

# Morphologie et palynologie des Annonacées africaines: interrelations phylogéniques

A. LE THOMAS\*

## RÉSUMÉ

La taxonomie n'est pas seulement un système de classification pratique, mais aussi une science de synthèse qui tente de schématiser les étapes possibles suivies par l'évolution d'un groupe. Elle cherche donc à recréer et expliquer la dynamique de l'évolution des végétaux à partir de l'analyse de l'ensemble de leurs caractères et des relations qui existent entre eux.

Ainsi, elle ne peut que bénéficier de la naissance ou du développement de toutes les disciplines qui analysent de nouveaux composants végétaux ou les étudient dans le temps ou dans l'espace. A ce double titre, la Palynologie a pris un essor considérable en taxonomie, apportant de nouveaux caractères morphologiques dont la comparaison peut se faire avec de nombreux témoins fossiles.

Dans la famille des Annonacées, dont chacun s'accorde à reconnaître l'aspect artificiel des différentes classifications, l'étude du pollen a permis de montrer que l'évolution s'exprime en séries morphologiques continues dans des lignées parallèles. Les corrélations établies avec d'autres caractères morphologiques mettent alors en lumière certains phénomènes d'évolution parallèle dans la famille qui tendent à montrer que la fleur des Annonacées est une structure en voie de réduction, et contribuent à une meilleure connaissance des affinités entre les taxons génériques et de leurs niveaux évolutifs respectifs.

## ABSTRACT

### MORPHOLOGY AND PALYNOLOGY OF THE AFRICAN ANNONACEAE: PHYLOGENETIC INTER-RELATIONS

*Taxonomy is not only the practice of plant classification, but also a science of synthesis attempting to outline the possible stages followed by the evolution of a group. It attempts, therefore, to re-create and to explain the dynamics of the evolution of plants through the analysis of all their characters and of the relationships existing between them.*

*Consequently, it can only benefit from the birth or development of all disciplines that analyse fresh aspects of plants or study them in time and space. For these reasons, palynology has developed considerably within taxonomy, revealing new morphological characters that permit a comparison with many fossil examples.*

*In the family Annonaceae, of which the different classifications are admittedly artificial, pollen studies have shown that evolution is expressed in continuous morphological series along parallel lines. The established correlations with other morphological characters throw some light on certain phenomena of parallel evolution within the family, showing that the flower of the Annonaceae is in the process of reduction and the correlations contribute to a better knowledge of the affinities between generic taxa and their respective evolutionary levels.*

## INTRODUCTION

La taxonomie végétale est une science de synthèse qui tente de schématiser les étapes de l'évolution des plantes. Elle cherche donc à recréer et expliquer la dynamique de l'évolution des végétaux à partir de l'analyse de l'ensemble de leurs caractères et des relations qui existent entre eux. Ainsi, elle ne peut que bénéficier de la naissance ou du développement de toutes les disciplines qui analysent de nouveaux composants végétaux ou les étudient dans le temps ou dans l'espace. A ce double titre, la Palynologie a pris un essor considérable en taxonomie apportant de nouveaux caractères morphologiques dont la comparaison peut se faire avec de nombreux témoins fossiles.

L'étude du pollen aide donc à répondre aux questions fondamentales du taxonomiste: l'origine des formes, leurs affinités et leurs rapports phylogéniques. C'est ainsi que, chez les Annonacées, les caractères polliniques permettent de mieux illustrer les interrelations phylogéniques des autres caractères morphologiques de la famille.

## LES FAITS PALYNOLOGIQUES

La morphologie pollinique des Annonacées africaines (Fig. 1) permet de dégager trois grands types de pollens (Le Thomas, 1981):

- un type simple, sulqué distal, très hétéropolaire,
- un type simple inaperturé,
- un type en tétrade acalymée, subcarrée plane, rhomboïdale ou tétrahédrique; des polyades existent également dans le genre *Xylopia*.

