

Réflexions sur la morphologie florale fonctionnelle de *Convolvulus arvensis* L. (Convolvulacées)

par Thierry DEROIN*

Résumé : La fleur de *Convolvulus arvensis* possède 5 niveaux de structures sécrétrices *sensu lato*, diversement exploités, par des Diptères et des Hyménoptères, selon 3 schémas comportementaux. Ces observations suggèrent que les Convolvulacées de nos régions présentent une pollinisation beaucoup moins spécialisée que sous les tropiques.

Mots-clés : nectaire, pollinisation.

Summary : The flower of *C. arvensis* shows 5 levels of secretory structures *s. l.*, variously foraged by Diptera and Hymenoptera, in accordance with 3 behavioural patterns. These features suggest a much less specialized pollination in our temperate *Convolvulaceae* than in tropical ones.

Key-words : nectary, pollination.

Les Convolvulacées constituent une famille naturelle largement répandue sur le globe. Leur organisation florale, très stable, oblige les taxonomistes à opérer des découpages génériques et spécifiques selon des caractères apparemment délicats, tels que la forme de la corolle, le niveau d'insertion des étamines, la longueur du style, la structure des stigmates, etc.

L'amplitude des variations observées suggère des modalités diverses de transfert du pollen, puisque l'autoincompatibilité pollen-stigmate est fréquente dans cette famille (MARTIN, 1970), impliquant une pollinisation croisée.

La confrontation des données morphologiques et fonctionnelles fournirait donc une base biologique, et même évolutive, à la classification des Convolvulacées. Cette démarche n'a pas été suivie en régions tropicales, où les représentants sont pourtant nombreux, ni même dans nos régions, où l'on ne s'est guère préoccupé du comportement exact des pollinisateurs potentiels à l'intérieur de la fleur (HEGI, 1927). Ceci est d'autant plus frappant que la morphologie et la phénologie ont fait l'objet d'analyses détaillées, et depuis longtemps (par ex. : BÜRGERSTEIN, 1889 ; HILDEBRAND, 1909 ; STÄGER, 1914). Prévoyant de développer cette approche de morphologie fonctionnelle, dans le cadre de recherches à Madagascar et en Indochine, il m'est apparu utile de synthétiser quelques observations effectuées ces quatre dernières années sur le Liseron des champs.

* T. D. : Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS.

Matériel et méthodes

Le Liseron (*Convolvulus arvensis*) est un bon matériel d'étude, en raison de son abondance et de son autoincompatibilité stricte, établie par RICHER dès 1909. Les fleurs sont protandres. Deux stations ont été particulièrement examinées, l'une à Planguenoual (Côtes d'Armor, août 1990), l'autre à Draveil (Essonne, juillet 1990, 1991 et 1992). L'activité des insectes visiteurs a été observée entre 7 h 30 et 12 h (heures solaires), période d'épanouissement des corolles. Les insectes ont été capturés au filet pour identification (BERLAND, 1976 ; CHINERY, 1988).

Afin de préciser la nature et la position des zones sécrétrices, une fleur prête à éclore a été fixée par le mélange : formol - acide acétique - alcool, incluse dans la paraffine, sectionnée transversalement à 8 μm , puis colorée par le bleu Astra et la fuchsine de Ziehl à 10 %. D'autres fleurs ont été disséquées en coupe longitudinale.

Résultats et interprétation

1. Comportement des pollinisateurs et parasites.

Trois schémas comportementaux peuvent être distingués ici :

- Un premier schéma est présenté par les *Syrphidae*, Diptères à apparence de guêpes : ces insectes se posent sur la corolle et sucent les 2 longues branches stigmatiques à l'aide de leur trompe spongieuse (Fig. 1, 1 et 2). Celle-ci touche nécessairement les anthères mûres, rapprochées à la base des stigmates. Les insectes se couvrent ainsi de grains de pollen, notamment au niveau des yeux très volumineux - et parfois des bandes pileuses frontales (*Eristalis*). La pilosité du thorax joue un faible rôle. Les insectes conservent les ailes étalées et ne pénètrent pas dans la corolle. Ils demeurent souvent plus d'une minute sur une même fleur.

