelles assez nombreuses (souvent une douzaine); sépale développé; pétale circonférentiel plus petit (ca. 1 mm); anthères vertes; stylopode en disque plat; involucre à bractées nombreuses; tige à latex blanc.

P. paniculatum Loisel.: ombelles peu denses (à fleurs espacées); fleurs homochromes jaunes; sépale développé; pétale enroulé à lobe réfléchi élargi; stylopode conique-aigu.

P. schottii Besser: ombelles plus petites (diamètre 6-9 cm) à 10-15 rayons (rarement < 20 pour *I. ostruthium*); pétale circonférentiel suborbiculaire, à lobe réfléchi large.

P. venetum (Sprengel) Koch: très nombreuses petites ombelles (souvent > 50) disposées en pyramide; sépale développé; pétale circonférentiel orbiculaire, à échancrure étroite et lobe médian réfléchi très allongé; stylopode conique-aplati; involucre à bractées nombreuses.

Pour les dessins des pétales et stylopodes, se reporter aux précédents travaux (REDURON, 1980, 1984).

6. Palynologie

Le prélèvement de pollen a été effectué sur une ombelle terminale (FL1) de la population étudiée. L'analyse palynologique au microscope photonique a donné les caractéristiques et dimensions suivantes (valeurs moyennes pour 100 grains mesurés, valeurs en μm ; cf. pl. I, 1-6).

- P = 32,8; E = 13;
- eP (épaisseur de l'exine aux pôles) = 1,80;
- eE (épaisseur de l'exine à l'équateur) = 2,75;

Pl. I. — Pollen de l'*Imperatoria ostruthium* L.

MPh: 1-4 ($\times 1000$): vues méridiennes montrant la longiaxie, l'exine divisée en tectum, columelles, endexine. Lèvres endoaperturales droites, légèrement rentrantes. Sillons ectoaperturales subpolaires. Endoapertures (de face) curviformes. Contour endexinique interne équatorialo-constricté ou ossiforme. MPh: 5, 6: vues polaires montrant la symétrie d'ordre 3, une surface tectale homogène ou trois épaissements exiniques en zone intercolpiale. MEB: 7 ($\times 1000$): grains rectangulaires équatorialo-constrictés, avec longs sillons ectoaperturales et renflements en zone subpolaire. 8 ($\times 1500$): grain avec sillon plus court et lèvres ectoaperturales légèrement saillantes. 9 ($\times 5000$): détail des bourrelets ectoaperturales et du tectum cérébroïde. 10, 11 ($\times 10.000$): stratification exinique en zone subpolaire puis polaire; sole et endexine sont indivises (complexe nexinique). 12 ($\times 10.000$): tectum cérébro-rugulé en zone intercolpiale. 13 ($\times 6500$): endoaperture vue de l'intérieur. 14, ($\times 10.000$): fenêtre endoaperturale, perpendiculaire à l'axe ectoapertural et en grande partie dissimulée sous les bourrelets ectoaperturales saillants. Réalisation: Laboratoire de palynologie, cliché Laboratoire de géologie, Muséum Paris.

- longueur du sillon ectoapertural = 24;
- endoaperture (curviforme) = $6 \times 2,5$;
- endexine = interrompue au niveau de l'endoaperture;
- lèvres endoaperturales = plutôt droites;
- vue polaire = subtriangulaire trilobée.

Le rapport P/E, égal à 2,52 pour les pollens étudiés est proche mais légèrement supérieur aux valeurs précédemment obtenues pour la même espèce, dans les mêmes conditions (ombelle terminale, 100 mesures), soit 2,46 (pour 7 provenances: Ariège, Pyrénées-Orientales, Alpes-Maritimes, Gard, Rhône, Isère, Mont Cenis; NIGAUD, 1970). Pour les autres mesures, eP est très voisin (1,75), eE un peu inférieur (2,25-2,5), le sillon ectoapertural était par contre plus court (17) et l'endoaperture (ovale-rectangulaire) proche ($5 \times 2,5$).

L'observation photonique révèle un pollen nettement longiaxe, avec un contour interne endexinique subrectangulaire (Rg) qui se situe autour du type "ossiforme" avec tendance à l'équatorialo-constriction.

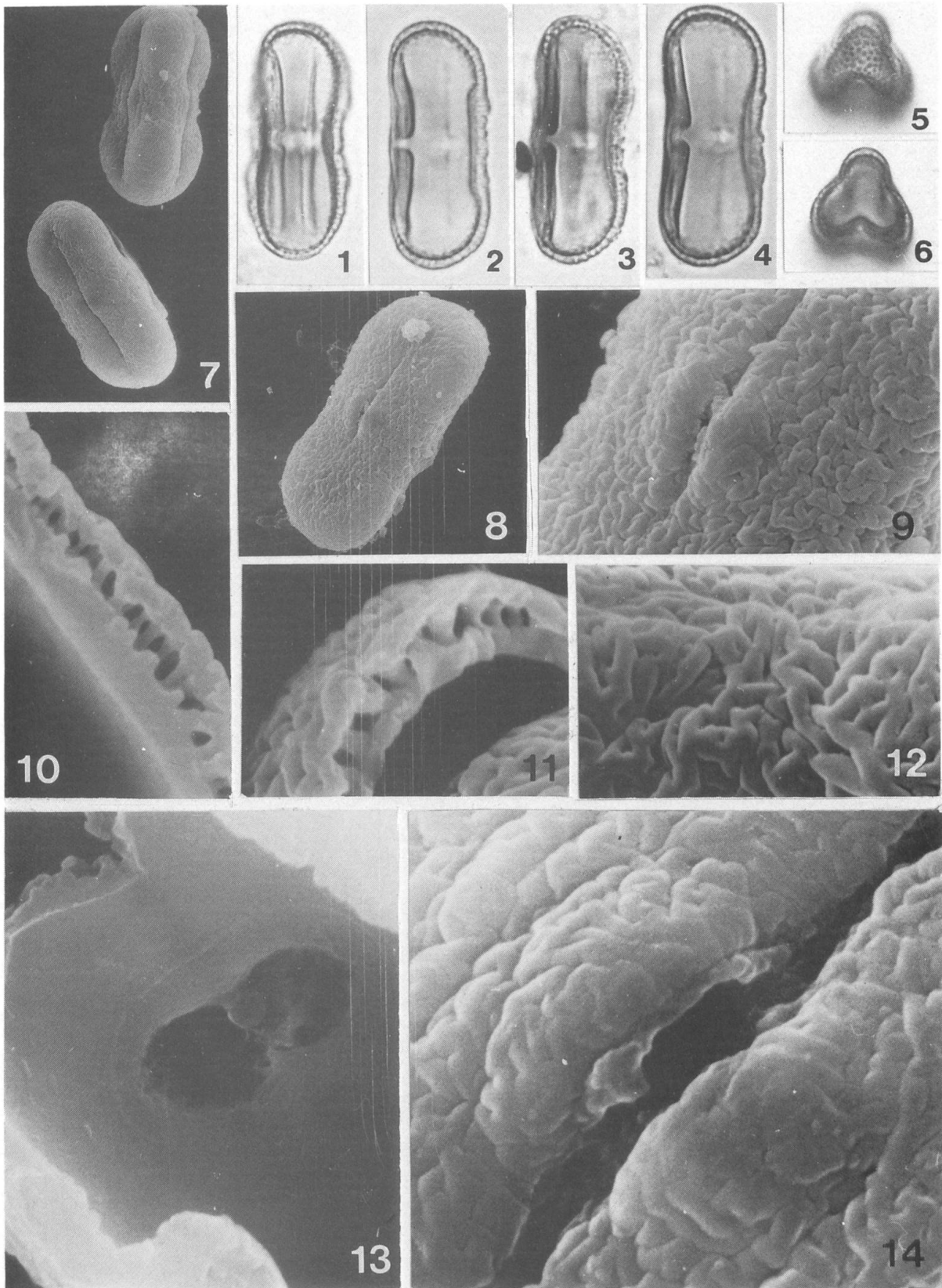
En M.E.B., ce pollen présente un contour extérieur subrectangulaire (Pl. I, 8) et, en deçà des pôles, dans les zones intercolpiales, se remarquent souvent des renflements exiniques (Pl. I, 7). En zone équatoriale, de légers bourrelets correspondent aux lèvres ectoaperturales.

