

**COMPARAISON DES INFLORESCENCES
DE GRAMINEAE ET CYPERACEAE ARMORICAINES**

DANIEL CHICOUENE

Mots-clés : *Gramineae, Cyperaceae, ramification, épillet*

Résumé : *Les inflorescences de Gramineae et de Cyperaceae sont comparées grâce à de nombreux critères : classes et types classiques, silhouette, longueur des entre-noeuds de l'axe principal, disposition des branches, forme des axes et orthostiques, longueur des branches. Des tableaux comparatifs sont présentés et un tableau de détermination des familles est proposé. Les clés classiques sont critiquées.*

Key-words : *Gramineae, Cyperaceae, ramification, spikelet*

Abstracts : *Armorican Gramineae and Cyperaceae inflorescence comparison.*

Gramineae and Cyperaceae inflorescences are compared by many characters : classes and classical types, outline, inter-nodes length of main axis, branches arrangement, axis form and orthostichies, branches length. Comparative tables are presented and a family determination table is proposed. Classical keys are criticized.

I- INTRODUCTION

Réunies dans la même famille des Graminées (« Gramens, *Gramina* ») par ADANSON (1763), les *Cyperaceae* sont dissociées des *Gramineae* depuis DE JUSSIEU (1789) dans ses familles par enchainement ; la distinction de ces 2 familles à fleurs généralement en "petits épis" a été faite sur la base de caractères différentiels constants, en particulier le nombre de styles (un seul long chez les *Cyperaceae*, généralement 2 ou 3 courts chez les *Gramineae*). Le type de fruit diffère (akène banal, de type « noix », chez les *Cyperaceae*, caryopse chez les *Gramineae*). De nombreux genres ont été découverts depuis et rangés dans l'une de ces 2 familles ; les caractères différentiels qui viennent d'être cités ne sont en fait valables qu'en régions de climat tempéré. Chez certaines *Gramineae*, il est parfois difficile de trancher entre un style unique très court et une absence de style sauf dans le genre *Coix* (parfois cultivé dans le Massif Armoricain) où le style est particulièrement long.

Depuis, de nombreux auteurs placent ces 2 familles dans le même ordre des *Glumales* (BENTHAM & HOOKER, 1883), *Glumiflorae* (RENDLE, 1930) ou *Cyperales* (CRONQUIST, 1988). La bractée florale portée par la rachéole (interprétation admise depuis TURPIN, 1819) est constamment présente, au moins chez les espèces armoricaines, et est appelée "lemme" ou "glumelle inférieure" (DESVAUX, 1839) chez les *Gramineae* et "écaille" (dans DES ABBAYES & *al.*, 1971) ou "glume" (dans LLOYD, 1897, *Flora Europaea*) chez les *Cyperaceae* ; elle est de forme cucullée ou carénée longitudinalement. Le périanthe est absent ou réduit, actuellement considéré par la plupart

des auteurs comme formé des pièces appelées "glumellules" (DESVAUX, 1839) ou "lodicules" et au nombre de 0, 2 ou 3 chez les *Gramineae*, parfois constitué d'arêtes en nombre variable, susceptible de dépasser 10, chez les *Cyperaceae* ; toutefois, divers avis ont cours à propos de la conception du périanthe des *Gramineae* (cf. synthèse de CLIFFORD, 1986). Les fleurs sont hermaphrodites ou unisexuées, à pollinisation en principe anémophile. Les étamines sont au nombre de 1, 2, 3 (rarement jusqu'à 6 et même jusqu'à 120 dans le genre *Ochlandra*, exotique, d'après WATSON & DALLWITZ, 1992). L'ovaire unique porte 2 ou 3 stigmates (bien plumeux chez les *Gramineae*) et forme un fruit monosperme qui est sec et indéhiscent chez les espèces européennes ; sa longueur est généralement inférieure à celle de la bractée.

Certains caractères ou pièces peuvent donc être exclusifs d'une famille mais comme ils sont susceptibles d'être absents dans certains genres ou individus (problème du gynécée et des étamines - médifixes ou basifixes- chez les espèces dioïques ; feuilles tristiques et périanthe formé d'arêtes que chez certaines *Cyperaceae* ; gaines souvent fendues et caryopses que chez des *Gramineae*), un débutant peut être dérouté face à la taxonomie. Les descripteurs d'appareil végétatif sont parfois différentiels entre les 2 familles (CHICOUENE, 1998) mais les caractères classiques de morphologie externe pris isolément ne permettent pas de différencier à coup sûr les individus fertiles des 2 familles. Une clé simple des familles doit donc être à accès multiples.

Sachant que certains types d'inflorescences sont présents chez les *Cyperaceae* et absents chez les *Gramineae* (l'anthèle définie à l'origine par Meyer pour les *Juncaceae* est présente également chez les *Cyperaceae* comme l'indique HY, 1894), exploiter au maximum l'architecture des inflorescences devait être tenté pour distinguer les familles. Ceci suppose de faire une analyse de la flore à partir de descripteurs corrects. La synthèse est présentée ici pour la flore armoricaine. Une mise au point sur la structure de l'épillet est faite avant d'aborder la comparaison des autres ordres de ramification des inflorescences.