Espèces observées (CHINERY, 1988) : *Episyrphus balteatus* (Degeer); *Eristalis tenax* (L.).

- Le deuxième schéma est illustré par certaines *Halictidae*, petites abeilles dépourvues de dard. Ces abeilles replient leurs ailes dès l'atterrissage, et gagnent rapidement le centre de la fleur, en s'agrippant à la colonne formée par l'ensemble des filets et du style. Là, deux positions sont possibles :

+ elles maintiennent leur tête en haut, et extraient le pollen des anthères avec leurs mâchoires, pour l'amasser sous l'abdomen (Fig. 1, 3) ;

+ elles peuvent aussi se renverser et récolter le pollen déjà tombé, mais adhérent aux filets. Il va de soi que ces positions sont adoptées alternativement au cours d'une même visite. Ces abeilles séjournent 30 à 60 secondes sur une même fleur.

Espèces observées : *Halictus* sp. ; *H. rubicundus* (Christ). (Le genre *Lasioglossum* a été observé au Kansas par WADDINGTON, 1979).

- Le troisième schéma caractérise l'activité des abeilles "vraies" (*Apidae*). Celles-ci atterrissent directement sur le centre de la fleur, replient leurs ailes, et saisissent la "colonne centrale" pour puiser, tête en bas, le nectar accumulé à la base de la corolle. L'abeille pivote vivement autour de la colonne, en se couvrant l'abdomen de pollen, et exploite successivement les 5 cornets nectarifères