La morphologie tectale est assez homogène, de cérébroïde à cérébro-rugulée.¹ Les cassures aux ultrasons montrent, tant en régions latérales que subpolaires, des columelles banales, plutôt fines, de hauteur égale au tiers de l'exine totale. L'épaisseur restante de l'exine est également répartie entre tectum et nexine indivise (ensemble sole-endexine). Vue de l'intérieur, l'endoaperture apparaît nettement curviforme convexe-concave (convexe latéralement, concave par rapport à l'axe polaire).

Peucedanum austriacum (Jacq.) Koch

La population étudiée se situe sur la commune d'Onnion (Haute-Savoie), à proximité de la route de Bogève. La plante croît en abondance sur des coteaux rocheux à sous-sol calcaire, à 1000 m d'altitude et d'exposition Sud. Elle côtoie des espèces notablement thermophiles, telles que *Quercus pubescens* Willd., *Allium sphaerocephalon* L., *Geranium*

¹Pour un tectum complet, comme celui des *Peucedanum* et espèces voisines, le sens évolutif (de complexification) est le suivant: cérébroïde → cérébro-rugulé → rugulé → striato-rugulé → strié. Les columelles évoluent de courtes et sans têtes discernables à hautes, bien individualisées avec têtes distinctes.



sanguineum L., *Vincetoxicum hirundinaria* Medicus, *Viburnum lantana* L., *Stachys recta* L., etc.; il s'agit d'une végétation de lisière thermophile, située en ourlet de bosquets dans lesquels apparaissent des espèces plus mésophiles, voire de lieux frais comme *Fagus silvatica* L., *Corylus avellana* L., *Fraxinus excelsior* L., etc., qui traduisent la présence de brusques thalwegs plus pourvus en eau et en humus. Le *P. austriacum* est exclusivement héliophile, et se répand sur les bermes de la route.

1. *Disposition et floraison des ombelles* (fig. 4).

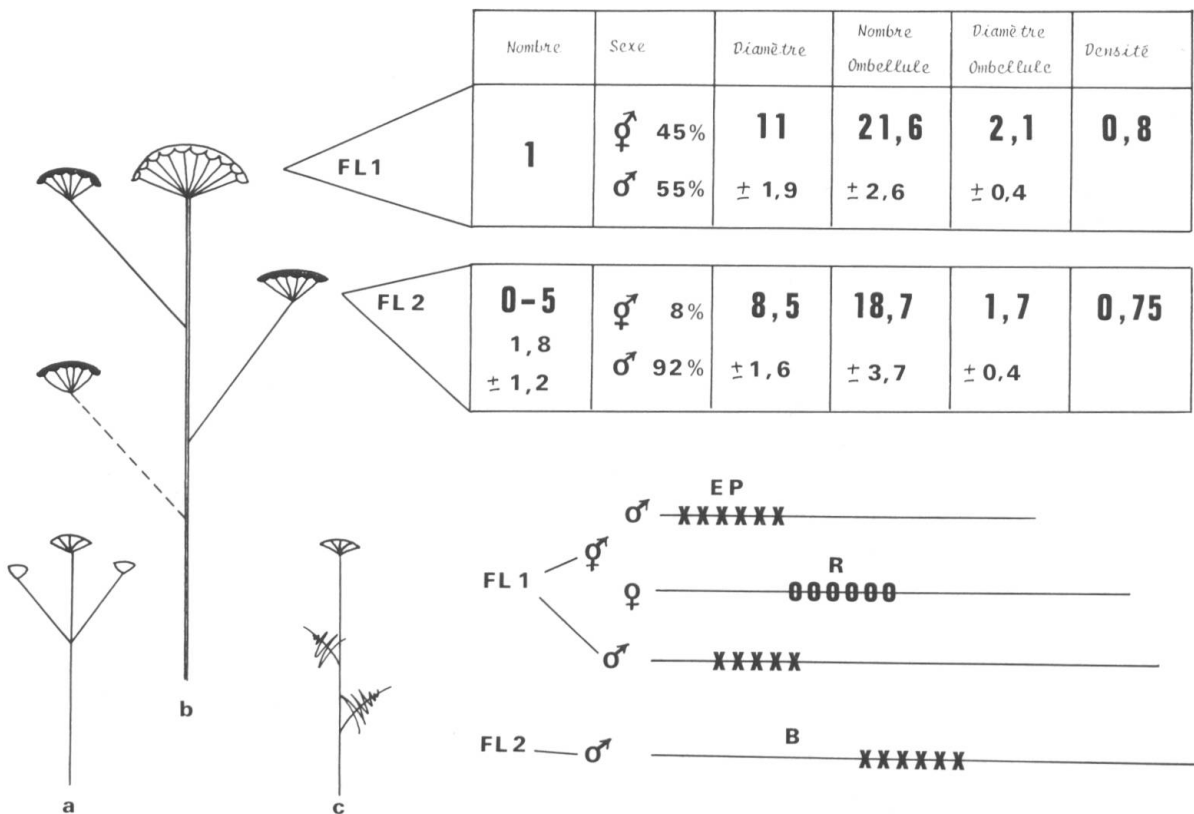


Fig. 4. — Disposition et floraison des ombelles du *Peucedanum austriacum* (Jacq.) Koch. **a**, ramification florale opposée (7%); **b**, alterne (73%); **c**, non ramifié (20%). Tableau: moyennes sur 30 mesures. **B**, bouton; **EP**, émission de pollen; **R**, réceptivité des styles. La floraison débute par l'ombelle terminale qui comporte une proportion notable de fleurs mâles. La seconde vague de floraison est faite des ombelles latérales qui sont presque totalement mâles. La plage de réceptivité des styles sur l'ombelle FL1 chevauche légèrement avec les périodes de production pollinique; l'allogamie est favorisée, mais sans exclusive: une geitonogamie peut avoir lieu tout au début ou seulement à la fin de la période femelle.

Le *P. austriacum* produit une première floraison limitée à la seule ombelle terminale. Celle-ci contient, en moyenne, 55% de fleurs mâles, le reste d'entre elles étant hermaphrodites. Plus précisément, l'investigation montre dans la population: 20% d'ombelles FL1 à forte dominante hermaphrodite, 37% à parité mâle/hermaphrodite, et 43% à forte dominante mâle. On constate donc une forte proportion de fleurs mâles dès l'ombelle FL1.

Les ombelles FL2 terminent des rameaux le plus souvent alternes (73%), rarement opposés (7%).