L'étude de l'ultrastructure des parois polliniques a conduit à mettre en évidence une dissymétrie comparable dans la répartition de l'exine des pollens simples sulqués (*Ambavia*), inaperturés (*Isolona*) ou en tétrades (*Asteranthe*), ce qui permet de montrer que la modification de l'exine à la face proximale des pollens en tétrades ne peut être morphologiquement interprétée comme une aperture. Les pollens composés sont donc de type inaperturé, ce qui entraîne déjà vers une première conclusion dans l'évolution du pollen des Annonacées. En effet, le type sulqué hétéropolaire étant actuellement considéré par l'ensemble des palynologues comme le plus primitif des Angiospermes (Walker & Doyle,

\* Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E., 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

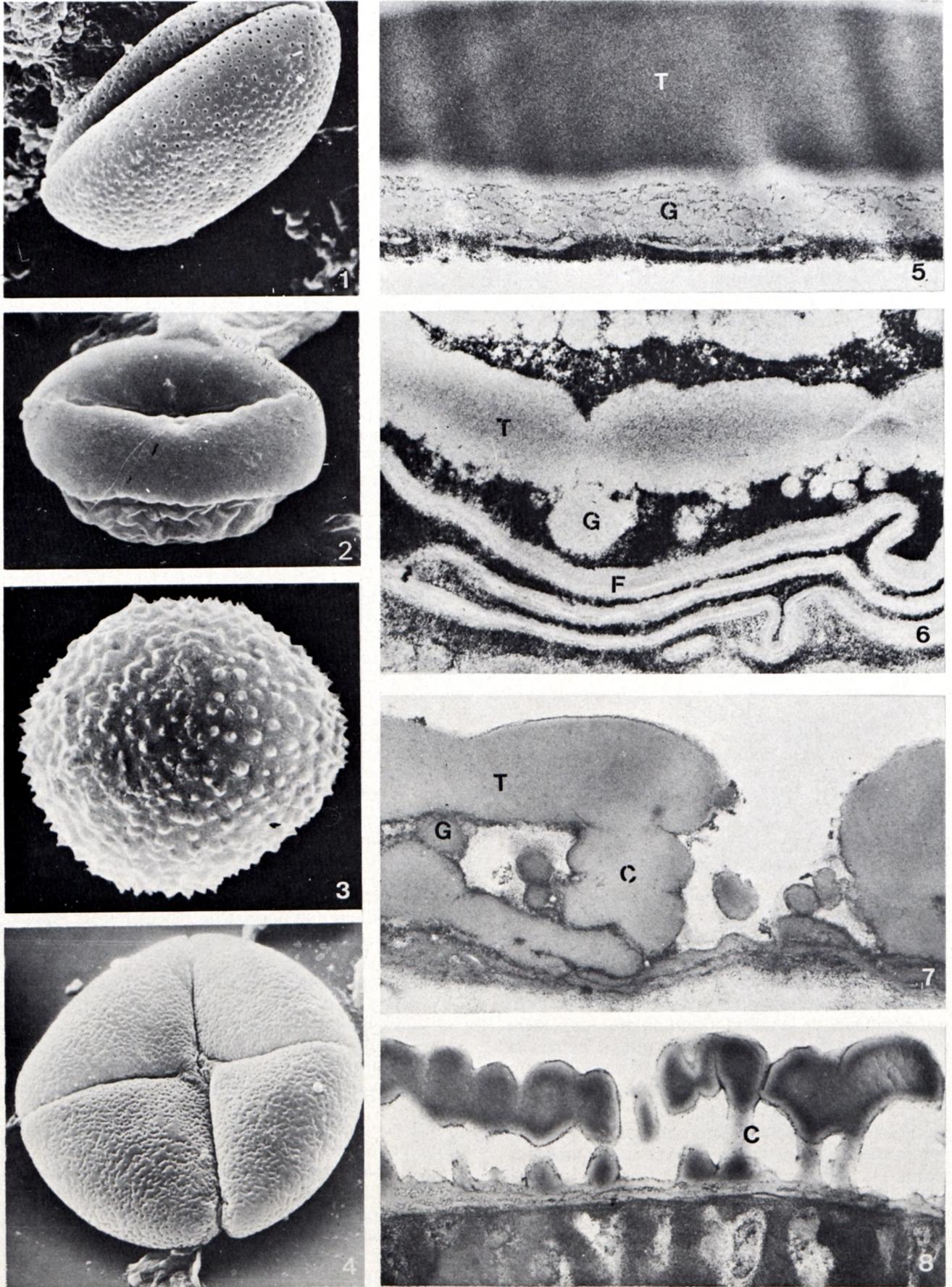


FIG. 1.—Types morphologiques du pollen des Annonaceae. 1, hétéropolaire sulqué distal, *Polyalthia capuronii*,  $\times 1\ 500$  (MEB); 2, conique, sulqué distal, *Ambavia gerrardii*,  $\times 2\ 300$ ; 3, sphérique inaperturé  $\times 3\ 700$ ; tétrade inaperturée subcarrée plane, *Uvariastrum pierreanum*,  $\times 900$ ; 4, types de structures exiniques; 5, structure infratectale grenue peu différenciée sans couche basale (foot-layer), *Lettowianthus stellatus*,  $\times 35\ 000$ ; 6, structure grenue à couche basale feuilletée lamellaire, *Uvaria klaineana*,  $\times 50\ 000$ ; 7, structure mixte, columelles constituées par la soudure de gros grains et grains isolés, couche basale feuilletée lamellaire, *Mischogyne elliotianum*,  $\times 40\ 000$ ; 8, structure columellaire à couche basale feuilletée, *Artabotrys thomsonii*,  $\times 15\ 000$ . (MET, B. Lugardon, Lab. Biol. Végétale, Toulouse.)

1975), il n'a pu évoluer dans cette famille que vers une perte générale de l'aperture.

Si d'autre part, on examine la structure de l'exine, on peut également y reconnaître trois grands types (Le Thomas, 1981):

- des exines à structure infratectale grenue (Van Campo *et al.*, 1973),
- des exines à structure infratectale columellaire,
- des exines à structure infratectale intermédiaire ou mixte.

Etant associés à des types d'ornementation très variés et représentés dans les différents types morphologiques polliniques, aucun de ces types d'exine ne peut être retenu comme caractère taxonomique.

Dans le genre *Polyalthia*, par exemple, le type pollinique sulqué est conservé alors que la structure de l'exine montre un échantillonnage presque complet de celle que l'on observe dans l'ensemble de la famille. Séparer la structure grenue de la structure columellaire aurait pu tenter certains palynologues non systématiciens, et cela aurait conduit à scinder le genre *Polyalthia* (Fig. 2) de façon tout-à-fait artificielle, alors qu'il est par ailleurs très homogène. Au contraire, cette série structurale continue permet de montrer que le grain, même à l'état peu différencié, est l'homologue de la columelle.

