

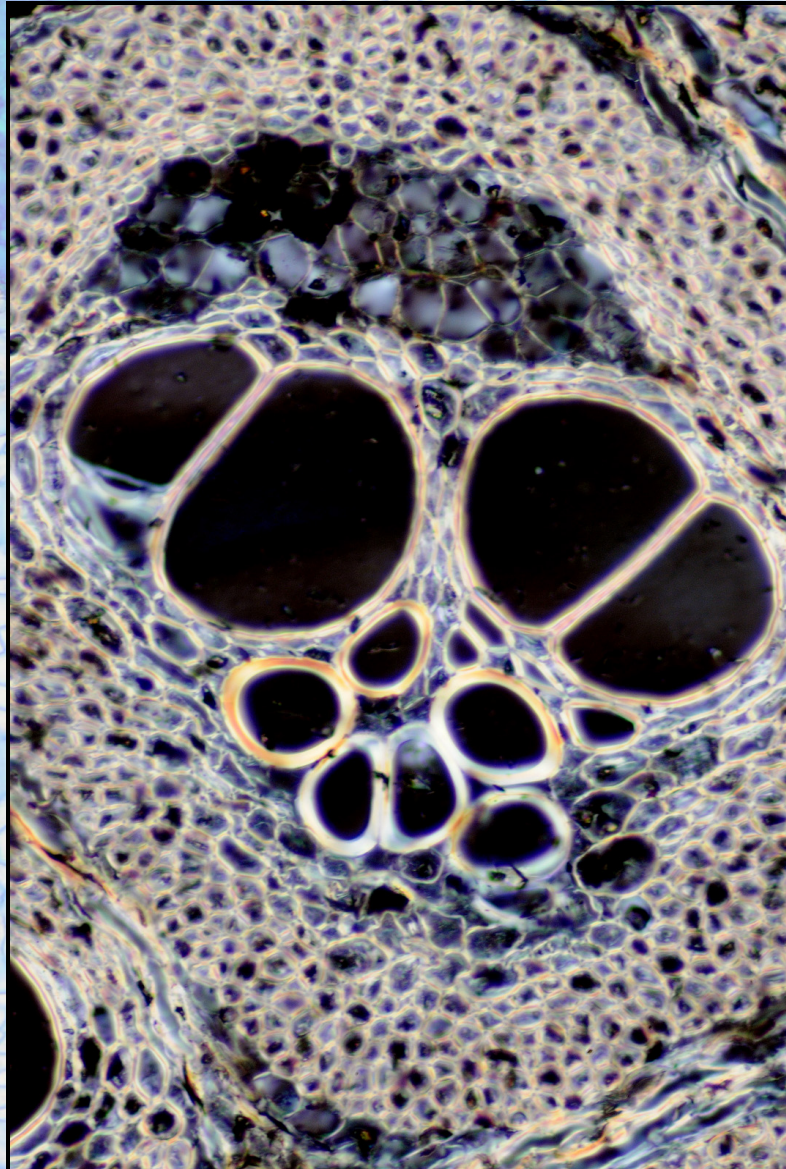


Master de Systématique Evolution Paléontologie

Année Universitaire 2007-2008



ANATOMIE DES PALMIERS (*ARECACEAE* BERCHT. & J.PRESL) ET IDENTIFICATION : APPLICATION À L'ARCHÉOBOTANIQUE.



Romain THOMAS

Sous la direction de :

Nima SAEDLOU

Dario De FRANCESCHI

UMR 5143

Equipe Paléodiversité, Systématique et
Evolution des Embryophytes.

Margareta TENGBERG

UMR 7041

Archéologie et Sciences de l'Antiquité.

Soutenu le 26 juin 2008.