La floraison de l'ombelle FL1 débute par la phase mâle des fleurs hermaphrodites, qui est prolongée par celle des fleurs mâles. La réceptivité des styles intervient seulement



Photo 1. — Inflorescence de *Peucedanum austriacum* (Jacq.) Koch; l'ombelle terminale (FL1) est déjà fécondée lorsque l'émission pollinique a lieu sur les ombelles latérales (FL2). Cliché JPR.

après l'émission du pollen des fleurs hermaphrodites; elle commence par contre, légèrement avant la fin de l'émission de pollen des fleurs mâles de l'ombelle FL1; on peut donc considérer qu'il existe une étroite possibilité de geitonogamie sur l'ombelle FL1.

Les ombelles FL2 sont encore en bouton lorsque la plage de réceptivité des fleurs hermaphrodites de l'ombelle FL1 débute. Au moment où les ombelles FL2 sont en pleine émission de pollen, l'ombelle FL1 a ses stigmates réceptifs mais elle est le plus souvent déjà fécondée en raison du temps d'avance constaté pour la réceptivité (cf. photo 1). Là encore, la geitonogamie est rendue possible par le système de floraison, mais un avantage très net apparaît pour l'allogamie.

En résumé, le système de floraison du *P. austriacum* n'est pas exclusif: il favorise l'allopollen, mais la geitonogamie reste possible dans un second temps, où même, de façon limitée, par les fleurs mâles de l'ombelle FL1.

2. Phénologie de la fleur

Les stades phénologiques de la fleur du *P. austriacum* sont les mêmes que pour *I. ostruthium*. Les seules différences se situent au stade SH où les styles sont arqués et non droits.

3. Biologie florale

Dichogamie. — Les fleurs du *P. austriacum* sont nettement dichogames protandres: la phase femelle ne débute qu'après la chute des étamines: l'autogamie est évitée.

Spécialisation des ombelles. — Elle est beaucoup moins accentuée que chez *I. ostruthium*: l'ombelle FL1 est malgré tout la principale porteuse de semence (seulement 8% de fleurs hermaphrodites sur les FL2), mais elle comporte le plus souvent une majorité de fleurs mâles. L'ombelle FL2 est presque totalement mâle. On remarque l'augmentation du nombre de fleurs mâles entre ombelles FL1 et FL2.

Attractivité. — Le *P. austriacum* possède des fleurs homochromes blanches (pétales blanc pur, étamines blanches, pollen blanc, stylopode et styles blanc verdâtre), donc très voyantes. La densité des ombelles est très forte, et équivalente pour les ombelles FL1 et FL2 (respectivement 0,8/0,75). Les ombelles réalisent des disques blancs et compacts, contrastant avec le feuillage vert foncé et divisé de la plante (PROCTOR & YEO, 1973, rapportent que selon HERTZ, les feuillages divisés sont nettement plus attractifs pour les abeilles que les feuilles entières). La voyance des ombelles s'interrompt brusquement au début de la phase femelle (chute des pétales).

L'odeur des ombelles est une senteur forte de miel, parfois accompagnée d'effluves aromatiques agréables (fleurs diverses, indistinctes); elle n'est jamais désagréable.

Sécrétion du nectar et exposition du stylopode. — La sécrétion du nectar est forte au moment de l'émission du pollen, devient faible dès la chute des étamines. L'accessibilité du nectar n'est aucunement restreinte, les pétales étant étalés au moment maximum de la sécrétion.

4. Morphologie florale

Sépale. — Développé en courte pointe acuminée, parfois obtuse; longueur variable, pouvant atteindre 0,5 mm.

Pétale (fig. 5). — Grande variabilité se traduisant par un gradient morphologique étendu. Les pétales les plus différenciés (circonférentiels) se caractérisent par leur largeur (fréquemment 2 mm; moyenne du rapport largeur/longueur: $1,14 \pm 0,16$) et la percée d'une échancrure. Le lobe médian se réfléchit souvent presque jusqu'à la base du pétale qui est marquée d'un court onglet. La surface du pétale est glabre ou papilleuse.

Étamine. — Anthères dorsifixes et mobiles; étamines nettement saillantes à filet 2-3 fois plus longs que le pétale, et à déhiscence extrorse.

Stylopode (fig. 6). — De forme bombée-hémisphérique ou en cône obtus aplati (toujours plus plat et anguleux chez les fleurs mâles); marge lobée, mais faiblement, débordant sur l'ovaire parfois de façon limitée, glabre.

Styles. — Leur mode de développement est directement écartés-dressés.

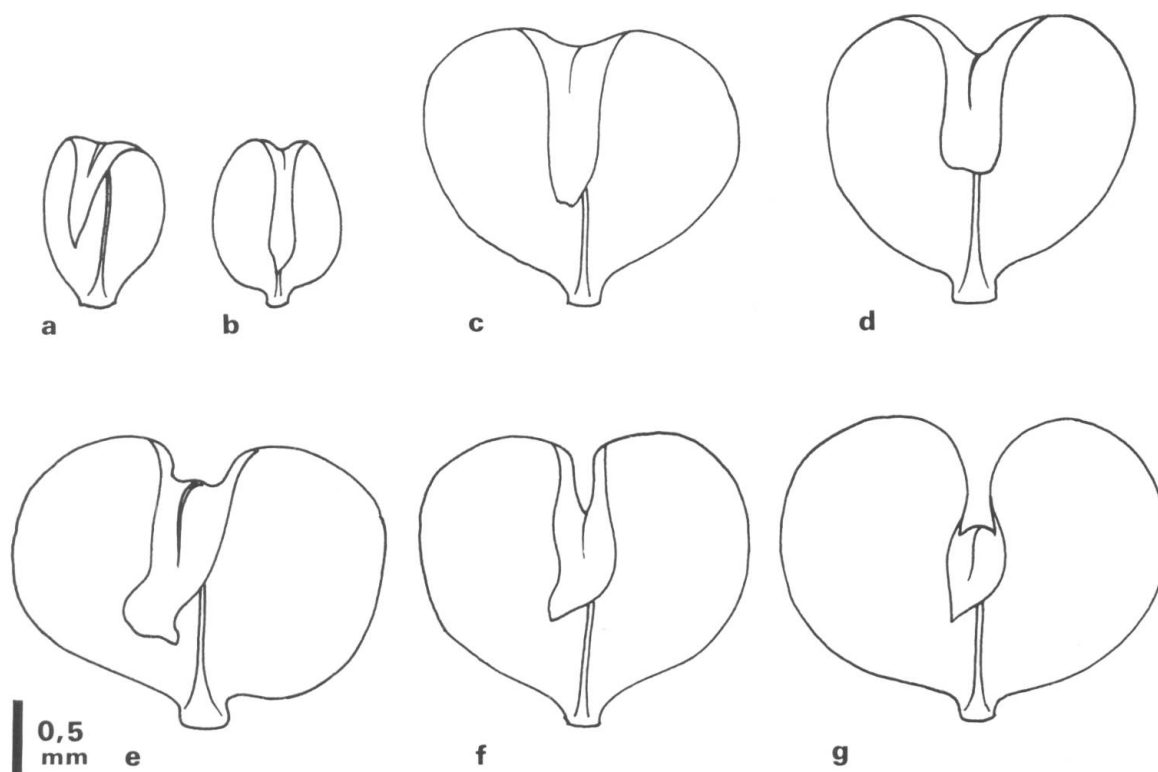


Fig. 5. — Gradient morphologique des pétales du *Peucedanum austriacum* (Jacq.) Koch.
a, b, centre des ombelles (fleurs mâles); c, d, partie moyenne des ombelles; e, f, g, périphérie des ombelles (fleurs hermaphrodites).

5. Identification au stade floral

Dans l'énumération qui suit, les différences vis-à-vis des autres *Peucedanum* de la flore française et de l'*Imperatoria ostruthium* sont indiquées à la suite du nom des espèces.