Mais, pour comprendre l'enchaînement de ces structures exiniques, et pouvoir leur donner une signification taxonomique, il est nécessaire de déterminer le sens évolutif de cette série. C'est alors qu'interviennent les interrelations morphologiques et palynologiques.

S'il est difficile de s'appuyer sur les grandes coupures taxonomiques de la famille, en raison de leur caractère souvent très artificiel (Fries, 1958; Le Thomas, 1969), on ne peut cependant manquer d'observer dans certains caractères morphologiques une tendance évolutive très nette dont la comparaison avec le pollen devient particulièrement intéressante.

#### CORRÉLATIONS MORPHOLOGIQUES ET PALYNOLOGIQUES

1. L'étape évolutive la plus spectaculaire chez les Annonacées est, sans conteste, le passage d'un gynécée apocarpe à un ovaire uniloculaire à placentation pariétale, se développant en un véritable syncarpe uniloculaire. Ce cas n'existe que dans les deux genres africains: *Isolona* et *Monodora*, chez lesquels le pollen est toujours inaperturé, simple ou en tétrade. La structure de l'exine est de type mixte ou intermédiaire, avec toujours une couche basale feuilletée lamellaire, parfois même organisée, c'est-à-dire massive dans sa partie supérieure. Elle n'est jamais de type grenu peu différencié et dépourvu de couche basale, comme chez *Polyalthia stuhlmannii* par exemple. Dans le cas de ces deux genres, particulièrement évolués sur le plan de la morphologie florale, il semble donc que l'évolution du pollen s'accompagnerait de la perte de l'aperture et de l'acquisition d'une structure exinique intermédiaire ou mixte avec trois couches.

2. Une autre tendance évolutive très nette s'observe également dans la réduction des cycles de la corolle. A partir du type classique à deux cycles alternes de trois pétales égaux (*Uvaria*), on remarque que trois genres seulement ne possèdent plus qu'un seul cycle. Ce sont encore trois genres africains. Les nombreux stades intermédiaires présents dans d'autres genres permettent de montrer que les *Enantia* ont perdu leur cycle externe, les *Dennettia* leur cycle interne, et les *Uvariopsis* un pétale de chaque cycle, les pétales étant soudés en un seul cycle. A ces trois genres, chez lesquels la réduction de la corolle est totalement réalisée, correspondent des pollens dont la structure exinique est soit grenue-columellaire chez *Uvariopsis*, soit vraiment columellaire chez *Enantia* et *Dennettia*, quelque soit le type pollinique, simple sulqué ou composé inaperturé. Autrement dit, on constate encore dans ce cas, qu'à un niveau floral avancé, correspond dans le pollen une structure exinique de type intermédiaire ou columellaire, mais jamais grenue. La structure columellaire apparaît donc là aussi comme une structure dérivée.