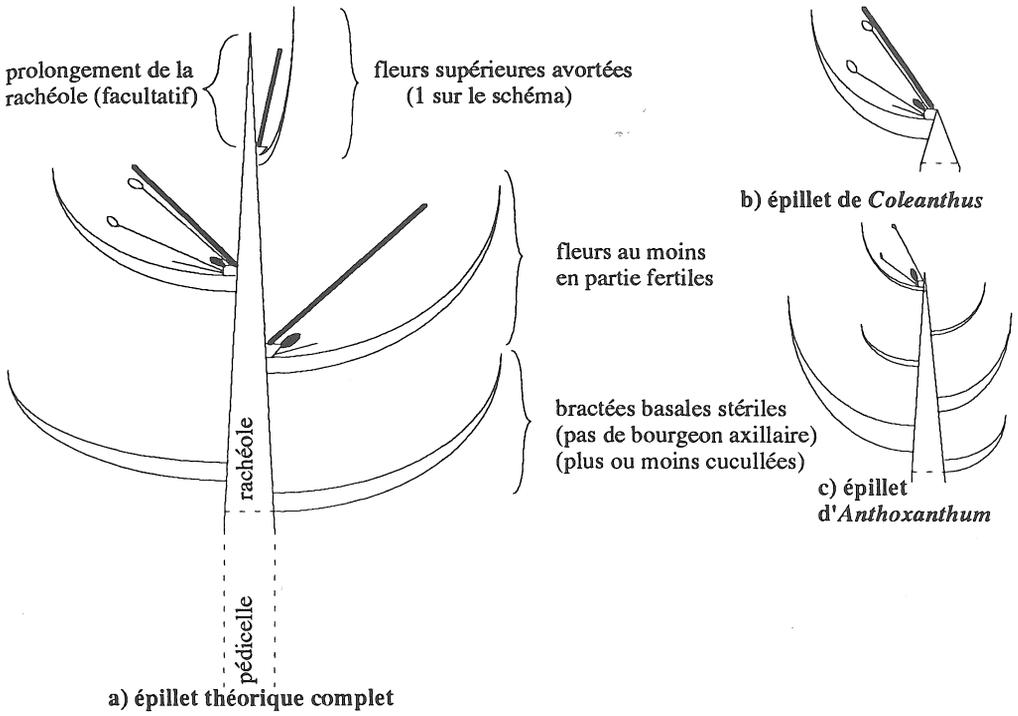
II- L'ÉPILLET

Les caractères communs de ces Monocotylédones dépourvues d'un véritable périanthe structuré en calice et corolle sont les fleurs généralement réunies en inflorescences élémentaires actuellement appelées "épillets"¹⁰ (francisation de "*spicula*" de Linné et de de Jussieu); cet attribut n'est toutefois pas généralisable à toutes les *Bambusoideae* et certaines *Caricoideae* non armoricaines. Cette interprétation est parfois contestée au profit de cymules chez des *Cyperaceae* (cf. AUGIER & RUBAT DU MERAC, 1982) mais les arguments ne sont pas absolument convaincants (cf. KUKKONEN, 1986, qui a révisé les notions de bractées, glumes et préfeuilles chez les *Cyperaceae*). Les "épillets" uniflores (cf. fig. 1 b et c) peuvent s'interpréter comme dérivant d'entités pluriflores par réduction du nombre de fleurs.

A la base de l'épillet, la rachéole porte souvent 1 à 3 pièces stériles appelées glumes (depuis DE JUSSIEU, 1789) chez les *Gramineae* (généralement au nombre de 2 chez les espèces armoricaines, rarement 1 seule - pour les épillets situés de part et d'autre du rachis dans le genre *Lolium* -, parfois 0 - chez les *Oryzoideae* et les *Coleantheae* -).

Les autres pièces stériles que possèdent les *Gramineae* sont appelées "glumes" chez les *Bambusoideae* et lemmes stériles dans les autres sous-familles ; elles sont uniques dans les épillets des quelques *Panicoideae* où le phénomène existe, ou nombreuses dans des *Pooideae* telles que *Anthoxanthum*. Chez les *Cyperaceae*, ces pièces également facultatives sont les "glumes stériles" de nombreux auteurs, de nombre atteignant environ 5 chez de nombreuses *Rhynchosporoideae*.

¹⁰ Ce terme d'épillet n'a progressivement remplacé celui de "locuste" que vers le milieu du XIXème siècle.



légende :

- bractée portée par la rachéole
- axe floral
- préfeuille de l'axe floral
- périanthe (exclusivement abaxial si 2 lodicules)
- étamine
- gynécée

	<i>Gramineae</i>	<i>Cyperaceae</i>
flours supérieures avortées	0-n	(0)-n
flours au moins en partie fertiles	1-n	(1)-n
gynécée	0 ou avec styles << stigmates	0 ou avec 1 style ≈ stigmates
androcée	0, 2-3(-6) étamines	0, 2-3(-6) étamines
périanthe	0, 2(-3) lodicules	0, 0-n arêtes
préfeuille de l'axe floral (± en tube)	+ (palea) ou -	- ou + (utricule)
bractée florale (plus ou moins cucullée)	lemma (plurinervée)	glume fertile (uninervée)
bractées basales stériles (pas de bourgeon axillaire) (plus ou moins cucullées)	0, (1-)-2(-3) glumes ou 2 glumes + 1-3 lemma stériles	0-n glumes stériles (ou 1 bractée d'inflorescence)

Fig. 1 : Comparaison des épillets de Gramineae et de Cyperaceae

Les fleurs fertiles sont en nombre généralement inférieur à 10 chez les *Gramineae* armoricaines. Chez les *Cyperaceae*, ce nombre est parfois faible (*Rhynchosporoideae*) mais peut dépasser 100 chez des *Carex*). La répartition des sexes dans les fleurs fertiles d'un épillet est fort variable dans les 2 familles. Chez les *Gramineae*, les pièces interprétées actuellement comme un périlanthe sont les glumellules de Desvaux ou lodicules de Palisot de Beauvois, au nombre de 3 chez les *Bambusoideae* ou 2 (alors en position abaxiale, l'adaxiale étant avortée) ou 0.