Imperatoria ostruthium L.: voir dans la description de cette espèce.

P. alsaticum L.: très nombreuses petites ombelles (souvent > 50) disposées en pyramide; fleurs homochromes jaune clair.

P. carvifolia Villars: fleurs blanc-jaunâtre; sépale peu développé; pétales enroulés à large lobe réfléchi; anthères vertes; stylopode en cône presque droit; involucre absent ou presque.

P. cervaria (L.) Lapeyr.: pétale circonférentiel aussi haut que large, à échancrure peu marquée; feuillage beaucoup moins divisé, glauque à la face inférieure et à dents spinescentes; se rencontre parfois en mélange avec *P. austriacum* dans les stations abyssales de cette dernière.

P. gallicum Latourr.: pétale circonférentiel à peine émarginé; involucre nul ou faiblement développé.

P. lancifolium Lange: fleurs blanc-verdâtre ou rosâtres; sépale à peine développé; pétale circonférentiel non échancré; anthères vertes.

P. officinale L.: fleurs homochromes jaune clair; pétale enroulé à lobe réfléchi large; stylopode en cône droit voire aigu; involucre nul ou faiblement développé.

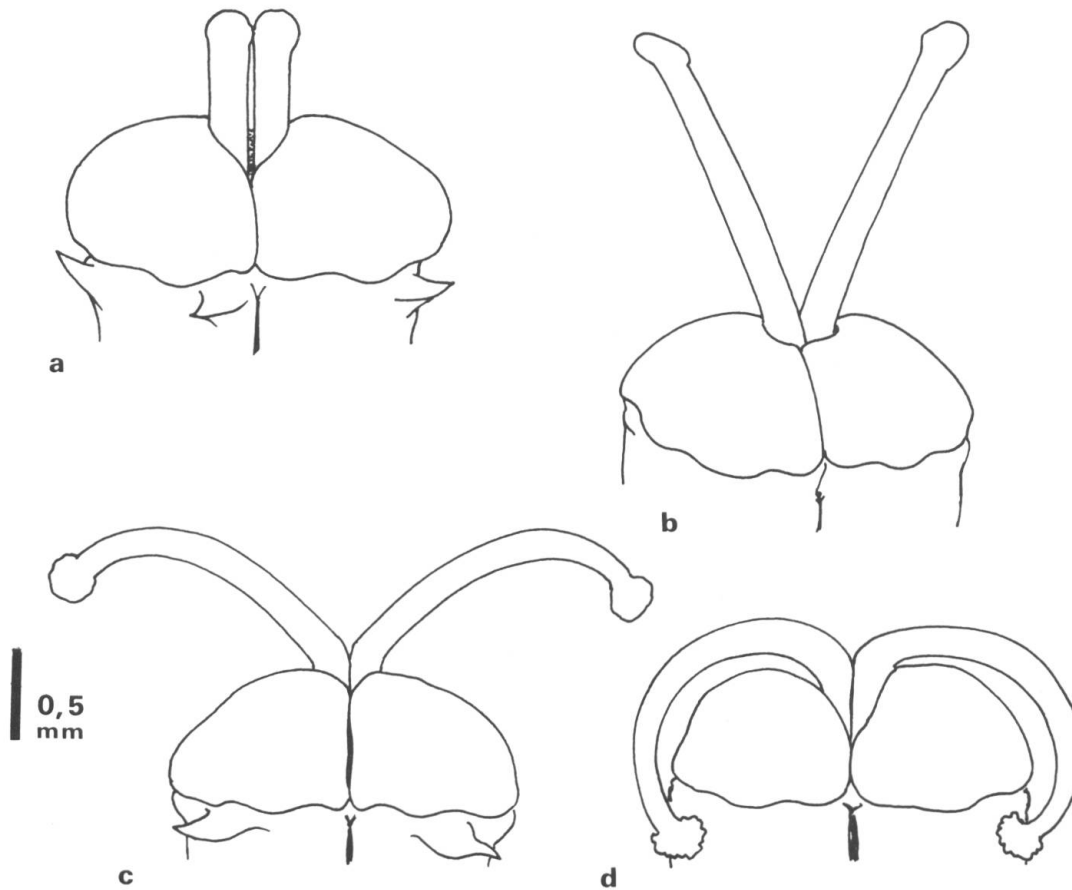


Fig. 6. — Dynamique des styles du *Peucedanum austriacum* (Jacq.) Koch.
a, au stade EP (émission de pollen); **b**, stade CP (chute pétales) stigmates réceptifs; **c**, **d**, stades successifs de la maturation du jeune fruit. Noter la variation de forme du stylopode, tantôt conique-aplati (a, b), tantôt bombé-hémisphérique (c, d).

P. oreoselinum (L.) Moench: pétale circonférentiel non échancré, à lobe réfléchi large; styles entrecroisés dans le bouton.

P. palustre (L.) Moench: pétale circonférentiel aussi haut que large, plus petit (ca. 1 mm), à échancrure peu profonde; anthères vertes; stylopode en disque plat.

P. paniculatum Loisel.: fleurs homochromes jaune clair; pétale enroulé à lobe réfléchi large; stylopode en cône aigu; involucre nul ou faiblement développé.

P. schottii Besser: sépale à peine développé; pétale circonférentiel suborbiculaire, à échancrure étroite et courte et lobe réfléchi large; involucre nul.

P. venetum (Sprengel) Koch: très nombreuses petites ombelles (souvent > 50) disposées en pyramide; pétale circonférentiel orbiculaire, à échancrure étroite et courte, et à lobe réfléchi allongé.

Pour les dessins des pétales et stylopodes, se reporter aux précédents travaux (REDURON, 1980, 1984).

6. Palynologie

Dans une précédente étude (NIGAUD, 1970), quatre échantillons en provenance de Haute-Savoie avaient été déjà analysés (Abondance, Col des Aravis, Bellevaux, Saint-Jean

d'Aulph). Les données chiffrées suivantes en avaient été dégagées (moyennes sur 100 mesures en μm : $P = 36,5$; $E = 14$ soit $P/E = 2,6$).

L'échantillon de la population étudiée présente des mensurations quasiment identiques (moyennes sur 100 mesures, ombelle terminale): $P = 36,5$; $E = 14,1$ soit $P/E = 2,59$.

De plus, l'épaisseur de l'exine aux pôles ($eP = 2$) est la même alors qu'elle diffère un peu à l'équateur ($eE = 2,75$, contre 3-3,25 auparavant).

Le contour endexinique interne est ossiforme, avec équatorialo-constriction faible, ou même inexistante.

L'endoaperture est identique: curviforme, ovale-rectangulaire, taille $4,5 \times 2$, plutôt allongée; sillons ectoaperturaires longs pouvant atteindre $30 \mu\text{m}$.

Le pollen de *P. austriacum* s'avère de taille assez importante au sein du genre *Peucedanum* dont les pollens mesurent plus fréquemment $P = 32$, $E = 13,5$, soit $P/E = 2,37$.

Observé au M.E.B., le pollen étudié est représentatif des *Peucedanum*: contour général subrectangulaire, sillons relativement longs, texture tectale homogène, faite de petites rugules; nombreuses perforations en zones polaires, zones intercolpiales à tectum tourmenté (juxtaposition d'îlots cérébroïdes).