Résumé

Sur la base de matériel actuel provenant de spécimens de cinq genres *Arecaceae* Bercht. & J.Presl, *Chamaerhops* L., *Phoenix* L., *Medemia* Wuerttemb. ex H.Wendl., *Hyphaene* Gaertn. et *Nannorrhops* H.Wendl., des études d'anatomie comparées ont servi à mettre en évidence les caractéristiques anatomiques et phytolithaires de chacun d'eux. La construction d'une base de connaissances (Identification Assistée par Ordinateur sous Xper²) a été réalisée, permettant une identification des différentes espèces potentiellement rencontrées. Toutes les parties de la plante ont été étudiées : racine, stipe, axe foliaire, limbe, inflorescence, fruit et graine. Ce travail a permis une étude plus approfondie du polymorphisme de l'anatomie des palmiers et de décrire pour la première fois le pétiole de *M. argun* Wuerttemb. ex H.Wendl. ainsi que le stipe de *N. ritchiana* H.Wendl.

L'étude a ensuite rapidement trouvé une application dans le domaine de l'archéologie. Des restes de palmiers sont en effet présents sur de nombreux sites archéologiques d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient, généralement sous forme soit carbonisée, en raison de leur utilisation comme combustible, soit de tissus végétaux. Dans les régions où plusieurs genres *Arecaceae* coexistent, leur identification précise n'est que très rarement assurée. Outre la détermination botanique, la distinction, du point de vue anatomique, de la partie de la plante utilisée (stipe *versus* axe foliaire) a été réalisée. En effet, les proportions des différentes structures permettront d'aborder des questions relatives à la gestion des populations de palmiers sauvages ou cultivés. Une étroite collaboration avec le laboratoire de recherche des musées de France a permis d'identifier grâce à ces critères un filet daté de la première moitié du IV^e millénaire av. J.-C.

Abstract

Based on current material from specimens of five genera of *Arecaceae* Bercht. & J.Presl, *Chamaerhops* L., *Phoenix* L., *Medemia* Wuerttemb. ex H.Wendl., *Hyphaene* Gaertn. and *Nannorrhops* H.Wendl., studies of comparative anatomy have revealed anatomical and phytolithic features of each of them. The construction of a knowledge base (Computer Assisted Identification with Xper²) has been achieved, allowing an identification of the different species potentially encountered. All parts of the plant were studied: root, stem, leaf axis, lamina, inflorescence, fruit and seed. This work has allowed a more detailed study of polymorphism of the anatomy of palms and to describe for the first time the petiole of *M. argun* Wuerttemb. ex H.Wendl. and the stem of *N. ritchiana* H.Wendl.

Then, the study quickly found an application in the area of archaeology. Indeed, remains of palms can be found in many archaeological sites of North Africa and the Middle East, usually either as burned forms because of their having being used as fuel or as plant tissue. In regions where several types of *Arecaceae* coexist, their precise identification is very rarely provided. In addition to this botanical identification, the anatomical distinction of the plant part used (stem *versus* leaf axis) was achieved. Indeed, the proportions of different structures will enable to tackle issues relating to the management of populations of wild or cultivated palms. A close collaboration with the Research Laboratory of the Museums of France has allowed, thanks to these criteria, to identify a cordage dated from the first half of IV^e millennium BC.

Remerciements.

Je tiens à remercier tout particulièrement les personnes qui m'ont aidé à la réalisation de ce mémoire.

Une grande partie du matériel analysé m'a été communiquée par Jack B. FISHER, directeur de recherche au Fairchild Tropical Botanic Garden, une personne sans qui ce mémoire n'aurait pu voir le jour.

Une aide précieuse a été fournie par Nicole SALEL pour ses préparations anatomiques d'une qualité rarement égalée ainsi que pour ses nombreux conseils et recommandations qui m'ont permis de me perfectionner dans les techniques de préparations. Michel LEMOINE a fourni d'excellentes lames de stipes de palmiers en incluant le matériel dans la résine, technique indispensable pour l'étude de ces végétaux et demandant un grand savoir faire. En ce qui concerne l'extraction, l'étude et la description des phytolithes, Erwan MESSAGER de l'Institut de paléontologie humaine, et Magali CHACORNAC de l'Institut de recherche pour le développement, au moyen de leurs travaux de recherche précédents, m'ont apporté le savoir faire et la connaissance nécessaire pour l'analyse de ces particules de silice.