La préfeuille de l'axe floral est facultative ; sa forme est plus ou moins tubuleuse, avec 2 plis ou 2 nervures proéminentes ayant tendance à embrasser chaque côté de l'axe d'ordre inférieur ; c'est-à-dire qu'elle revêt un aspect classiquement rencontré dans la plupart des Monocotylédones, tant pour l'appareil végétatif que pour toute ou la quasi totalité de l'inflorescence, une interprétation étant la soudure de 2 préfeuilles (cf. BUGNON & BONNARD, 1967).

Selon l'interprétation due à TURPIN (1819), cette préfeuille est la paléole (*palea* en latin) ou encore glumelle supérieure, présente chez une majorité de genres de *Gramineae*. Chez les *Cyperaceae*, cette préfeuille n'est représentée que par l'utricule des fleurs femelles de *Carex*. Cependant, la fleur femelle de *Carex* est souvent interprétée (depuis le XIX^{ème} siècle) comme une condensation d'axes où le gynécée serait porté par une ramification de l'axe portant l'utricule (cf. synthèses de SMITH & FAULKNER, 1976, et EITEN, 1976).

Au niveau des épillets, la bractée et la préfeuille de la fleur sont considérées comme faisant plus ou moins partie de la fleur (dépourvue de véritables calice et corolle), délimitant l'entité parfois appelée "fleuron" en français et "flore" en anglais (terme appliqué aux "unités" dans les inflorescences denses). L'origine de cette conception provient de l'idée antérieure à TURPIN et selon laquelle les 2 "glumelles" représentent un périlanthe de 3 pièces, la supérieure étant la soudure de 2 pièces).

Dans les épillets, les fleurs sont distiques chez les *Gramineae* (caractère non évident pour les épillets uniflores, surtout si les glumes manquent, le caractère devenant inobservable, **fig. 1 b**), distiques, tristiques ou spiralées chez les *Cyperaceae*. La structure de l'épillet ne permet pas la détermination de la famille dans tous les genres ; par exemple, pour *Anthoxanthum* (**fig. 1 c**) où paléole et lodicules manquent, le recours aux détails de morphologie des pièces fertiles ou des bractées axillant les fleurs (nervation, emplacement des éventuelles arêtes) est indispensable.

Un critère d'épillet d'appréciation simple qui mériterait d'être pris en compte dans les comparaisons de genres est la longueur d'une baguette (entre-noeud de la rachéole) par rapport à la longueur de la bractée (**fig. 2**) ; sa variation est d'environ 1/2 à 1/10.

Hormis le cas des épillets solitaires où l'inflorescence est simple, les inflorescences comportent des nombres d'ordres de ramification variables. Mais pour définir l'inflorescence générale, il est habituellement fait abstraction des épillets dans ces 2 familles, les épillets étant considérés présents chez toutes les espèces.

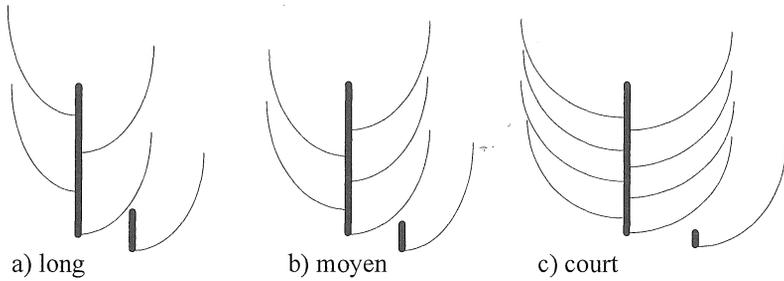


Fig. 2 : exemples de longueur des entre-noeuds de la rachéole

III- COMPARAISON DES DESCRIPTEURS D'INFLORESCENCES

Les épillets étant repérés, pour analyser les autres ordres de ramification d'une inflorescence, de nombreuses approches sont possibles. En plus des descripteurs habituels représentés par les classes et les types classiques d'inflorescence, plusieurs autres vont être passés en revue ci-après pour évaluer la performance de chacun dans la discrimination des 2 familles ; 3 ont trait aux longueurs des axes.

III.1- Les classes et types classiques d'inflorescences

Même en ne considérant pas le dernier ordre de ramifications représenté par les épillets, toutes les classes de types d'inflorescences sont encore présentes (solitaires, simples, composées, complexes et composées complexes) (cf. **tableau 1**) ; la dernière catégorie n'est représentée à l'état typique que chez les *Cyperaceae*.

	<i>Gramineae</i>	<i>Cyperaceae</i>
solitaire (1 épillet)	(rare, chaumes très chétifs)	certaines genres et sous-genres
<u>simple</u>		
• épi	<i>Elymus p.p.</i>	<i>Carex divisa</i>
• capitule	limite pour certaines inflorescences chétives	<i>Scirpus setaceus</i>
• grappe	<i>Bromus rigidus</i> généralement	<i>Carex pendula</i>
• corymbe	—	<i>Rhynchospora alba</i> (rarement)
• anthèle	—	<i>Eriophorum p.p.</i>
<u>composée</u>		
• épi II-III	—	<i>Rhynchospora fusca</i> , <i>Carex paniculata</i> (limite de panicule, la plupart ou tous les épillets sont sessiles)
• panicule I-VI	<i>Poa spp.</i>	—
• corymbe II-III	—	<i>Rhynchospora alba p.p.</i>
• anthèle II	—	<i>Eriophorum p.p.</i> (rare)
<u>complexe</u>	l'axe porte plusieurs épis (<i>Cynodon</i>) ou "grappes" (<i>Dichanthium</i>)	anthèle de capitules (<i>Scirpus lacustris p.p.</i>)
<u>composée complexe</u>	l'axe porte plusieurs panicules I spiciformes (<i>Zea</i> , <i>Digitaria p.p.</i>)	anthèle II-V de capitules (<i>Scirpus sylvaticus</i>)