Par analogie, il devient donc possible d'orienter la série structurale du pollen de *Polyalthia* vers une acquisition de la columelle à partir d'une structure grenue peu différenciée (*P. stuhlmannii*), cette acquisition s'accompagnant d'un ensemble de modifications de l'exine dans les différentes couches, et non nécessairement liées à un changement de type pollinique.

Cette série structurale devient en quelque sorte l'indicateur évolutif fondamental de la famille puisqu'on la retrouve pratiquement à tous les niveaux, exprimée soit par une seule étape, soit par des séquences de différenciation réduites à quelques étapes. Des séries comparables ont été récemment trouvées par Doyle *et al.* (1979) dans les pollens monosulqués d'Angiospermes du Crétacé inférieur gabonais, apportant ainsi des éléments paléobotaniques susceptibles de soutenir cette interprétation phylogénique du pollen des Annonacées.

#### SÉRIES PHYLOGÉNIQUES DU POLLEN

L'étude morphologique et structurale du pollen des Annonacées conduit donc à définir les deux grand axes de l'évolution: 1, la perte de l'aperture avec l'acquisition d'un type inaperturé simple, puis composé; 2, la différenciation de l'exine vers une structure columellaire à partir d'une structure grenue très peu différenciée.

Il devient alors possible de cerner avec précision le type pollinique de base de la famille: hétéropolaire, sulqué, à tectum épais continu, microperforé, et structure exinique grenue très peu différenciée (Fig. 3), dépourvue de couche basale, tel que celui du genre *Piptostigma* (Le Thomas & Lugardon, 1974), et seulement connu par ailleurs chez les Dégenériacées (Walker & Skvarla, 1975).

A partir de ce type, les tendances majeures de l'évolution du pollen se manifestent suivant quatre séries parallèles qui soulignent des niveaux évolutifs différents pour des formes ou des structures identiques.