Monique DUPERON-LAUDOUENEIX et Jean DUPERON ont apporté leur précieuse expérience en identification pour réaliser divers tests et effectuer, en quelque sorte, une validation de la base Xper.

Je remercie également Frédéric TRONCHET qui a bien voulu assurer une relecture attentive de ce travail.

L'aspect archéologique de ce travail a été coordonné par Margareta TENGBERG, ce qui m'a permis de découvrir l'archéologie du Moyen-Orient ainsi que de pouvoir m'investir dans ce domaine de recherche.

De nombreux conseils indispensables m'ont été communiqués par Nima SAEDLOU et particulièrement Dario DE FRANCESCHI, qui ont supervisé toute la partie botanique de ce travail.

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	2
I. GÉNÉRALITÉS SUR LES PALMIERS.....	3
A. CLASSIFICATION.....	3
B. GROUPE ÉTUDIÉ : LES <i>CORYPHOIDEAE</i> BURNETT.....	5
C. MORPHOLOGIE ET ANATOMIE DES PALMIERS.....	5
II. ETUDE ANATOMIQUE.....	17
A. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	17
B. <i>CHAMAEROPS HUMILIS</i> L.....	18
C. <i>PHOENIX DACTYLIFERA</i> L.....	19
D. <i>MEDEMA ARGUN</i> (MART.) WUERTTEMB. EX H. WENDL.....	20
E. <i>HYPHAENE THEBAICA</i> (L.) MART.....	21
F. <i>NANNORRHOPS RITCHIANA</i> (GRIFF.) H. WENDL.....	21
III. L'IDENTIFICATION ASSISTÉE PAR ORDINATEUR (IAO).....	23
A. L'IDENTIFICATION : DÉFINITION ET FORMALISATION.....	23
B. DESCRIPTION ET UTILISATION DE LA BASE DE CONNAISSANCE.....	24
IV. LES PALMIERS ET L'ARCHÉOLOGIE.....	26
A. UTILISATIONS ACTUELLES DES PALMIERS ET CONNAISSANCES ARCHÉOLOGIQUES.....	26
B. IDENTIFICATION D'OBJETS ARCHÉOLOGIQUES.....	27
CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....	29
BIBLIOGRAPHIE.....	30
ANNEXE I : CLASSIFICATIONS ET CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES DES PALMIERS ÉTUDIÉS.....	32
A. <i>CHAMAEROPS HUMILIS</i> L.....	32
B. <i>PHOENIX DACTYLIFERA</i> L.....	33
C. <i>MEDEMA ARGUN</i> (MART.) WUERTTEMB. EX H. WENDL.....	34
D. <i>HYPHAENE THEBAICA</i> (L.) MART.....	35
E. <i>NANNORRHOPS RITCHIANA</i> (GRIFF.) H. WENDL.....	36
ANNEXE II : PLANCHE PHOTOGRAPHIQUE DU STIPE.....	37
ANNEXE III : PLANCHE PHOTOGRAPHIQUE DU PÉTIOLE.....	38
ANNEXE IV : PLANCHE PHOTOGRAPHIQUE DU LIMBE (CT).....	39
ANNEXE V : PLANCHE PHOTOGRAPHIQUE DU LIMBE (VUE PARADERMALE).....	40
ANNEXE VI : MÉTHODES DES PRÉPARATIONS ANATOMIQUES.....	41
ANNEXE VII : PROTOCOLE DE PRÉPARATION DES ÉCHANTILLONS DE LA COLLECTION DE RÉFÉRENCE DE PHYTOLITHES.....	44
ANNEXE VIII : PROTOCOLE POUR L'OBSERVATION AU MEB.....	44
ANNEXE IX : CARTE GÉOGRAPHIQUE DES SITES ARCHÉOLOGIQUES.....	45
ANNEXE X : LOGICIEL XPER ²	46

Abréviations utilisées dans le texte :

CA : Cellule Annexe.