Tableau 1 : analyse des classes de types d'inflorescences chez les Gramineae et Cyperaceae

En effet, au sein d'une inflorescence non solitaire, les épillets sessiles sont réunis en groupements élémentaires d'appellation variée telle que "glomérules", "faisceaux", épis, têtes,

capitules (chez certaines espèces par AUGIER & RUBAT DU MERAC, 1982) chez de nombreuses *Cyperaceae* mais ce n'est pas le cas chez les *Gramineae* armoricaines (la situation est limitée chez des *Bambusoideae*). L'usage de ces termes est varié et flou, il nécessiterait un minimum de codification. Ici est appelé "capitule" un groupe dense d'épillets sessiles dont l'axe a le même ordre de grandeur que celui de l'épillet ; les épillets consécutifs se recouvrent mutuellement sur environ les 9/10 de leur longueur. Ce dernier ordre de ramification (ou peut-être groupes d'ordres parfois, quand les axes sont très courts et difficiles à distinguer) se combine à des premiers ordres de ramification correspondant surtout à l'anthèle.

Les *Cyperaceae* à plusieurs ordres de ramification ont ainsi tendance à avoir des épillets sessiles ; la panicule typique y fait défaut.

Chez de nombreuses *Cyperaceae*, l'ensemble de l'inflorescence (le premier ordre) forme une anthèle (généralement de type plurinodal d'après la révision des classifications des inflorescences dans la synthèse de HY, 1894) tristique (la disposition diffère chez les *Juncaceae*).

Hormis le cas particulier des *Bambusoideae*, chez les *Gramineae* se trouvent (cf. **tableau 1**) des épis, des grappes ou des panicules. Les *Gramineae* à inflorescences complexes portent des branches en épis, grappes ou panicules simples.

III.2- Les longueurs des branches

Pour illustrer les diverses variations possibles des longueurs des branches des différents ordres, 2 exemples sont quelques peu détaillés.

L'exemple d'une inflorescence complexe de *Scirpus sylvaticus* (**fig. 3**) en anthèle quintuple de capitules montre que le rythme de décroissance de la longueur des branches avec l'ordre de ramification est régulier sauf pour le dernier ordre où les branches deviennent brusquement de longueur nulle (correspondant à des capitules, ici de (1)-2-3 épillets ; cf. **tableau 2**) ; sinon ce dernier aurait une branche basale de 2-3 mm (au lieu de 0 mm). Les branches dépassent d'autant plus l'axe d'ordre inférieur qu'elles y sont insérées plus bas et selon un indice de largeur voisin de 5 (anthèle). Les "pédicelles" des capitules (= branches d'ordre -I) ont une longueur maximale de 1 à 1,5 cm mais quelques branches d'ordre -II ne mesurent qu'1 cm ; ainsi la limite des longueurs des branches entre les ordres -I et -II est donc de 1-1,5 cm. Le principe de raisonnement est le même pour le passage aux autres ordres.

Chez les *Gramineae*, les indices de largeur calculés dans les parties moyennes de l'inflorescence sont toujours inférieurs à 2/3. Chez *Poa trivialis* où l'inflorescence composée non complexe (à épillets tous pédicellés) a un indice de largeur de 1/2 (**fig. 4**), la longueur des axes diminue de 1/2 à chaque passage à un ordre supérieur ; chez *Echinochloa crus-galli*, ces 2 paramètres sont de 1/4 ; chez d'autres espèces, ils sont encore plus faibles.

Dans les 2 exemples, la longueur des branches qu'un axe porte d'un bout à l'autre aboutit à un indice de largeur relativement stable. Parfois ces longueurs de branches se combinent en fonction de l'ordre et/ou de l'étage, aboutissant à des inflorescences complexes ; la silhouette d'un ordre donné devient différente de celle des ordres contigus.

Dans les 2 familles, les plus longues branches basales des inflorescences composées raccourcissent généralement d'au moins la moitié (un tiers chez certaines *Gramineae* à chaque ordre de ramification supplémentaire. Mais, comme les branches peuvent dépasser l'axe qui les porte et comme l'indice de largeur est souvent assez stable en fonction de l'étage (cf. **fig. 3** et **4**), ce sont les longueurs des branches de premier ordre qui correspondent à la silhouette d'ensemble de l'inflorescence (et non l'axe principal lui-même). Cette silhouette qui est la première perception discernée par l'oeil mérite une approche approfondie.

Quand la longueur des branches n'est pas proportionnelle à leur emplacement sur l'axe qui les porte, l'inventaire de tous les types d'architecture serait long et fastidieux sans l'étude des silhouettes.