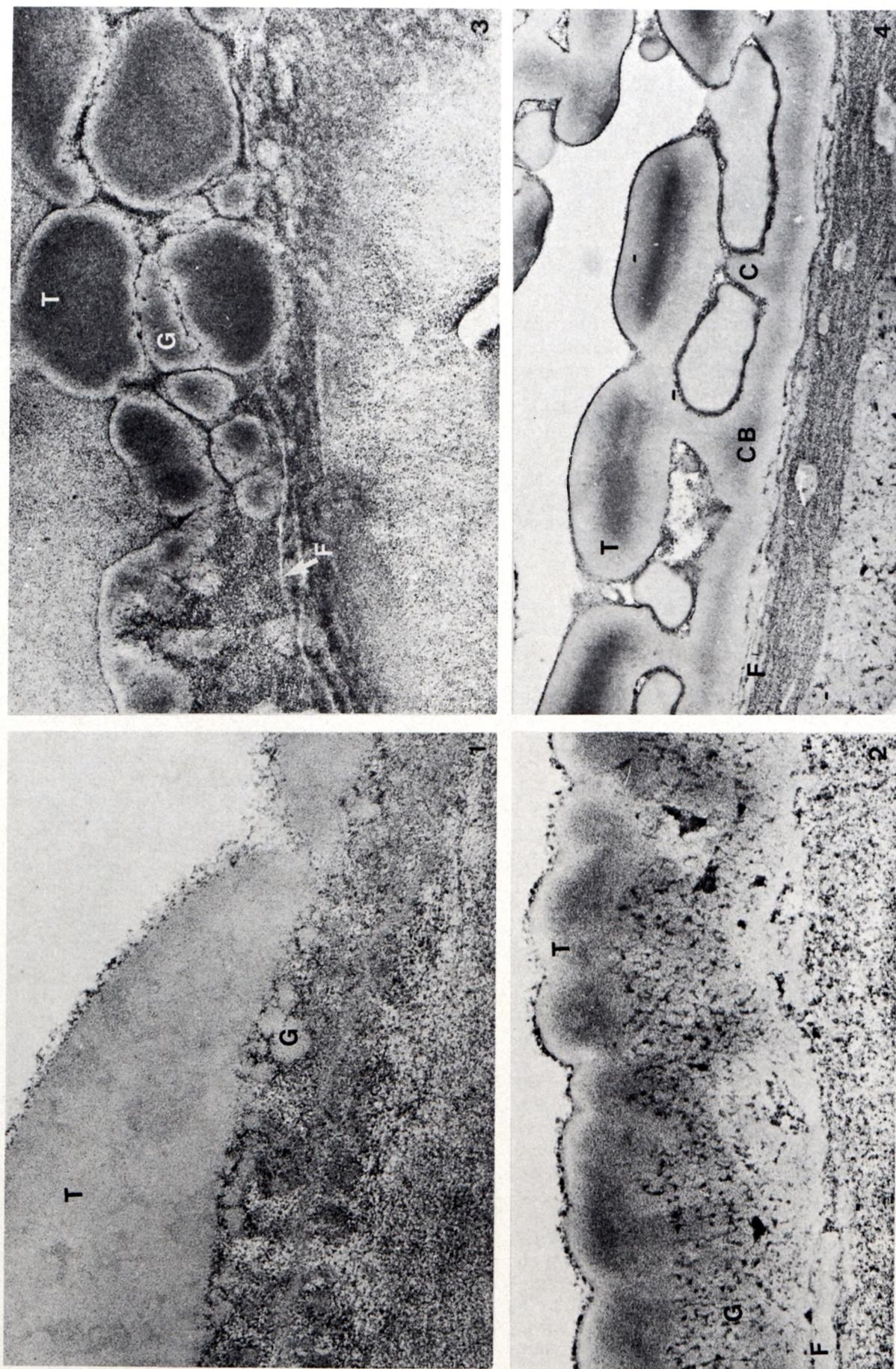


FIG. 2.—Série des structures exiniques du pollen de *Polyalthia*. 1, *P. stuhlmannii*, × 75 000, exine à 2 couches, tectum et couche grenue peu différenciée; 2, *P. suaveolens*, × 50 000, 3 couches, tectum, couche grenue peu différenciée et feuillets (F); 3, *P. longifolia*, × 40 000, 3 couches, tectum verruqueux, couche grenue à grains superposés et feuillets lamellaires; 4, *P. capuronii*, × 24 000, 3 couches, tectum perforé, columelles et couche basale presque entièrement massive. (MET, B. Lugardon, Lab. Biol. Végétale, Toulouse.)