Discussion

Biologie florale

WEBB (1981) indique que la majorité des *Umbelliferae* se caractérisent pour la biologie florale par:

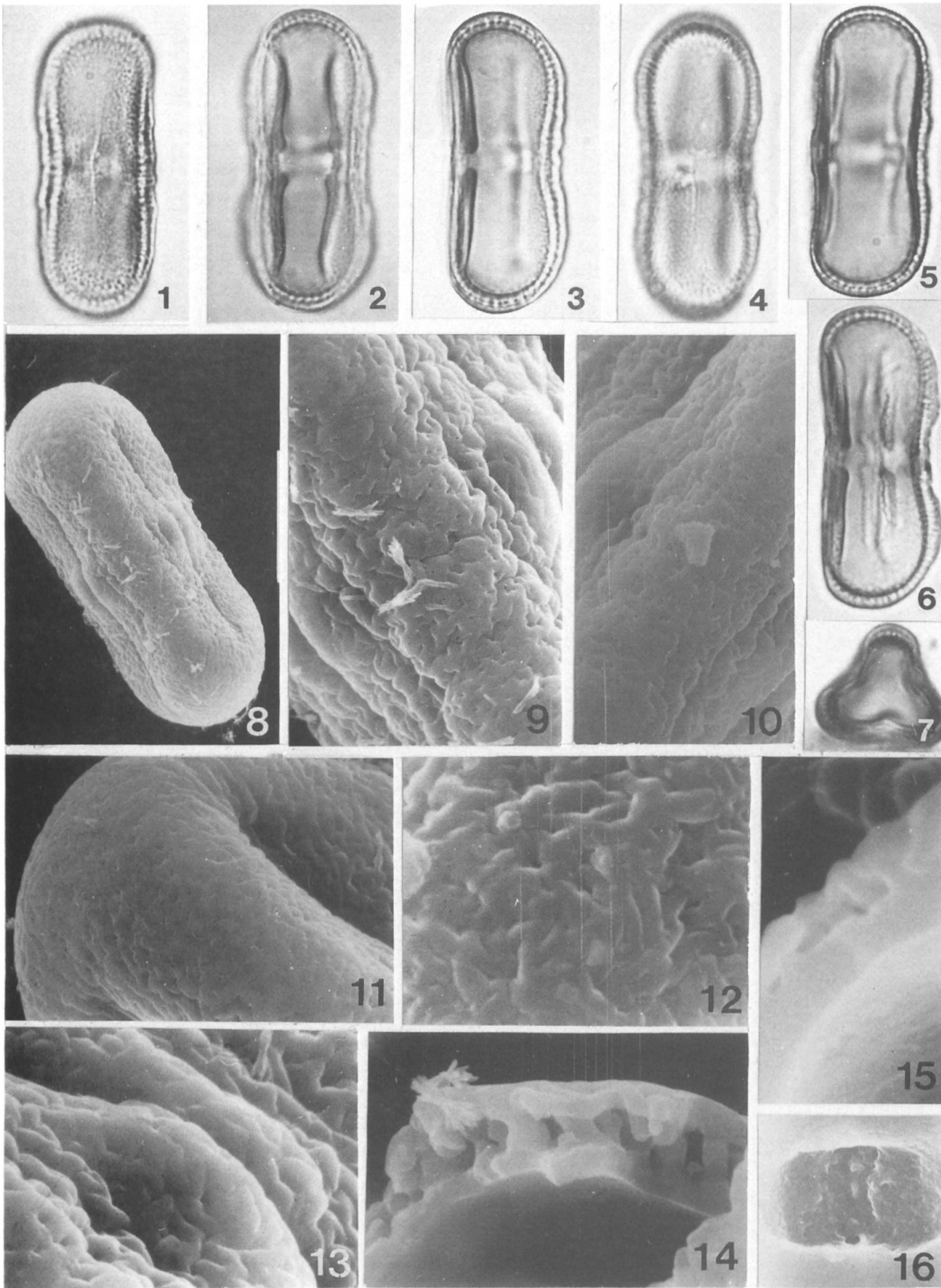
1. une andromonœcie morphologique ou fonctionnelle;
2. leur protandrie;
3. la proportion plus forte de fleurs hermaphrodites dans les ombellules périphériques et dans les premières ombelles fleuries;
4. la floraison centripète sur les ombelles;
5. l'autocompatibilité et la pollinisation par les insectes.

Comparons les deux espèces étudiées avec ces données.

1. *I. ostruthium* et *P. austriacum* sont andromonoïques sans équivoque puisqu'ils produisent deux types de fleurs hermaphrodites et mâles.

2. *Dichogamie florale*. — Les fleurs des deux espèces étudiées sont nettement protandres car leurs styles ne deviennent réceptifs qu'après la chute des étamines. Ainsi l'autofécondation stricte (de la fleur par elle-même) est-elle complètement évitée car on voit mal comment l'autopollen aurait pu se maintenir sur le pistil, les étamines étant extrorses et caduques.

Notons que parmi les espèces précédemment étudiées (REDURON, 1984), *Peucedanum alsaticum* L. et *P. schottii* Besser ex DC. sont complètement protandres; *P. venetum* (Sprengel) Koch est plus faiblement protandre tandis que *P. carvifolia* Villars s'est montré protogyne. De nouvelles investigations ont montré que la protogynie de cette dernière espèce n'était pas constante d'une année sur l'autre. LINDSEY (1982) indique qu'il est légitime de considérer les styles étendus et les stigmates bulbeux et humides comme



Pl. II. — Pollen du *Peucedanum austriacum* (Jacq.) Koch.

MPh: **1-6** ($\times 1000$): vues méridiennes montrant le contour subrectangulaire, avec constriction plus ou moins accentuée à l'équateur, l'exine différenciée en trois strates, et plus épaisse à l'équateur qu'aux pôles, les sillons ectoaperturaux et la fenêtre ectoaperturale curviforme. **7** ($\times 1000$): vue polaire montrant la symétrie d'ordre 3. MEB: **8** ($\times 1800$): grain en entier; noter les longs sillons ectoaperturaux, les bourrelets des lèvres ectoaperturales, la surface tectale homogène. **9** ($\times 5000$): détail de la région intercolpiale. **10** ($\times 10.000$): détail du voisinage d'une lèvre ectoaperturale. **11** ($\times 5000$): extrémité d'un sillon et zone polaire; noter les nombreuses perforations. **12** ($\times 10.000$): îlots cérébraux-rugulés en zone intercolpiale. **13** ($\times 5000$): bourrelet ectoapertural. **14, 15** ($\times 10.000$): stratification exinique, tectum, columelles, nexine mesurant respectivement 1/3 de l'épaisseur totale; columelles banales avec têtes coalescentes. **16** ($\times 5000$): endoaperture vue de l'intérieur, montrant le contour ovale-rectangulaire. Réalisation: Laboratoire de palynologie, cliché Laboratoire de géologie, Muséum Paris.

réceptifs. Il est possible que les stigmates bulbeux sur des styles non étendus (cas observé sur *P. carvifolia*) ne réalisent pas complètement la réceptivité de la fleur.

Les autres espèces françaises du genre *Peucedanum*, en cours d'études, (*P. oreoselinum* (L.) Moench, *P. cervaria* (L.) Lapeyr., *P. palustre* (L.) Moench, *P. officinale* L., *P. gallicum* Latourr., *P. lancifolium* Lange) sont également protandres. Autant dire que la grande majorité des *Peucedanum* de France sont protandres, alors que les espèces étudiées dans le genre *Lomatium*, équivalent nord-américain des *Peucedanum*, sont presque toutes protogynes (SCHLESSMANN, 1978, 1982). L'étude de six espèces des genres *Thapsium* et *Zizia* (LINDSEY, 1982) a conclu également à leur protogynie.