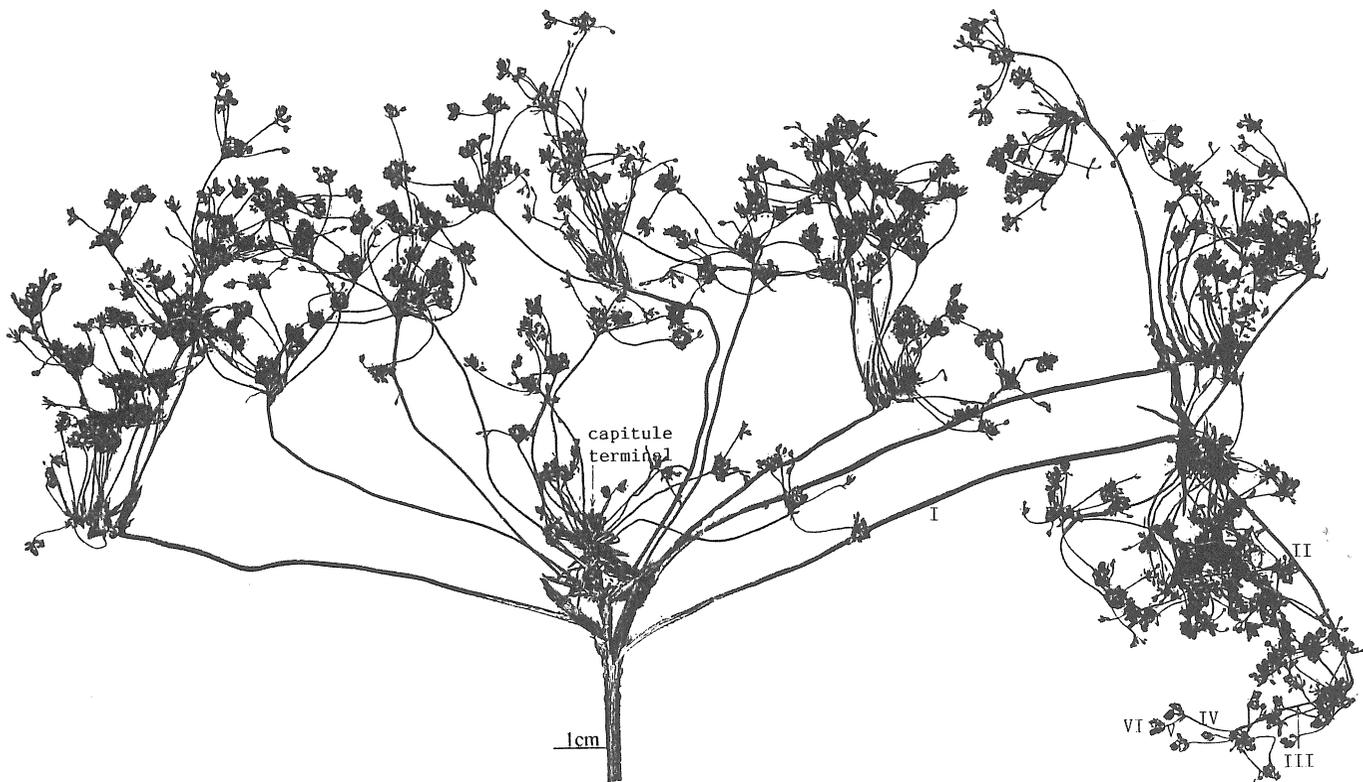


Fig 3 : Exemple d'inflorescence de *Scirpus sylvaticus*
 (inflorescence à maturité : de nombreuses fleurs basales des épillets sont tombées ; les axes d'épillets sont longs de 2 mm.) ; anthère V de capitules à (1-) 2- 3 (-5) épillets. Chiffres romains = n° d'ordre de ramification



Fig. 4 : exemple d'inflorescence de *Poa trivialis*
 (grappe IV pyramidale, à indice de largeur 1/2, à 14 étages, à insertion distique, à axes trigones, à branches collatérales inégales, à pédicelles solitaires ou géminés, à entre-noeuds de l'axe principal selon une suite géométrique de raison moyenne 1,3).

	ordres décroissants	ordres croissants	longueur branche basale	longueur de l'entre-noeud basal	branche basale/ordre sup.	indice de largeur	nombre de branches
<i>Scirpus sylvaticus</i>	terminal = 0	VI	0,0 cm	—	—	—	2 épillets
	-I	V	0,5 cm	0,5	infinie	0,5/0,1	1
	-II	IV	1,2 cm	1,1	2 fois	1,2/0,3	6
	-III	III	2,5 cm	2,2	2 fois	2,5/0,5	9
	-IV	II	6 cm	5,5	2 fois	6/1	14
	-V	I	12 cm	11 cm	2 fois	12/3	25
<i>Poa trivialis</i>	terminal = 0	IV	0,1 cm	—	—	0,1/0,4	1
	-I	III	0,9 cm	0,5	0,1/0,9	0,9/2,2	2
	-II	II	3,5 cm	1,3	0,9/3,5	3,5/7,0	3
	-III	I	11,0 cm	4	3,5/11	11,0/22,5	6

Tableau 2 : Quelques paramètres d'architecture d'une anthère V de capitules chez *Scirpus sylvaticus* et d'une panicule IV de *Poa trivialis*

III.3- Les silhouettes d'inflorescence

Le premier ordre de ramifications (en partant de l'axe principal de l'inflorescence et non de l'épillet) imprime à l'inflorescence sa silhouette puisque les dimensions des branches et leur nombre vont en décroissant avec l'ordre de ramification. Six grands types de silhouette peuvent être retenus (cf. fig. 5 et tableau 3).

- Les inflorescences "sans silhouette" sont réduites à leur plus simple expression (un épillet ou un capitule).

- Celles dont toutes les branches (identiques) partent d'un même point sont à silhouette ombelliforme ; l'axe principal a une longueur nulle.

- Celles qui ont des longueurs de branches identiques (mais susceptibles d'être nulles - épis-) tout le long de l'axe principal sont dites à silhouette cylindrique.