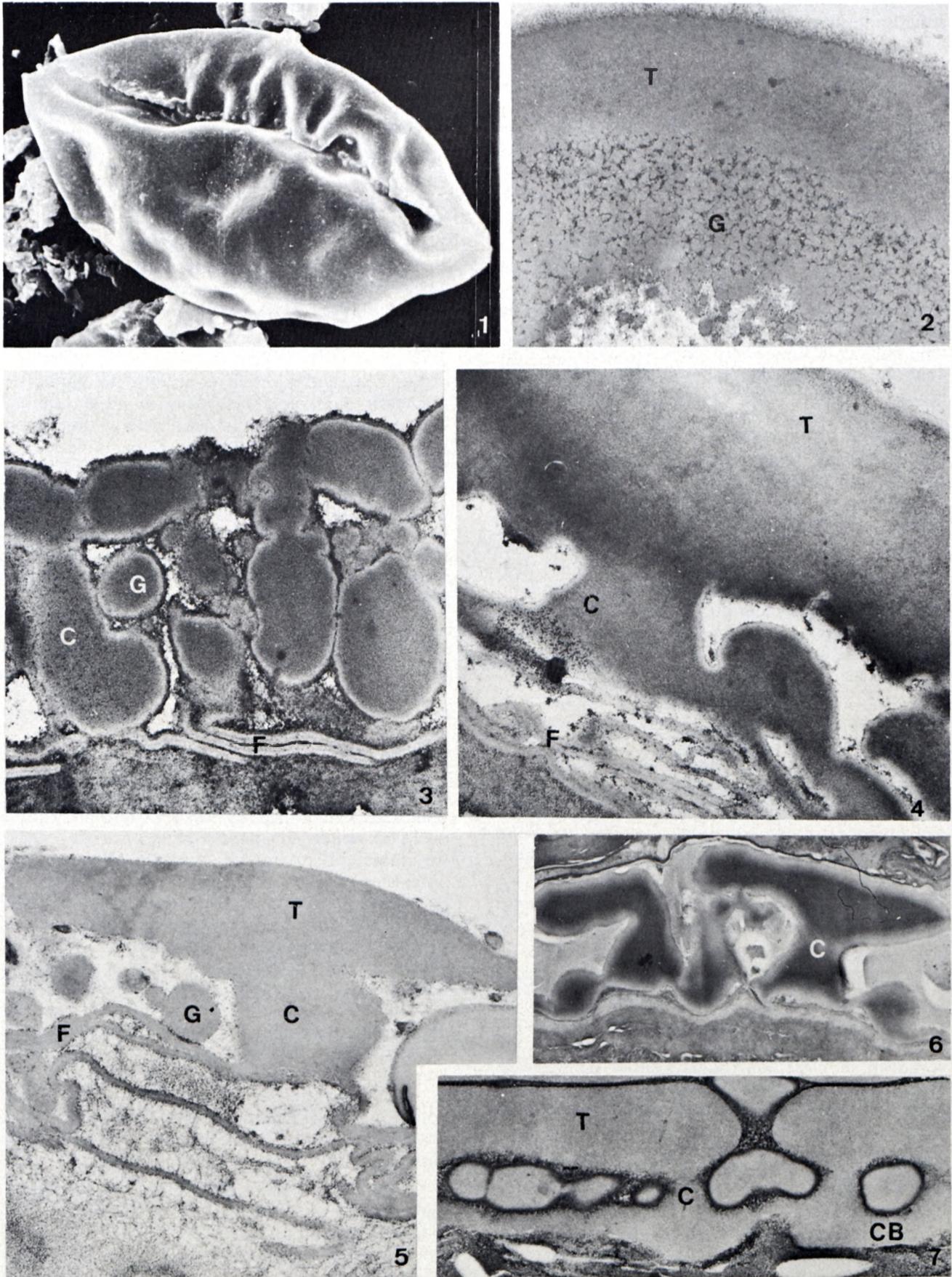


FIG. 3.—1 & 2, *Piptostigma calophyllum*, type pollinique le plus primitif chez les Annonaceae: 1, pollen au MEB,  $\times 2\ 000$ ; 2, structure de l'exine, pas d'endexine, deux couches, tectum lisse microperforé, et couche grenue très peu différenciée,  $\times 75\ 000$ . 3, *Isolona hexaloba*, structure mixte de l'exine, columelles et grains, couche basale feuilletée lamellaire,  $\times 50\ 000$ . 4, *Monodora myristica*, structure columellaire avec couche basale feuilletée,  $\times 35\ 000$ . 5, *Uvariopsis congolana*, structure mixte, columelles et grains, et couche basale feuilletée,  $\times 25\ 000$ . 6, *Dennettia tripetala*, structure columellaire avec couche basale feuilletée,  $\times 15\ 000$ . 7, *Enantia chlorantha*, structure columellaire avec couche basale massive,  $\times 35\ 000$ . (MET, B. Lugardon, Lab. Biol. Végétale, Toulouse.)

1. Dans deux de ces séries, l'exine conserve une structure primitive, infratectale grenue, sans couche basale feuilletée lamellaire: la première, ou série des *Xylophia*, ayant d'abord conservé son sillon (*Polyceratocarpus*, *Meiocarpidium*) aboutit à des tétrades lâches inaperturées (*Xylophia*, *Cananga*) à couche basale massive se fusionnant avec le tectum pour redonner secondairement une exine compacte chez *Neostenanthera* et *Boutiquea*; la seconde, ou série des *Monanthotaxis*, perd très tôt son sillon et est caractérisée par de petits pollens simples inaperturés, échinulés, de type Lauracées.

2. Les deux autres séries sont au contraire marquées par une différenciation de l'exine qui aboutit au type de structure columellaire le plus avancé dans la famille. Dans la série *Polyalthia*, le type pollinique sulqué reste constant, alors que l'on peut observer toutes les étapes de différenciation de l'exine (*Lettowianthus*, *Cleistopholis*, *Cleistochlamys*, *Artabotrys*, *Enantia*). La dernière série ou série des *Annona*, est en fait celle qui représente l'ensemble de l'évolution du pollen de la famille. Jalonnée par toutes les étapes de différenciation de l'exine dans de nombreux genres, elle est en outre caractérisée par la perte de l'aperture, apparemment survenue très tôt (*Uvaria*), et l'élaboration du type pollinique en tétrade columellaire (*Annona*). Le genre *Isolona* marque une forme de transition particulièrement remarquable dans cette série, puisqu'il traduit à lui seul le passage entre la structure grenue et columellaire, et le type simple inaperturé et composé.