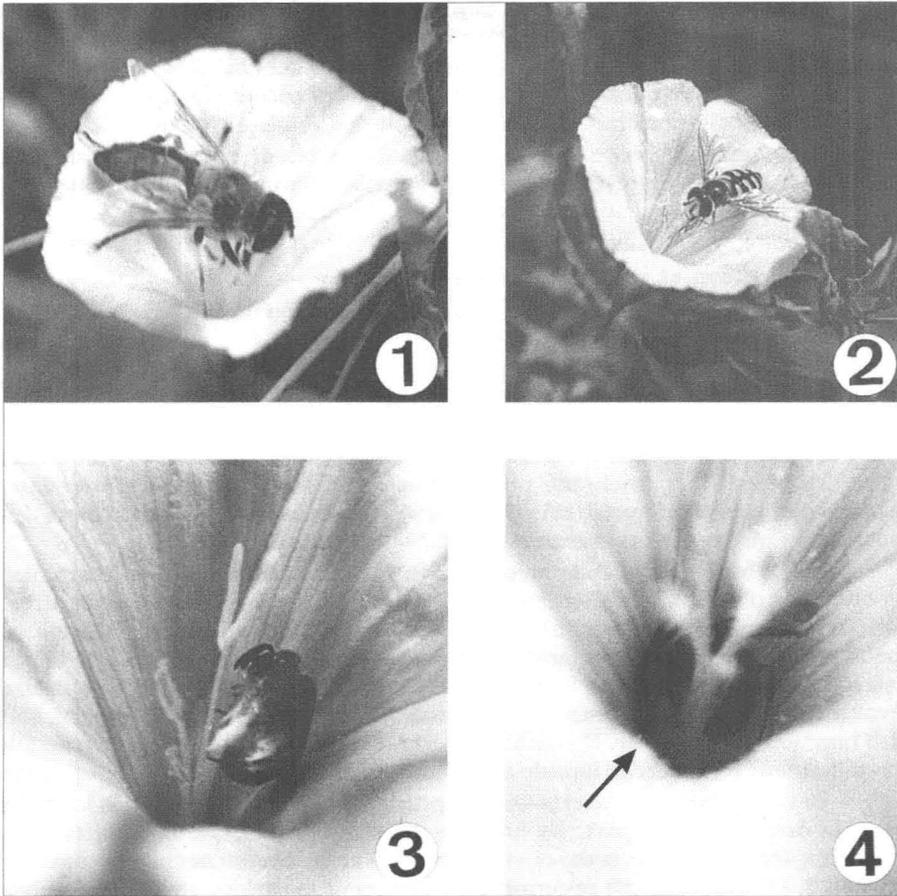


Figure 1 : Comportement de quelques vecteurs de pollen chez *Convolvulus arvensis*
 1. *Eristalis tenax* (L.), *Syrphidae* ; 2. *Episyrphus balteatus* (Degeer), id. ; 3. *Halictus* sp. (L.), *Halictidae*, collectant du pollen au niveau 4 ; 4. Autre *Halictus* puisant le nectar stocké dans les rainures (flèche, niveau 2).

à l'aide d'une langue très étirée (7 mm chez *Bombus agrorum*, pour un corps long de 15 mm). L'opération dure environ 5 s. De façon remarquable, certaines *Halictidae* répondent aussi à ce schéma : dépourvues de pelotes de pollen, elles gagnent le fond de la fleur et pompent le nectar (Fig. 1, 4). Elles sont moins rapides que les *Apidae* (10 à 20 s environ), probablement parce qu'elles ne peuvent enserrer la colonne centrale, ce qui leur conférerait plus de stabilité pour manoeuvrer.

Espèces observées (BERLAND, 1976) : *Bombus agrorum* (F.) ; *B. terrestris* (L.) ; *Halictus* sp.

Le comportement des insectes parasites - tous Coléoptères ici - confirme l'importance de cet "étalement". Par exemple, *Oncomera femorata* (Fabricius) (*Oedemeridae*) extrait le pollen des anthères, selon le schéma 2, tandis que *Thea 22-punctata* (Linné) (*Coccinellidae*) se tapit près des cornets nectarifères. Peut-être se nourrit-il de nectar ? Il consommerait des rouilles d'après CHINERY.

La principale différence avec les pollinisateurs réside dans le déplacement faible ou nul de ces insectes : le transfert de pollen d'une fleur à l'autre ne peut être qu'accidentel.

2. Disposition et rôle des tissus sécréteurs.

Les vecteurs potentiels de pollen sont attirés plus ou moins directement par les substances sécrétées par diverses structures florales (Fig. 2). Dans le liseron on peut distinguer, de l'intérieur vers l'extérieur, 5 niveaux de sécrétion :

a - Le disque ovarien, coloré en jaune vif, est très peu accessible, en raison de son recouvrement par les bases élargies des filets staminaux. Le comportement des pollinisateurs ne montre d'ailleurs aucune exploitation directe du disque, dont les sécrétions (incluant probablement du saccharose, comme dans *Calystegia sepium* d'après BARGONI, 1972) peuvent se déverser dans les structures pétales du niveau suivant.

b - La base de la corolle présente 5 rainures alternant avec les étamines, et tapissées d'un épiderme sécréteur bien irrigué par la proximité de 5 nervures. Le fond de ces rainures constitue des cornets où s'accumulent les sécrétions pétales et discales. Ce mélange, issu de 2 niveaux différents, est exploité par les Hyménoptères à longue langue. Le volume de liquide disponible peut être évalué à 0,3 mm³ par rainure (env. 300 µm de diamètre et 1 mm de hauteur), soit 1,5 mm³ (ou µl) par fleur. En réalité, il doit être supérieur, car la capillarité fait certainement remonter le liquide assez haut sur la corolle.

c - Les filets sont couverts de poils pluricellulaires trapus, dont la fonction semble double. D'une part, ils fournissent une bonne prise aux pattes des Hyménoptères, lorsque ceux-ci viennent puiser le nectar accumulé dans le niveau 2. D'autre part, ils retiennent efficacement les grains de pollen tombés des anthères (niveau 4), et constituent ainsi une zone secondaire de collecte.

d - Les anthères sont naturellement le niveau privilégié de récolte du pollen. L'assise tapétale sécrète des globules fixant énergiquement la fuchsine de Ziehl (sans doute protéiques, Fig. 2, flèche), et intervenant probablement dans l'adhésion des grains entre eux et avec le corps du vecteur.

e - Les branches stigmatiques possèdent une large surface sécrétrice. Le mucus est épongé par la trompe des *Syrphidae*, surtout le matin.