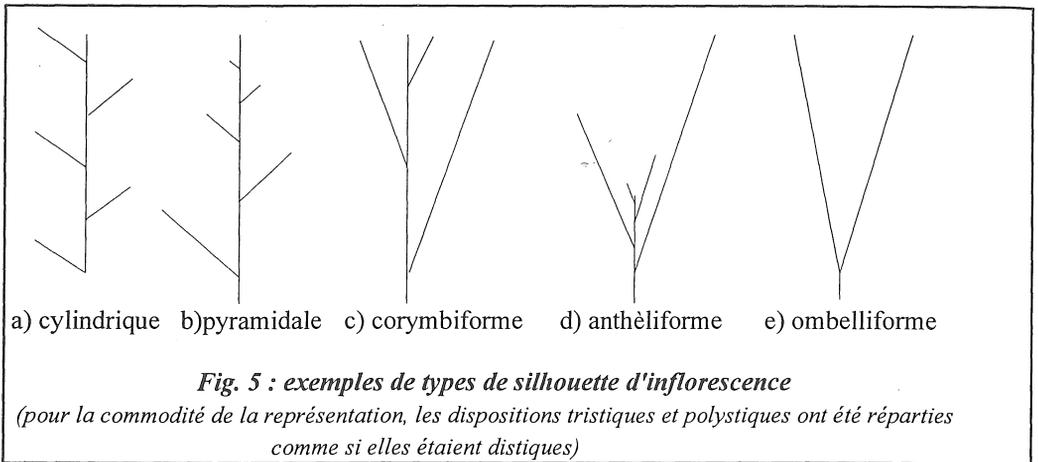
- Celles qui ont des longueurs de branches croissantes vers le bas de l'axe principal avec un rythme d'augmentation (au fur et à mesure que l'inflorescence s'allonge) est caractérisé par l'indice de largeur*. Cette catégorie se subdivise en 3 types selon la longueur des branches par rapport à l'axe principal :

- les branches plus courtes que l'axe ou silhouette pyramidale (à indice de largeur compris entre 1/100 et 1/2),

- les branches atteignant le même plan que l'axe principal ou silhouette corymbiforme (à indice de largeur de 1),

- les branches dépassant le sommet de l'axe ou silhouette anthéliiforme, à indice de largeur voisin de 5 en général).

* Pour comparer les espèces, il est aberrant de caractériser les inflorescences pyramidales par la longueur moyenne des branches comme le font certains auteurs puisque celle-ci est une fonction linéaire de la longueur de l'inflorescence, elle-même fonction de la vigueur du chaume (exprimée par la hauteur et surtout le diamètre à la base).



	<i>Gramineae</i>	<i>Cyperaceae</i>
une unité • 1 épillet (= inflorescence solitaire) ----- • 1 capitule	(rares cas limites pour des chaumes chétifs) ----- (cas limites)	constant chez certains taxons (<i>Eleocharis</i>) ----- <i>Cyperus michelianus</i>
silhouette cylindrique	• les épis (<i>Elymus spp.</i>) • des grappes (<i>Alopecurus p.p.</i>), • des panicules (<i>Alopecurus p.p.</i>) • complexe de grappes (<i>Digitaria p.p.</i>)	épils de <i>Carex vesicaria</i> (+ chaume de <i>Cladium</i> avec nombreuses anthères identiques tout le long)
silhouette pyramidale	• des grappes (<i>Bromus rigidus</i>), • des panicules (à apex en grappe) (<i>Poa</i>)	• grappes de <i>Carex subgen. Carex</i> • épis composés de <i>Rhynchospora fusca</i> , <i>Carex subgen. Vignea p.p.</i>
silhouette corymbiforme	—	corymbe (I-)II-III de <i>Rhynchospora alba</i>
silhouette anthéliforme	—	• simples (<i>Eriophorum p.p.</i>) • composées (<i>Eriophorum p.p.</i> , rare) • composées complexes (<i>Scirpus sylvaticus</i>)
silhouette ombelliforme	ombelles • d'épis (<i>Cynodon</i>), • de grappes (<i>Digitaria p.p.</i>) • de panicules (<i>Digitaria pp.</i>)	—

Tableau 3 : Comparaison des silhouettes et des types classiques d'inflorescences entre Gramineae et Cyperaceae

Les silhouettes pyramidales et cylindriques existent dans les 2 familles. Les cas avec un seul épillet ou un seul capitule sont répandus chez les *Cyperaceae*. Les silhouettes anthéliformes et corymbiformes sont absentes chez les *Gramineae*. Tous les types de silhouette se rencontrent chez les *Cyperaceae* sauf l'ombelliforme bien que dans la littérature, certains auteurs décrivant des espèces employent le terme « ombelle » ; ce terme fort probablement erroné ne figure pas dans les études de morphologie comparée des inflorescences à propos des *Cyperaceae*.

Les *Gramineae* à inflorescences complexes (cylindriques ou ombelliformes) portent des branches à silhouette cylindrique (c'est-à-dire que les pédicelles, parfois nuls, ont la même longueur

d'un bout à l'autre des branches) ou subpyramidale.

L'étude des silhouettes d'inflorescence se révèle ainsi plus performante dans plusieurs cas que les classes et types classiques pour distinguer les 2 familles.

III.4- La longueur des entre-noeuds de l'axe principal de l'inflorescence

		<i>Gramineae</i>	<i>Cyperaceae</i>
longueur des branches	identiques	• les cylindriques (complexes ou non) (verticillées ou non) • les ombelliformes	(épis)
	séquence par rapport à l'axe principal	pyramidale (pour la plus grande branche de chaque noeud si verticillé)	tous types (sauf épis = 0)
longueur des entre-noeuds de l'axe principal	non fonction de séquence de l'axe	nombreux types	-(? pour certaines anthèles)
	identiques	certaines épis et complexes	-(limite pour certaines anthéliformes)
	fonction de la séquence sur l'axe	tous types sauf complexes	tous types
disposition des ramifications	solitaires	• des épis • des pyramidales (simples ou composées) • des complexes	tous types
	solitaires + verticillées	• des épis • des pyramidales • des complexes	-(limite avec le développement du bourgeon de préfeuille)
	verticillées	• des épis • des pyramidales • des complexes	-
forme des axes (coupe transversale)	axe principal (absent si silhouette ombelliforme)		
	• plat (2 faces)	des épis	=
	• cylindrique	des panicules pyramidales	=
	• trigone	des types variés	+(? pour <i>Isolepis</i>)
	branches	trigone	trigone
inersion (orthostiques)	des branches sur l'axe principal		
	• distique	axes plats, cylindriques ou trigones	
	• radiaire	axes cylindriques	? <i>Cyperus eragrostis</i>
	• tristique	-	+(? pour <i>Isolepis</i>)
	des pédicelles sur les branches	distique	tristique
bractées des branches		rare	souvent
préfeuille des branches		-	parfois absente, souvent tubuleuse