Ainsi, l'évolution du pollen ne peut être interprétée par de simples différences ou ressemblances entre les caractères, mais par une série de caractères dont on a pu établir les liens de façon continue. De telles séries permettent alors d'éviter des rapprochements par simples formes de convergence, ou au contraire, d'établir des liens phylogéniques entre des formes ou des structures différentes.

#### SIGNIFICATION DES CARACTÈRES DU POLLEN DANS LA PHYLOGÉNIE DES ANNONACEAE

Si certaines tendances générales de l'évolution sont relativement faciles à reconnaître dans la famille, et ont pu être utilisées pour établir des corrélations avec les caractères du pollen, en revanche, il n'est pas toujours facile de saisir le processus selon lequel l'évolution s'est faite dans l'ensemble des taxons. Les séries polliniques permettent de mettre en évidence certains phénomènes de cette évolution.

##### Réduction de la corolle

Si on l'examine cette fois, en corrélation avec les séries polliniques établies, on remarque que, dans chacune d'elles, se manifeste la même tendance à la réduction des pétales, exprimée de façon parallèle, dans les lignées avec ou sans réduction. Le plus souvent, on la retrouve exprimée par des stades de transition dans chaque phylum, et déjà dans le genre *Piptostigma*, ce qui permettrait de supposer que cette réduction des pétales s'est développée relativement tôt au cours de l'évolution de la famille.

Dans la série des tétrades à structure grenue, il existe deux lignées parallèles, l'une sans réduction correspondant aux structures exiniques les moins évoluées (*Xylophia*, *Cananga*), l'autre avec réduction incomplète du cycle interne correspondant à la structure exinique compacte secondairement, la plus évoluée (*Neostenanthera*, *Boutiquea*).

Dans la série *Polyalthia*, le stade de transition que l'on observe déjà chez *Piptostigma* avec un cycle externe réduit, se réalise pleinement chez *Enantia* qui représente, par sa structure, le type pollinique le plus avancé de cette série. En revanche, le genre *Polyalthia* ne montre aucune tendance à la réduction des pétales, ce qui semblerait confirmer l'idée de Sinclair (1955) qui voyait dans ce genre un représentant très ancien de la famille des Annonacées et le plus primitif de la tribu des Unoneae.

Les deux autres séries montrent deux modes de réduction parallèles, l'un dans le cycle interne, l'autre par soudure en un seul cycle et disparition d'un pétale de chaque cycle. Dans la série des *Monanthotaxis* (Verdcourt, 1971), ces deux modes ne sont représentés que par des stades de transition et correspondent d'ailleurs à des pollens encore relativement primitifs. Par contre, ils sont pleinement réalisés chez *Dennettia* et *Uvariopsis*, dans la série des types polliniques composés inaperturés, columellaires, les plus avancés.

Les corrélations avec les séries polliniques montrent ainsi qu'il existe, dans chaque phylum, la même tendance qui s'exprime dans des lignées parallèles et souligne d'autre part la diversité des niveaux d'évolution entre les différents caractères.

##### Les ovules

On distingue dans la famille deux groupes génériques: l'un dans lequel les carpelles ont de nombreux ovules disposés sur deux rangées, l'autre où ils ne renferment jamais qu'un ou deux ovules. Ce caractère n'a guère retenu l'attention des botanistes dans les grandes coupures taxonomiques de la famille. Pourtant, on voit que, dans chacune des séries polliniques, au type de pollen le plus primitif, correspondent des carpelles avec de nombreux ovules. Comme pour la corolle, il se dégage dans chaque série des lignées évolutives dans lesquelles les taxons ont des carpelles renfermant un grand nombre d'ovules, et d'autres où ils n'ont qu'un ou deux ovules. Mais il n'existe, semble-t-il aucun lien privilégié entre l'une ou l'autre de ces lignées et le type pollinique ou la structure exinique. Les pollens composés eux-mêmes peuvent être associés à des lignées pluri ou uniovulées (séries *Xylophia*, *Annona*).

Cependant les séries polliniques permettent de souligner une tendance générale de l'évolution dans la famille, vers une réduction des ovules à partir de types carpellaires pluriovulés, associés aux types polliniques les plus primitifs.

##### *Syncarpie multiloculaire et vraie syncarpie*

Dans quelques genres d'Annonacées, les carpelles, libres dans la fleur, sont plus ou moins soudés dans le fruit, pouvant même constituer un véritable syncarpe à nombreuses loges (*Annona*, *Anonidium*).