Discussion

Les Convolvulacées tropicales semblent, d'après la littérature (AUSTIN, 1980), montrer des modes de pollinisation très spécialisés, par les Hyménoptères (*Ipomoea*), les Lépidoptères (*Rivea*, et *Ipomoea* sect. *Calonyction*, à floraison nocturne) et même des Colibris (*Stictocardia*).

Des observations personnelles réalisées à Madagascar sur *Ipomoea pes-caprae*

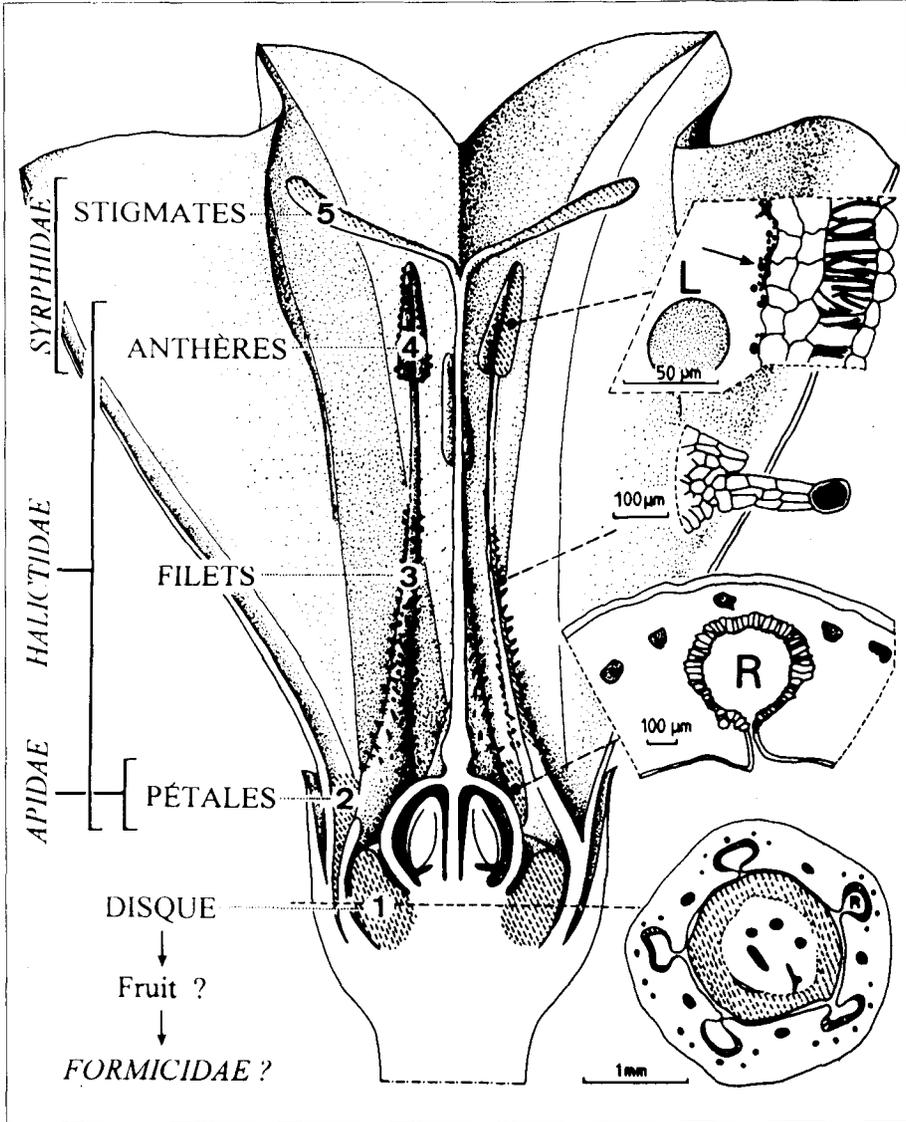


Figure 2 : Localisation des niveaux sécréteurs sur une section longitudinale schématisée de la fleur de *Convolvulus arvensis*.