Tableau 4 : Comparaison de descripteurs d'inflorescences à plusieurs épillets chez les Gramineae et les Cyperaceae

Hormis le cas des inflorescences ombelliformes à axe principal nul, la longueur des entre-noeuds augmente vers la base jusqu'à un maximum qui est fonction de la vigueur du chaume chez la plupart des *Cyperaceae* et des *Gramineae* (cf. tableau 4) ; chez certaines espèces des 2 familles, ils sont identiques tout le long. Chez d'autres *Gramineae* les longueurs d'entre-noeuds ne correspondent aucunement à leur séquence sur l'axe ; il peut y avoir par exemple alternance d'entre-noeuds longs et d'entre-noeuds courts. Ce paramètre de longueur des entre-noeuds qui complète l'étude de la silhouette n'apporte guère d'information supplémentaire pour distinguer les 2 familles étant donné son polymorphisme dans chacune d'elle.

La longueur des entre-noeuds des branches n'est pas abordée dans ce travail, si ce n'est celle du premier (cf. tableau 2) représentant de 1/10 de la longueur de l'axe jusqu'à 9/10.

III.5- Appendices foliaires à l'insertion des branches

Les bractées des branches (limbe sans gaine) sont présentes chez de nombreuses *Cyperaceae*, surtout à la base de l'inflorescence ; elles sont rares chez les *Gramineae*.

Les branches d'inflorescences de certaines *Cyperaceae* portent une préfeuille tubuleuse ; toutefois, dans quelques ramifications ultimes de capitules (observation difficile), BUGNON & BONNARD (1966) signalent une préfeuille en écaille. Dans les inflorescences de *Gramineae* armoricaines, la préfeuille fait défaut¹¹ ; elle existe cependant chez quelques *Andropogoneae* exotiques.

III.6- La disposition des branches

Les branches sur l'axe principal et sur les branches elles-mêmes peuvent être (tableau 4) :

- solitaires, chez toutes les *Cyperaceae* et chez certaines *Gramineae*,
- verticillées (probablement par des bourgeons collatéraux) ou pseudoverticillées, chez certaines *Gramineae*, soit dans toute l'inflorescence, soit dans une partie seulement.

Chez certaines *Cyperaceae* (*Scirpus p.p.*), les branches semblent verticillées mais en fait les plus courtes apparaissent insérées sur la base de la branche d'ordre inférieur ; c'est le bourgeon de la préfeuille qui se développe, l'« entre-noeud » situé sous la préfeuille ne s'allongeant pas. C'est la disposition "en tandem" de MEERT & GOETGHEBEUR (1979). Des bourgeons collatéraux ont été signalés dans les anthèles de *Cyperus papyrus* (RAYNAL, 1971) mais cette espèce n'est présente qu'à l'état cultivé dans le Massif Armoricain.

III.7- La forme des axes et les orthostiques

Les axes sont à section (tableau 4) :

- soit plane, avec 2 orthostiques opposées,
- soit trigone, avec 3 orthostiques chez les *Cyperaceae* seulement (insertion tristique), ou 2 orthostiques contiguës (insertion distique, une face étant nue) chez les *Gramineae* ;
- soit cylindrique, pour l'axe principal seulement, chez certaines *Gramineae* ; l'axe porte alors soit 2 orthostiques opposées (insertion distique), soit plusieurs orthostiques (insertion radiaire).

Pour des *Cyperaceae* à petites inflorescences (*Isolepis* en particulier), il faudrait des études complémentaires sur les axes particulièrement courts. Il est à noter que le chaume est cylindrique chez *Isolepis* et *Eleogiton*.

IV- CONCLUSION

Pour comparer les inflorescences de *Gramineae* et de *Cyperaceae*, les descripteurs analysés se complètent mutuellement. Selon les descripteurs, la perception de la plus grande complexité change de famille. La plus grande diversité de silhouettes et de complexité dans les ordres de ramification s'observe chez les *Cyperaceae*. Les longueurs d'entre-noeuds, les dispositions des branches et leurs longueurs sont plus variées chez les *Gramineae*. Certains états de caractères ne se rencontrent que dans une seule famille, en particulier le plus facilement visible qui est la silhouette (silhouettes anthéliiformes et corymbiformes n'existent que chez les *Cyperaceae*, la silhouette ombelliforme que chez les *Gramineae*). La combinaison de la silhouette avec la phyllotaxie des épillets permet de distinguer presque tous les cas (la situation avec les fleurs distiques et un seul capitule peut être ambiguë, cf. annexe I). La comparaison de la silhouette et du pédicelle montre aussi des situations ambiguës (annexe II).

¹¹ De rares morphologistes ont interprété la glume inférieure comme une préfeuille mais cette opinion guère convaincante est peu suivie.