Dichogamie sur l'ombelle. — La séparation des sexes peut également être effective sur l'ombelle, bien que la floraison centripète et graduelle des ombelles aurait plutôt tendance à faire coïncider l'émission de pollen des fleurs tardives (centrales) avec la réceptivité des fleurs précoces (périphériques). WEBB (1981) estime que, même dans ce cas, l'allogamie reste favorisée par le fait que les fleurs hermaphrodites sont surtout circumférentielles, donc mieux placées pour l'arrivée du pollen extérieur. KNUTH (1908) constate pour *Chaerophyllum aromaticum* L. une concomitance entre la libération du pollen des fleurs mâles et la réceptivité des fleurs hermaphrodites sur la même ombelle. Pour *I. ostruthium*, la réceptivité tardive des styles fait qu'au contraire, toutes les fleurs ont libéré leur pollen avant ce stade: la dichogamie "ombellaire" est donc réalisée par la plante. Les *P. alsaticum* et *P. schottii* présentent aussi une dichogamie sur leurs ombelles (REDURON, 1984).

Pour ce qui est du *P. austriacum*, la dichogamie ombellaire n'est pas complète, tout comme pour *P. venetum* (REDURON, 1984). Le recoupement des phases mâle et femelle reste malgré tout très limité pour ces deux espèces.

Dichogamie inflorescentielle. — La dichogamie peut éventuellement se prolonger sur l'ensemble de l'inflorescence, donc sur toute la floraison de l'individu. Un bon exemple est trouvé avec *I. ostruthium*, puisque la réceptivité des styles s'intercale sans recoupement entre les phases σ des ombelles FL1 et FL2 respectives. La dichogamie inflorescentielle est donc complète pour cette espèce. Elle l'est aussi pour *P. alsaticum* qui la réalise de façon différente: c'est le synchronisme complet de la floraison qui permet aux phases mâle et femelle de rester séparées sur toute la plante (REDURON, 1984). Ces deux plantes montrent un comportement floral totalement orienté vers une allogamie obligatoire par l'extension du phénomène dichogamie à l'ensemble du système floral. WEBB (1981) parle à ce sujet de "dichogamie absolue" ou de "diécie temporelle". LLOYD (1980b) qui a observé une dichogamie étendue à tout le système floral pour *Conopodium majus* (Gouan) Loret (par l'absence de recoupement des phases mâle et femelle au cours de la floraison) la dénomme "protandrie synchronisée". On peut donc parler de gradation dans la dichogamie, la dichogamie florale tendant à éviter l'autogamie stricte, la dichogamie ombellaire, à éviter la geitonogamie ombellaire, la dichogamie inflorescentielle, à éviter la geitonogamie d'une ombelle à l'autre. Au-delà, se situe la diécie qui évite strictement

l'autogamie et geitonogamie. Notons encore avec LOVETT DOUST (1980b) que si les espèces étudiées sont effectivement protandres au niveau floral, elles présentent une protogynie temporaire quand les styles sont réceptifs avant une nouvelle phase mâle de la plante, par exemple au centre des ombelles ou bien sur les ombelles plus tardives.

3. La répartition des fleurs des différents types sexuels sur la plante a déjà été observée par KNUTH (1908) qui constate, chez les *Umbelliferae*, une tendance à l'augmentation des fleurs mâles au fur et à mesure des séquences de floraison. LLOYD (1980b) met en évidence un gradient de même nature pour *Conopodium majus*. LOVETT DOUST (1980b) a particulièrement étudié ces phénomènes. Il découvre un net accroissement des proportions de fleurs mâles au cours des floraisons de *Pastinaca sativa* L., *Smyrniololus atrum* L., et *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Umbelliferae* pourtant relativement éloignées à l'intérieur de la tribu des *Apioideae*. Il en déduit la production de 20% environ de fleurs hermaphrodites par ces trois espèces.

Les *I. ostruthium* et *P. austriacum* montrent très nettement cette augmentation dans la virilité des ombelles. Elle se retrouve chez les *P. carvifolia*, *P. schottii*, *P. alsaticum* et *venetum* (REDURON, 1984). On observe que pour *I. ostruthium* et *P. carvifolia*, cet accroissement est brutal puisque l'on passe d'ombelles entièrement hermaphrodites à de suivantes complètement mâles. Chez ces deux espèces, on peut parler de spécialisation sexuelle des ombelles.

Chez les espèces protogynes (SCHLESSMANN, 1978, 1982; LINDSEY, 1982), on remarque à l'inverse, une augmentation des fleurs hermaphrodites au cours de la floraison.

Pour ce qui est de la position des fleurs mâles sur les ombelles, on les trouve effectivement pour *P. austriacum* au centre des ombellules périphériques ainsi qu'au centre des ombelles; elles y sont alors réunies en ombellules totalement mâles ou presque. Pour *I. ostruthium*, il n'y a pas de mélange des types de fleurs sur l'ombelle FL1; on doit toutefois noter que les fleurs hermaphrodites restent les plus précoces comme chez *P. austriacum*.

4. La floraison des ombelles des deux espèces étudiées est centripète.

5. *I. ostruthium* et *P. austriacum* sont abondamment visités par les insectes au cours de leur floraison. Nos observations n'apportent pas de renseignements en matière d'auto-compatibilité.

Sur le plan de la biologie florale des *Umbelliferae*, nous constatons avec les espèces prises ici en compte deux stratégies sexuelles différentes:

- *une stratégie allogame (ou xénogame)* tendant à éviter scrupuleusement toute forme d'auto- ou de geitonogamie; les espèces y parviennent par la séparation à tous les niveaux des phases mâle et femelle;
- *une stratégie geitonogame* qui tend à rendre possible la fécondation par une autre fleur de la plante.

SCHLESSMANN (1982) considère la geitonogamie comme un système de rattrapage permettant la fécondation en cas d'inefficacité de la fécondation croisée. Il estime d'ailleurs que les systèmes à très forte allogamie sont plus ancestraux que ceux qui laissent place à des possibilités d'autogamie. Le *P. austriacum*, tout comme les *P. schottii* et *P. venetum* favorisent malgré tout l'allogamie parce qu'elle peut intervenir **avant** la geitonogamie, ou parce que les recouvrements des phases mâle et femelle sont très limités dans le temps. Je propose de dénommer ces espèces comme **allogeitonogames** ou allogames préférentiels.

A ce propos, il est remarquable de constater comme l'évolution met en place des solutions de contournement des systèmes préexistants: DAVIS & HEYWOOD (1963) ont déjà noté que la geitonogamie est un mécanisme répandu pour éviter la dichogamie et, par là, la fécondation croisée; la dichogamie elle-même contourne le système d'autocompatibilité. LINDSEY (1982) pense que le développement de la dichogamie est justement dû à l'absence de barrières physiologiques. Il est effectivement vraisemblable que l'ensemble du système floral des *Umbelliferae*, notamment celui des *Apioideae*, cumulant de nombreux processus biologiques (non seulement dichogamie, mais aussi étalement des floraisons, spécialisation des ombelles et des fleurs, complication et diversification des pièces florales et de l'inflorescence,...) trouve son origine dans l'autocompatibilité qui aurait induit des solutions en matière de "stratégie florale" (barrières phénologiques).

Notons ici que, prolongeant la pensée de BELL (1978) qui estime que l'ombelle constitue une unité biologique de reproduction, nous pouvons considérer que l'ensemble inflorescentiel des *Umbelliferae* réalise également une **unité biologique de reproduction**, unité composée car faite de la réunion des unités inférieures que sont les ombelles. La pensée morphologique du végétal, qui prévaut dans la systématique traditionnelle, doit ici s'enrichir d'une "lecture" biologique des formes, susceptible de nous aider à mieux comprendre les processus vitaux des espèces.