A gauche : zones d'activité des vecteurs de pollen.

A droite : détails histologiques (coupes transversales) des niveaux 1 à 4 (flèche : globules couvrant le tapis). Disque ovarien en tirets, L : loge pollinique, R : rainure sécrétrice.

(L.) R. Br. (cf. aussi DEVAL, 1987 ; DEVAL & THIEN, 1989) et *Hewittia scandens* (Milne) Mabblerley, ainsi qu'en Guyane française sur divers *Merremia*, confirment l'étroitesse de ces coadaptations. Chez *Hewittia*, cependant, deux *Apidae* de taille différente interviennent: les plus petits pénètrent dans le tube corollin et peuvent transférer aux stigmates globuleux le pollen adhérant à leur corps ; les plus grands (*Apis* sp.) restent au-dehors et le transfert s'effectue probablement par leur langue allongée. Les nectaires pétales (niveau 2) sont les cibles privilégiées, fréquemment soulignées par des plages pigmentées en jaune ou en pourpre (flavonoïdes).

Dans les genres "tempérés" *Convolvulus* - et probablement aussi *Calystegia* - les structures florales favorisent des comportements plus diversifiés. En particulier, la diptérophilie partielle du Liseron permet une pollinisation efficace, même lorsque sa corolle dressée est remplie d'eau par les pluies d'orage, impliquant une impossibilité d'accès aux rainures pétales, ainsi qu'une dilution des sécrétions. L'activité des Hyménoptères - surtout les *Halictidae* - peut y être aussi modifiée par la pléogamie femelle, signalée depuis longtemps chez *Convolvulus* (PECHOUTRE, 1909) : les étamines avortent dans toutes les fleurs de certains individus, quelques fleurs seulement d'autres individus, tandis que persistent des individus à fleurs complètes. On a donc dans une même population des individus femelles, hermaphrodites-femelles et hermaphrodites.

Des avortements d'étamines existent aussi chez certains *Ipomoea* malgaches, mais ne s'étendent pas à tout l'androéc.

L'attraction de pollinisateurs à comportements différents traduit également une capacité à coloniser des milieux instables.

Les Convolvulacées tropicales possèdent par ailleurs de nombreuses structures sécrétrices extraflorales (BECKMANN & STUCKY, 1981 ; KEELER, 1977, 1980 ; KEELER & KAUL, 1979), en particulier pétiolaires et intersépales, histologiquement assez semblables aux nectaires pétales (niveau 2), ainsi que des trichomes sécréteurs sur les tiges (*Operculina turpethum*, obs. pers.) proches de ceux des filets (niveau 3). De telles structures renforcent la présence des pollinisateurs potentiels, tout en limitant les déprédations dues aux parasites, par une "fidélisation" des fourmis (KEELER, 1980 ; BECKMANN & STUCKY, 1981). Ces insectes offrent en effet une protection relative contre les *Bruchidae*, importants destructeurs de graines.

Les nectaires extrafloraux ne sont guère développés chez *Convolvulus* (et *Calystegia*), du moins dans nos régions. En revanche, la question des relations de ces genres avec les fourmis se pose.

On a vu que le disque ovarien demeure peu accessible aux pollinisateurs, à cause de la disposition des bases élargies des filets staminaux. Or cette structure persiste au début de la fructification et reste sécrétrice. Elle est abritée par le calice accrescent. Peut-être les fourmis accèdent-elles au nectar suintant entre les sépales ? Une protection du jeune fruit pourrait alors être assurée.