Ces constatations amènent à construire une clé artificielle des familles à accès multiple, d'abord basée sur la silhouette, puis fonction des combinaisons originales les plus simples des autres descripteurs (cf. **tableau 5**). Pour la flore armoricaine, lorsque les silhouettes coïncident, des critères simples permettent de distinguer les 2 familles :

- la disposition des fleurs dans les épillets, pour l'épillet solitaire,
- l'insersion des branches si la silhouette est cylindrique ou pyramidale.

silhouette	<i>Gramineae</i>	<i>Cyperaceae</i>
épillet solitaire	fleurs distiques	fleurs spiralées
1 capitule	(chaume à plusieurs entre-noeuds)	chaume à un seul entre-noeud
cylindrique et pyramidale	insersion distique ou radiaire sur l'axe principal	insersion tristrique (épillets spiralés)
anthéliforme et corymbiforme	-	+
ombelliforme	+	-

Tableau 5 : Détermination des 2 familles

Le résultat obtenu avec la clé peut, par rigueur, être confronté aux tableaux comparatifs de descripteurs figurant dans cet article ainsi qu'à tous les caractères différentiels de famille.

Le polymorphisme rencontré pour certains caractères à l'intérieur d'une famille incite à les retenir pour l'étude comparative des genres de chacune de ces familles.

BIBLIOGRAPHIE

- ADANSON M., 1763 - Les Gramens, *Gramina*. in Familles des plantes. Vincent, Paris, t.II : 26-41
- AUGIER J., RUBAT DU MERAC M.L., 1982 - Les inflorescences. in Cours de Botanique, t.1, Monocotylédones. Lechevalier, 191-202
- BENTHAM G., HOOKER J.D., 1883 - *Glumales*. in *Genera Plantarum*, vol. 3, London
- BUGNON F., BONNARD J., 1966 - Introduction à l'étude du système préfoliaire chez les Monocotylédones. *Bull. Scientifique de Bourgogne*, XXIV : 13-38
- CHICOUENE D., 1998 - Introduction aux problèmes de détermination des familles et genres des *Gramineae* et *Cyperaceae*. E.R.I.C.A. 10
- CLIFFORD H.T., 1986 - Spikelet and floral morphology. in Grass systematics and evolution. Soderstrom T.R. ed., Smithsonian Institution Press, Washington, 21-30
- CRONQUIST A., 1988 - *Cyperales*. in The evolution and classification of flowering plants. 2è éd. New York Botanical Garden, 481-484
- DE JUSSIEU A.L., 1789 - *Genera Plantarum secundum ordines naturales disposita*. Paris, LXXII + 499 p.
- DESVAUX A.N., 1839 - Graminées. in *Traité général de botanique*. Crochard, Paris, tome I(2) : 657-658
- EITEN L.T., 1976 - Inflorescence units in the *Cyperaceae*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63 : 81-112
- HY M.F., 1894 - Les inflorescences en botanique descriptive. *Rev. Gén. Bot.* 6 : 385-408
- KUKKONEN I., 1986 - Special features of the inflorescence structure in the family *Cyperaceae*. *Ann. Bot. Fennici*, 23 : 107-120
- LLOYD J., 1897 - Flore de l'ouest de la France. Guist'hau, Nantes, 459 p.
- MEERT M., GOETGHEBEUR P., 1979 - Comparative floral morphology of *Bisboeckelerae* and *Careiceae* (*Cyperaceae*) on the basis of the anthoid concept. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 112 : 128-143
- RAYNAL J., 1971 - Quelques notes morphologiques sur les Cypéracées. *Mitt. Bot. Staatssaml. München*, 10 : 589-603
- RENDLE A.B., 1930 - *Glumiflorae*. in The classification of flowering plants. Cambridge University Press. 220-248
- SMITH D.L., FAULKNER J.S., 1976 - The inflorescence of *Carex* and related genera. *The Bot. Rev.* 42 : 53-81
- TURPIN P.J.F., 1819 - Mémoire sur l'inflorescence des Graminées et des Cypérées, comparée à celle des autres végétaux sexifères. *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle*, 5 : 426-492
- TUTIN T.G. & al., 1980 - *Flora Europaea*, t. 5 Monocotyledones. Cambridge University Press, 452 p.

ANNEXES

ANNEXE I

		1 épillet	1 capitule	cylindrique	pyramidale	ombellif.	corymbif.	anthélif.
<i>Gramineae</i>	1 fleur	chétif	(limite)	<i>Alopecurus</i>	<i>Coleanthus</i>	<i>Cynodon</i>	-	-
	distique	chétif	(limite)	<i>Elymus</i>	<i>Poa</i>	<i>Digitaria</i>		
<i>Cyperaceae</i>	distique	-	<i>Schoenus</i>	-	-	-	-	<i>Cyperus longus</i>
	tristique	-	<i>Cyperus michelianus p.p.</i>	-	-		-	<i>Cyperus michelianus p.p.</i>
	spiralee	<i>Eleocharis</i>	<i>Scirpus pp.</i>	<i>Carex divisa</i>	<i>Carex paniculata</i>		<i>Rhynchospora</i>	<i>Eriophorum angustifolium</i>

Comparaison entre silhouette d'inflorescence et phyllotaxie des épillets (1 exemple par cas)

ANNEXE II

		inflorescence				
épillet		cylindrique	pyramidale	ombelliforme	corymbiforme	anthéliforme
<i>Gramineae</i>	sessile	(épis) <i>Elymus spp.</i>	-	<i>Cynodon</i>		
	sessile + pédonculé	-	<i>Sorghum</i>	-	-	-
	pédonculé	<i>Alopecurus</i>	<i>Poa</i>	<i>Digitaria p.p.</i>		
<i>Cyperaceae</i>	sessile	<i>Carex divisa</i>	<i>Carex paniculata</i>	-	-	<i>Cyperus longus</i>
	sessile + pédonculé				<i>Rhynchospora alba</i>	<i>Scirpus sylvaticus</i>
	pédonculé	-	<i>Carex pendula</i>		-	<i>Eriophorum angustifolium</i>

Comparaison entre silhouette d'inflorescence et pédicelles des épillets (1 exemple par cas)