CAL : Cellule Annexe Latérale.

CAP : Cellule Annexe Polaire.

CT : Coupe Transversale.

FEF : Faisceau Exclusivement Fibreux.

FFV : Faisceau Fibrovasculaire.

Illustration de couverture : FFV de *H. thebaica* en contraste interférentiel.

Introduction.

Les *Arecaceae* Bercht. & J.Presl, sont une famille pantropicale avec de rares extensions subtropicales dont les premiers enregistrements fossiles datent du Santonien (84 Ma). Les palmiers sont très étudiés au niveau de leur morphologie, ainsi de nombreuses clefs d'identifications sont actuellement disponibles. Leur anatomie si particulière n'a fait l'objet que de quelques grandes études partielles et actuellement peu reprises. La description d'une partie des organes de certaines espèces ainsi que de certains taxons manque encore. Au vu de la rareté de ces descriptions, souvent uniques, le polymorphisme n'a donc que très rarement été étudié. Ces études étant essentiellement descriptives, aucune clef d'identification anatomique n'a jusqu'alors été entreprise. Ce travail, par une approche comparative, apportera une première aide à l'identification par le biais de l'Identification Assistée par Ordinateur et permettra de couvrir un peu plus le polymorphisme.

Les palmiers ont une très forte importance locale actuelle et passée dans tout le pourtour méditerranéen ainsi qu'au Moyen-Orient. Dans ces deux régions, les conditions climatiques difficiles font que les palmiers sont souvent les seuls « arbres », d'où leur utilisation. Ils se retrouvent donc en quantité non négligeable sur de nombreux sites archéologiques. L'identification taxinomique des restes ou objets ainsi que la distinction entre le stipe et l'axe foliaire n'étaient jusqu'à présent pas réalisées.

L'objet de ce travail est donc de mettre en relation l'anatomie végétale et l'archéobotanique dans un but d'approfondir les conclusions possibles en archéologie.

Cinq genres sont endémiques des deux régions étudiées, à savoir le bassin méditerranéen et le Moyen-Orient : *Chamaerhops* L., *Phoenix* L., *Medemia* Wuerttemb. ex H.Wendl., *Hyphaene* Gaertn. et *Nannorrhops* H.Wendl. Selon la disponibilité, les parties suivantes de ces genres ont été analysées : racine, tige, feuille (axe foliaire et limbe), fruit, graine ainsi que les phytolithes. Après avoir réalisé une description de l'anatomie générale de ces palmiers, l'étude reprend genre par genre les caractères nécessaires à leur identification et ce pour chaque partie du végétal. Les premières descriptions du pétiole de *M. argun* Wuerttemb. ex H.Wendl., du stipe de *N. ritchiana* H.Wendl. ainsi que celle d'un nouveau type de stomate tétracytique seront effectuées. L'Identification Assistée par Ordinateur sera abordée ainsi que le fonctionnement et le contenu de la base de connaissance réalisée sous Xper². Enfin, un rapide aperçu des multiples applications de ce travail dans le domaine de l'archéologie montrera l'intérêt et l'utilité de ce mémoire.

I. Généralités sur les palmiers.

A. Classification.

Famille : *Palmae* Juss., *Gen. pl.* : 37 (1789), *nom. cons.* — *Areaceae* Bercht. & J.Presl, *Přir. Rostlin* : 266 (1820), *nom. alt.* — Type : *Areca* L.