Le disque se différencie au cours de la fructification chez la Convolvulacée malgache archaïque *Humbertia* (DEROIN, 1993) : il est jusqu'alors inclus dans la paroi ovarienne. Ce disque, primitivement lié à la physiologie du fruit, apparaît fonctionnel juste avant l'anthèse chez toutes les autres Convolvulacées : il peut alors jouer un rôle dans la biologie de la pollinisation.

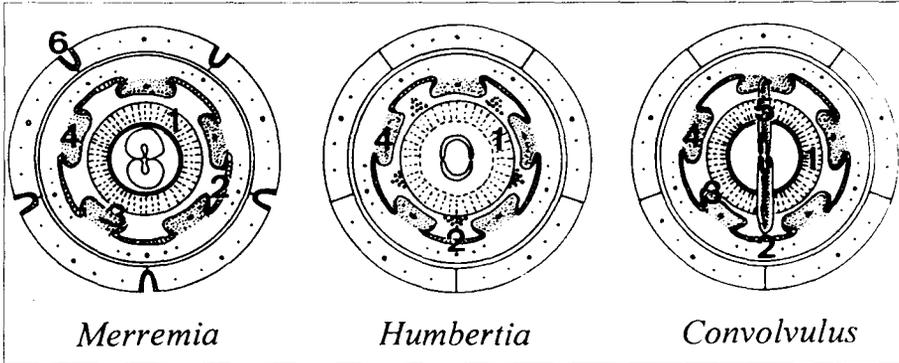


Figure 3 : Diagrammes floraux comparatifs de *Merremia*, *Humbertia* et *Convolvulus* (vue polaire). Niveaux sécréteurs numérotés (cf. Fig. 2, 6 : nectaire intersépalaire), étamines en pointillés, disque en tiretés.

Conclusion

L'étagement des zones sécrétrices *sensu lato* de *C. arvensis* est clairement corrélé aux modalités de pollinisation (Fig.2). Or, des modifications dans la morphologie de la corolle, des stigmates ou dans des longueurs d'étamines - celles-ci dépendantes de la phyllotaxie de la fleur d'après les travaux de LEFORT (1951) - peuvent déjà expliquer l'intervention de pollinisateurs aux comportements différents selon les espèces.

La nature et la localisation des tissus sécréteurs semblent plutôt caractériser les genres. Une comparaison topographique de la fleur de *Convolvulus* avec celles de *Merremia* et *Humbertia* (Fig.3) met ainsi en évidence les divergences dans la disposition des niveaux de sécrétion, cibles des pollinisateurs éventuels. Le genre *Convolvulus* possède 5 niveaux inclus dans la corolle. En revanche *Merremia* montre un sixième niveau (nectaires intersépalaire), indiquant des relations avec les fourmis, mais n'a pas de grands stigmates attractifs (niveau 5) : il n'y a pas d'adaptation à la diptérophilie. *Humbertia* est pauvre en structures sécrétrices : la pollinisation y est sans doute très spécialisée. Cette étude préliminaire conduit donc à penser que les tissus sécréteurs se sont, au cours de l'évolution, différenciés à la fois vers le centre (*Convolvulus*), mais aussi vers l'extérieur (*Merremia*), si l'on considère les nectaires sépalaire - nommés sans doute à tort "extrafloraux" -. Cette dernière tendance contredirait alors la théorie classique de FAHN (1953, 1974) sur la phylogénie de la disposition des nectaires : ceux-ci devraient apparaître toujours plus près de l'ovaire. On voit donc ici tout l'intérêt de considérer à la fois les représentants tempérés et tropicaux d'une famille, pour tenter d'expliquer les coadaptations plantes-insectes.