C'est une étape biologique importante puisqu'en devenant plus gros, charnus, juteux, ces fruits deviennent de plus en plus attractifs pour les animaux frugivores qui assurent secondairement une dispersion efficace des graines. On pourrait même penser qu'ils constituent une étape évolutive vers le vrai syncarpe (*Isolona*, *Monodora*) qui provient du développement d'un ovaire unique à placentation pariétale.

En réalité, on constate que le syncarpe pluriloculaire apparaît à des niveaux très variés dans trois séries polliniques (*Boutiquea-Letestudoxa*, *Anonidium* et *Annona-Pachypodanthium*), à l'exception de la série *Polyalthia* où le pollen conserve son sillon. Si, comme pour les ovules, il ne se trouve associé à aucun type de structure exinique privilégié, on remarque cependant qu'il correspond toujours à des types polliniques inaperturés, donc plus évolués, et à des lignées parallèles dans lesquelles il y a réduction d'ovules. L'ovule unique, dressé au fond de la loge ovarienne, plus ou moins immergée dans le réceptacle, apparaît donc comme une tendance évolutive secondaire.

En revanche, la syncarpie uniloculaire, ou vraie syncarpie, des genres *Isolona* et *Monodora* représente apparemment l'expression d'une mutation brutale du carpelle pluriovulaire.

#### CONCLUSION

Pris isolément, les caractères du pollen des Annonacées auraient pu conduire à rapprocher certains taxons éloignés tels que *Xylopi* ou *Annona*, par exemple, ou, au contraire à en scinder d'autres très homogènes comme *Polyalthia*. En revanche, si l'on utilise les séries morphologiques continues, témoignant de l'évolution même du caractère pollinique, on s'aperçoit qu'elles permettent de mettre en relief certaines manifestations de

l'évolution, non visibles dans les classifications existantes, et qu'elles tendent à montrer que la fleur des Annonacées est une structure en voie de réduction.

Si, d'autre part, la différenciation des caractères, tels qu'on les perçoit en les mettant en corrélation avec ceux du pollen, montre un parallélisme remarquable dans chaque série, elle souligne nettement qu'ils ne varient pas nécessairement ensemble. Les multiples essais disjoints, la plupart du temps sans devenir conséquent une véritable mosaïque des niveaux d'évolution.

#### BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- DOYLE, J. A., VAN CAMPO, M. & LUGARDON, B., 1975. Observations on exine structure of Eucosmids and lower cretaceous angiosperm pollen. *Pollen Spores* 17,3: 428-486.
- DOYLE, J. A., JARDINE, S. & DOERENKAMP, A., 1979. Non-columellar mono-sulcate angiosperm pollen from the lower Cretaceous of Africa. *Miscellaneous Series, Bot. Soc. Amer.*: 157 (abstract).
- FRIES, R. E., 1958. Annonaceae. In Engler & Prantl, *Natürl. PflFam.* 2nd edn, 17a, 2: 1-171.
- LE THOMAS, A., 1969. Annonaceae. *Fl. Gabon* 16.
- LE THOMAS, A., 1981. Ultrastructural characters of the pollen grains of African Annonaceae and their significance for the phylogeny of primitive Angiosperms. *Pollen Spores* 22,3-4: 267-342; 23,1: 5-36.
- LE THOMAS, A. & LUGARDON, B., 1974. Quelques types de structure grenue dans l'exine de pollens simples d'Annonaceae. *C.r. hebdomadaire Séances Acad. Sci. Paris sér. D*, 278: 1187-1190.
- SINCLAIR, J., 1955. A revision of the Malayan Annonaceae. *Gdn. Bull. Straits Settlements* 14,2: 149-516.
- VAN CAMPO, M. & LUGARDON, B., 1973. Structure grenue infratectale de l'ectexine des pollens de quelques Gymnospermes et Angiospermes. *Pollen Spores* 15,2: 171-187.
- VERDCOURT, B., 1971. Notes on East African Annonaceae. *Kew Bull.* 25,1: 20.
- WALKER, J. & DOYLE, J., 1975. The bases of Angiosperm phylogeny: palynology. *Ann. Mo. bot. Gdn* 62,3: 664-723.
- WALKER, J. & SKVARLA, J. J., 1975. Primitively columellaless pollen; a new concept in the evolutionary morphology of Angiosperms. *Science* 445-447.