Sur le plan évolutif, il est délicat de définir si les systèmes permettant la geitonogamie en plus de l'allogamie sont archaïques ou récents; on peut en effet les considérer soit comme des systèmes incomplètement allogames, donc moins évolués que ceux-ci, ou, au contraire, dépassant et améliorant le système d'allogamie pour tendre vers un meilleur équilibre entre les deux systèmes de fécondation (SCHLESSMANN, 1982).

Sur le plan de la morphologie florale, il est clair que malgré leur variabilité (REDURON, 1984; FREY, 1985), les pétales restent porteurs d'excellents critères de distinction au stade floral (REDURON, 1977; FROEBE, 1981; SNOGERUP in DAVIS, 1972). Il est indispensable de prendre en compte les pétales les plus spécialisés, situés en général sur la circonférence des ombelles. Lors des récoltes, choisir de ce fait, les individus au début de leur anthèse car les fleurs circonférentielles étant les plus précoces, leurs pétales sont les premiers à tomber. La couleur des anthères est également très utile pour la distinction des espèces.

Plus particulièrement sur *I. ostruthium*, KNUTH (1908) rapporte qu'H. Müller écrit que le mécanisme floral de cette espèce est semblable à celui de *Gaya* (*Gaya simplex* (L.) Gaudin = *Ligusticum mutellinoides* (Crantz) Vill.). Nous ne pouvons pas nous associer à cette analogie car cette petite plante des pelouses alpines, porteuse le plus souvent d'une ombelle unique, possède une morphologie florale fort différente de l'*I. ostruthium* par ses fleurs rouges ou rose foncé, ses anthères pourpre noir, son stylode presque noir (vert-noirâtre violacé). Il est fort probable que la biologie florale du *Ligusticum mutellinoides* soit très éloignée de celle de *I. ostruthium*. En réalité, MÜLLER (1881) indique simplement une similitude entre les pétales des deux espèces, et peut-être seulement au niveau du lobe médian réfléchi, car il n'est guère que les pétales des fleurs mâles de l'*I. ostruthium* qui peuvent ressembler à ceux du *Ligusticum mutellinoides*.

Palynologie

A partir des données biométriques et du contour interne de l'endexine a été établi (NIGAUD, 1970) un type moyen du pollen des *Peucedanum*, autour duquel gravitent les pollens des différentes espèces de la flore française. Un pool "ROL — REL" (*i.e.* contour interne endexinique variant d'ossiforme à légèrement équatorialo-constricté) est fréquemment trouvé au sein d'une même espèce (NIGAUD, 1978) avec tendance plus ou moins accentuée vers l'équatorialo-constriction (ici *I. ostruthium*) ou l'ossiformie (ici

P. austriacum). Sur le plan phylogénique, l'équatorialo-constriction est considérée comme plus évoluée que l'ossiformie.

Par contre, sur le plan de la micromorphologie tectale, la rugulation est plus avancée chez *P. austriacum* que chez *I. ostruthium*.

GUYOT (1984) a étudié en phytodermologie les mêmes espèces du genre *Peucedanum*, analysant parfois les mêmes échantillons. Il a remarqué la présence simultanée de plusieurs types stomatiques sur les épidermes. Il situe le *P. austriacum* à la base d'une lignée primitive (petits stomates) et place l'*I. ostruthium* à la naissance d'une ramification (gros stomates) plus évoluée.

Il est donc difficile de positionner les deux espèces étudiées ici, car elles possèdent tour à tour des caractères primitifs et évolués. Il faut toutefois remarquer que l'évolution de leur pollen est, somme toute, très modérée, fait à relier peut-être avec leur orophilie.

Conclusion

L'observation méthodique des populations naturelles d'*Umbelliferae* pendant leur floraison permet de mettre en évidence de nombreux caractères diagnostiques au stade floral; ceux-ci pourront être intégrés dans les clés de détermination des ouvrages de terrain ou d'identification. Ces études contribuent aussi à la connaissance de la biologie florale des espèces dans les conditions naturelles ce qui est utile pour une meilleure taxonomie et renseigne sur les voies évolutives de la famille. Beaucoup d'*Apioideae* restent encore méconnues sur ce plan, et il serait souhaitable de poursuivre, de compléter ces travaux pour le genre *Peucedanum* sensu lato, et notamment de rechercher des espèces protandres parmi les *Lomatium* tout comme des espèces effectivement protogynes au sein des *Peucedanum* eurasiens.

L'analyse palynologique démontre d'ailleurs le besoin de revoir entièrement le vaste genre *Peucedanum*, de manière à créer des regroupements plus homogènes, permettant des comparaisons biologiques et évolutives plus précises.

Au-delà, l'essentiel de ces observations réside peut-être dans le fait que les stratégies florales des *Umbelliferae* emploient tout un "arsenal" de procédés biologiques, parfois antagonistes dans leurs fonctions (autocompatibilité/dichogamie — allogamie/geitonogamie — hermaphroditisme/monœcie, ...), ce qui montre que les caractères de nature opposée, intimement associés et synchronisés au cours de la vie du végétal, peuvent conduire à des systèmes biologiques tout-à-fait cohérents sur le plan reproductif. Cela démontre aussi la continuelle progression de l'évolution puisqu'à peine un schéma évolutif vient à s'accomplir qu'une autre direction commence-t-elle à poindre pour perfectionner l'adéquation au milieu ambiant.