Bibliographie

- AUSTIN, D. F., 1980 - *Convolvulaceae*. In : DASSANAYAKE, M. D. & FOSBERG, F., Flora of Ceylon, 1 : 288-363.
- BARGONI, N., 1972 - Sintesi di saccarosio nel nettario di *Convolvulus sepium* L. (= *Calystegia sepium* (L.) R. Br.). *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, **48** : 1159-1160.
- BECKMANN, R. L. & STUCKY, J. M., 1981 - Extrafloral nectaries and plant guarding in *Ipomoea pandurata* (L.) G. F. W. Mey. (*Convolvulaceae*). *Amer. J. Bot.*, **68** : 72-79.
- BERLAND, L., 1976 - Hyménoptères de France. Tome II. In Atlas d'Entomologie. Boubée, Paris, 198 p.
- BÜRGERSTEIN, A., 1889 - Einige Beobachtungen an den Blüten der Convolvulaceen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **7** : 370-375.
- CHINERY, M., 1988 - Insectes d'Europe occidentale. Arthaud, Paris, 320 p.
- DEROIN, Th., 1992 (publ. 1993) - Anatomie florale de *Humbertia madagascariensis* Lam. Contribution à la morphologie comparée de la fleur et du fruit des *Convolvulaceae*. *Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris*, 4 sér., 14, section B, *Adansonia*, n° **2** : 235-255.
- DEVALL, M. S., 1987 - Ecology of *Ipomoea pes-caprae* (*Convolvulaceae*) at Grand Isle, Louisiana. *Proc. Louisiana Acad. Sci.*, **50** : 7-12.
- DEVALL, M. S. & THIEN, L. B., 1989 - Factors influencing the reproductive success of *Ipomoea pes-caprae* (*Convolvulaceae*) around the Gulf of Mexico. *Amer. J. Bot.*, **76** : 1821-1831.
- FAHN, A., 1953 - The topography of the nectary in the flower and its phylogenetical trend. *Phytomorphology*, **3** : 424-426.
- FAHN, A., 1974 - Plant Anatomy. Pergamon Press, Oxford, 2 éd., 611 p.
- HEGI, G., 1927 - *Convolvulus arvensis* L. In Flora von Mittel-Europa. Lehmann, Munich, vol. 5, 3 : 2086-2089.
- HILDEBRAND, F., 1909 - Einige weitere biologische Beobachtungen. *Beih. Bot. Centralbl.*, **24** : 83-95.
- KEELER, K. H., 1977 - The extrafloral nectaries of *Ipomoea carnea* (*Convolvulaceae*). *Amer. J. Bot.*, **64** : 1182-1188.
- KEELER, K. H., 1980 - The extrafloral nectaries of *Ipomoea leptophylla* (*Convolvulaceae*). *Amer. J. Bot.*, **67** : 216-222.
- KEELER, K. H. & KAUL, R. B., 1979 - Morphology and distribution of petiolar nectaries in *Ipomoea* (*Convolvulaceae*). *Amer. J. Bot.*, **66** : 946-952.
- LEFORT, M., 1951 - Contribution à l'étude de quelques Convolvulacées tropicales. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11 sér., **12** : 193-217.
- MARTIN, F. W., 1970 - Self and interspecific incompatibility in the *Convolvulaceae*. *Bot. Gaz.*, **131** : 139-144.
- PECHOUTRE, F., 1909 - Biologie florale. Doin, Paris, 369 p.
- RICHER, P. P., 1905 - Recherches expérimentales sur la pollinisation. Asselin & Houzeau, Paris, 151 p.
- STÄGER, R., 1914 - *Convolvulus arvensis* L. In Beobachtungen über das Blühen einer Anzahl einheimischer Phanerogamen. *Beih. Bot. Centralbl.*, **31** (281-321) : 309-310.
- WADDINGTON, K. D., 1979 - Flight Patterns of three Species of Sweat Bees (*Halictidae*) Foraging at *Convolvulus arvensis*. *J. Kansas Entom. Soc.*, **52** : 751-758.