REMERCIEMENTS

Pour leurs précieux conseils, les moyens mis à leur disposition, leur aide efficace, les auteurs remercient vivement: Madame M.-Th. Cerceau-Larrival, Directeur de recherche au CNRS, Monsieur M. Hideux, Chargé de recherche au CNRS ainsi que tous les techniciens du Laboratoire de palynologie et Monsieur R. Lafitte du Laboratoire de géologie, Paris; Monsieur le Professeur Ph. Morat ainsi que les membres du Laboratoire de phanérogamie, Paris; Messieurs M. Farille, Jardin botanique alpin et station d'écologie végétale, Samoëns et P. Perret, rédacteur de *Saussurea*, Genève.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAUMANN, E. (1978). Phorinae (Phoridae/Diptera; Rennfliegen) als Blütenbesucher auf Doldengewächsen (Umbelliferae). *Pl. Syst. Evol.* 130: 43-52.
- BELL, C. R. (1971). Breeding systems and floral biology of the Umbelliferae. *In: HEYWOOD, V. H. (ed.), The biology and chemistry of the Umbelliferae. Bot. J. Linn. Soc. (Suppl. 1)* 64: 93-107.
- BELL, C. R. & A. H. LINDSEY (1978). The umbel as a reproductive unit in the Apiaceae. *Actes 2^e Symposium Internat. Umbelliferae Perpignan 1977*: 739-747.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th. (1959). Clé de détermination d'Ombellifères de France et d'Afrique du Nord d'après leur grains de pollen. *Pollen & Spores* 1(2): 145-190.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th. (1962). Plantules et pollens d'Ombellifères. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat. (Paris), Sér. B*, 14: 1-164.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th. (1971). Morphologie pollinique et corrélations phylogénétiques chez les Ombellifères. *In: HEYWOOD, V. H. (ed.), The biology and chemistry of the Umbelliferae. Bot. J. Linn. Soc. (Suppl. 1)* 64: 109-156.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., M. HIDEUX, L. MARCEAU & F. ROLAND (1970). Cassure du pollen par les ultrasons pour l'étude structurale de l'exine au MEB. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. (Paris), Sér. D*, 270: 66-69.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., F. ROLAND-HEYDACKER & C. CARATINI (1975). Structure et terminologie de la paroi sporopollinique. *Bull. Soc. Bot. France (Colloque de palynologie)* 122: 8-176.
- CHALLE, J. (1983). *Signification fonctionnelle des caractères de l'appareil reproducteur et du pollen chez Tordylium apulum L. (Umbelliferae)*. Thèse Univ. Paris 6, 116 pp.
- CONSTANCE, L. (1971). History of the classification of Umbelliferae (Apiaceae). *In: HEYWOOD, V. H. (ed.), The biology and chemistry of the Umbelliferae. Bot. J. Linn. Soc. (Suppl. 1)* 64: 1-11.
- DAVIS, P. H. & V. H. HEYWOOD (1963). *Principles of angiosperm taxonomy*. Edinburgh.
- EISIKOWITCH, D. (1980). The role of dark flowers in the pollination of certain Umbelliferae. *J. Nat. Hist.* 14: 737-742.
- ERDTMAN, G. (1952). *Pollen morphology and plant taxonomy*. Uppsala, 539 pp.
- FREY, R. (1985). *Peucedanum palustre (L.) Moench & P. cervaria (L.) Lapeyr.* Diplomarbeit Philos. Fakultät Zürich, 62 pp.
- FROEBE, H. A. (1964). Die Blütenstände der Saniculoideen (Umbelliferae). *Beitr. Biol. Pflanzen* 40: 325-388.
- FROEBE, H. A. (1971). Inflorescence structure and evolution in Umbelliferae. *In: HEYWOOD, V. H. (ed.), The biology and chemistry of the Umbelliferae. Bot. J. Linn. Soc. (Suppl. 1)* 64: 157-176.
- FROEBE, H. A. (1979). Die Infloreszenzen der Hydrocotyloideen (Apiaceae). *Trop. & Subtrop. Pflanzenwelt* 29: 501-679.
- FROEBE, H. A. (1980). Randmusterbildung und Synorganisation bei strahlenden Apiaceendolden. *Pl. Syst. Evol.* 133(3-4): 223-237.
- FROEBE, H. A., G. ADOLF & Ch. JAHNKE (1981). Das lobulum inflexum — ein vernachlässigtes Merkmal der Apiaceen-Blüten. *Beitr. Biol. Pflanzen* 56: 243-274.
- GRACE, J. & M. NELSON (1981). Insects and their pollen leads at a hybrid *Heracleum* site. *New Phytol.* 87: 413-423.

- GUYOT, M. (1966). Les stomates des Ombellifères. *Bull. Soc. Bot. France* 113(5-6): 244-273.
- GUYOT, M. (1984). Les types stomatiques dans les espèces françaises du genre *Peucedanum* L. (Ombellifères). *Rev. Cytol. Biol. Vég. (Paris)* 7: 17-30.
- HIDEUX, M. (1972). Techniques d'étude du pollen au M.E.B.: effets comparés des différents traitements physico-chimiques. *Micron* 3: 1-31.
- KNUTH, P. (1906-1909). *Handbook of flower pollination*. Oxford, 3 vols.
- KUZNETSOVA, T. V. (1980). The peculiarities of inflorescence structure in species of *Anthriscus* Pers. (Umbelliferae). *Biol. Nauki (Moskow)* 6(198): 62-67.
- LINDSEY, A. H. (1982). Floral phenology patterns and breeding systems in *Thapsium* and *Zizia* (Apiaceae). *Syst. Bot.* 7(1): 1-12.
- LLOYD, D. G. (1980a). Sexual strategies in plants. I. *New Phytol.* 86: 69-79.
- LLOYD, D. G. (1980b). The distribution of gender in four angiosperm species illustrating two evolutionary pathway to dioecy. *Evolution* 43(1): 123-134.
- LLOYD, D. G., R. B. PRIMACK & C. J. WEBB (1980). Sexual strategies in plants. II. *New Phytol.* 86: 81-92.
- LOVETT DOUST, J. (1980a). A comparative study of life history and resource allocation in selected Umbelliferae. *Biol. J. Linn. Soc.* 13: 139-154.
- LOVETT DOUST, J. (1980b). Floral sex ratios in andromonœcious Umbelliferae. *New Phytol.* 85: 265-273.
- LOVETT DOUST, J. & J. L. HARPER (1980). The resource costs of gender and material support in an andromonœcious Umbellifer, *Smyrnium olusatrum* L. *New Phytol.* 85: 251-264.
- MAGIN, N. (1978). Blütenmorphologische Untersuchungen an *Actinotus* Lab. (Hydrocotyloideae). *Actes 2^e Symposium Internat. Umbelliferae Perpignan 1977*: 749-764.
- MORISON, R. (1672). *Plantarum umbelliferarum distributio nova*. Oxford, 91 pp.
- MÜLLER, H. (1873). *Die Befruchtung der Blumen durch Insekten*. Leipzig, 478 pp.
- MÜLLER, H. (1881). *Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten*. Leipzig, 611 pp.
- NIGAUD, M. (1970). *Contribution palynologique à l'étude du genre Peucedanum L. (Umbelliferae)*. D.E.S., Fac. Sci. Paris, 182 pp.
- NIGAUD, M. (1975). Micrographie de détail de la paroi pollinique chez le genre *Peucedanum* L. (Umbelliferae). *Bull. Soc. Bot. France (Colloque de palynologie)* 122: 121-124.
- NIGAUD, M. (1978). Contribution palynologique à l'étude de l'espèce *Peucedanum palustre* Moench (Umbelliferae). *Actes 2^e Symposium Internat. Umbelliferae Perpignan 1977*: 231-241.
- NIGAUD, M. (1980). Relations entre la structure exinique, la morphologie tectale du pollen, les conditions climatiques et écologiques chez certaines espèces du genre *Peucedanum* L. (Umbelliferae). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. (Paris), Sér. 2, Sect. B, 3*: 263-277.
- REDURON, J.-P. (1978). Contribution à l'étude morphologique du pétale chez les Ombellifères. *Actes 2^e Symposium Internat. Umbelliferae Perpignan 1977*: 121-132.
- REDURON, J.-P. (1980). La morphologie des espèces françaises de *Peucedanum* (Umbelliferae) en liaison avec leur écologie et leur palynologie. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. (Paris), Sér. 4, Sect. B, 2(3)*: 279-292.
- REDURON, J.-P. (1984). Biologie florale de quatre espèces de *Peucedanum* (Umbelliferae) de la flore française. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. (Paris), Sér. 4, 6(2)*: 119-145.
- SCHLESSMANN, M. A. (1978). Systematics and reproductive biology of *Lomatium farinosum* (Geyer ex Hooker) Coulter & Rose (Umbelliferae). *Madroño* 25(1): 1-9.
- SCHLESSMANN, M. A. (1982). Expression of andromonœcie and pollination of tuberous *Lomatium*s (Umbelliferae). *Syst. Bot.* 7(2): 134-149.
- SNOGERUP, S. (1972). *Bupleurum*. In: DAVIS, P. H., *Flora of Turkey*, vol. 4. Edinburgh.

- THEOBALD, W. L. (1966). The *Lomatium dasycarpum*-*mohavense*-*foeniculaceum* complex (Umbelliferae). *Brittonia* 18: 1-18.
- WEBB, C. J. (1981). Andromonœcism, protandry, and sexual selection in Umbelliferae. *New Zealand J. Bot.* 19: 335-338.