Les *Areaceae* appartiennent au groupe des *Commelinidae* Takht. (Commelinids) inclus dans le clade des Monocotylédones, ou Monocots selon la terminologie de l'APG II system (59000 espèces, 22 % des Angiospermes). La synapomorphie principale des Commelinids est de posséder une classe d'acide organique spécifique dans la paroi cellulaire (acides coumarique, diféruleque et férulique) mise en évidence en microscopie par fluorescence UV. Tout le monde sait reconnaître un palmier, mais aucune synapomorphie morphologique n'a encore clairement été définie. UHL & DRANSFIELD (1987) ont essayé de formaliser deux caractères dérivés partagés : (i) une **tige ligneuse**, (ii) des **feuilles pliées** dans le bourgeon et **divisées** dans la plupart des groupes. Le mécanisme unique de **morphogénèse** de la feuille, encore mal compris, pourrait s'ajouter à ces deux caractères.

L'élaboration de groupes naturels au sein de la famille des *Areaceae* a longtemps été basée sur une classification uniquement morpho anatomique. Ainsi, BURRET (1953) et BECCARI & PICHI-SERMOLLI (1956) considéraient respectivement 7 et 8 sous-familles de palmiers. La première édition du *Genera Palmarum* (UHL & DRANSFIELD 1987, GP1) reconnaissait six sous-familles. Elle se basait sur des informations morphologiques, anatomiques, embryologiques, cytologiques, écologiques et fossiles et a constitué les bases de recherche pour la classification actuelle. Les sous-familles retenues étaient les suivantes : *Calamoideae* Beilschm., *Nypoideae* Griff., *Coryphoideae* Burnett, *Ceroxyloideae* Drude, *Arecoideae* Burnett et les *Phytelephantoideae* Drude. Les dernières phylogénies moléculaires (DRANSFIELD *et al.* 2005, ASMUSSEN *et al.* 2006) tendent à maintenir une stabilité taxinomique et de reconnaître des entités morphologiques sans que cela ne nuise à l'intégrité phylogénétique de la classification. Les séquençages moléculaires de ces travaux sont basés sur l'ADN plastidial : région matK, trnL, trnF et les introns rps16 et rbcL (Fig. 1).

Actuellement, les palmiers comprennent 190 genres (DRANSFIELD *et al.* 2005) répartis dans cinq sous-familles : parmi les six citées, celle des *Phytelephantoideae* est reléguée au statut de tribu, les *Phytelephea* Horan., au sein des *Ceroxyloideae*. Ainsi, de nombreux groupes du GP1 correspondent à la conception systématique actuelle : la monophylie de la plupart des clades est maintenue avec cependant quelques remaniements des relations entre les genres. Ces nouvelles analyses ont naturellement abouti à modifier la circonscription de certains taxons et ont ainsi conduit à transférer certaines tribus d'une sous-famille à une autre.

Les palmiers ont une répartition pantropicale avec des extensions subtropicales (CORNER 1966). Les limites extrêmes sont 44° Nord (Europe) et 44° Sud (Nouvelle-Zélande) et sont des reliques d'une distribution plus étendue lors de périodes plus chaudes, il y a 84 Ma (Santonien) (DAGHLIAN 1981, MULLER 1984). Les restes fossiles de cette période sont des feuilles de *Sabal magothiensis* et un stipe *Palmoxydon cliffwoodensis*. En effet, les palmiers, ne pouvant subsister qu'à des températures supérieures à 10 °C de moyenne annuelle, sont de bons marqueurs climatiques en paléobotanique. La quasi-totalité des genres est restreinte aux trois continents tropicaux (Afrique, Amérique, Asie) : aucun genre, sauf un *Cocos* L., n'est pan tropical ; les genres appartiennent soit au « Nouveau Monde » soit à l'« Ancien Monde », sauf les deux genres *Elais* Jacq. et *Raphia* P.Beauv. ; soit à l'Afrique, soit à l'Asie, sauf les quatre genres *Phoenix* L., *Hyphaene* Gaertn., *Borassus* L. et *Calamus* L.

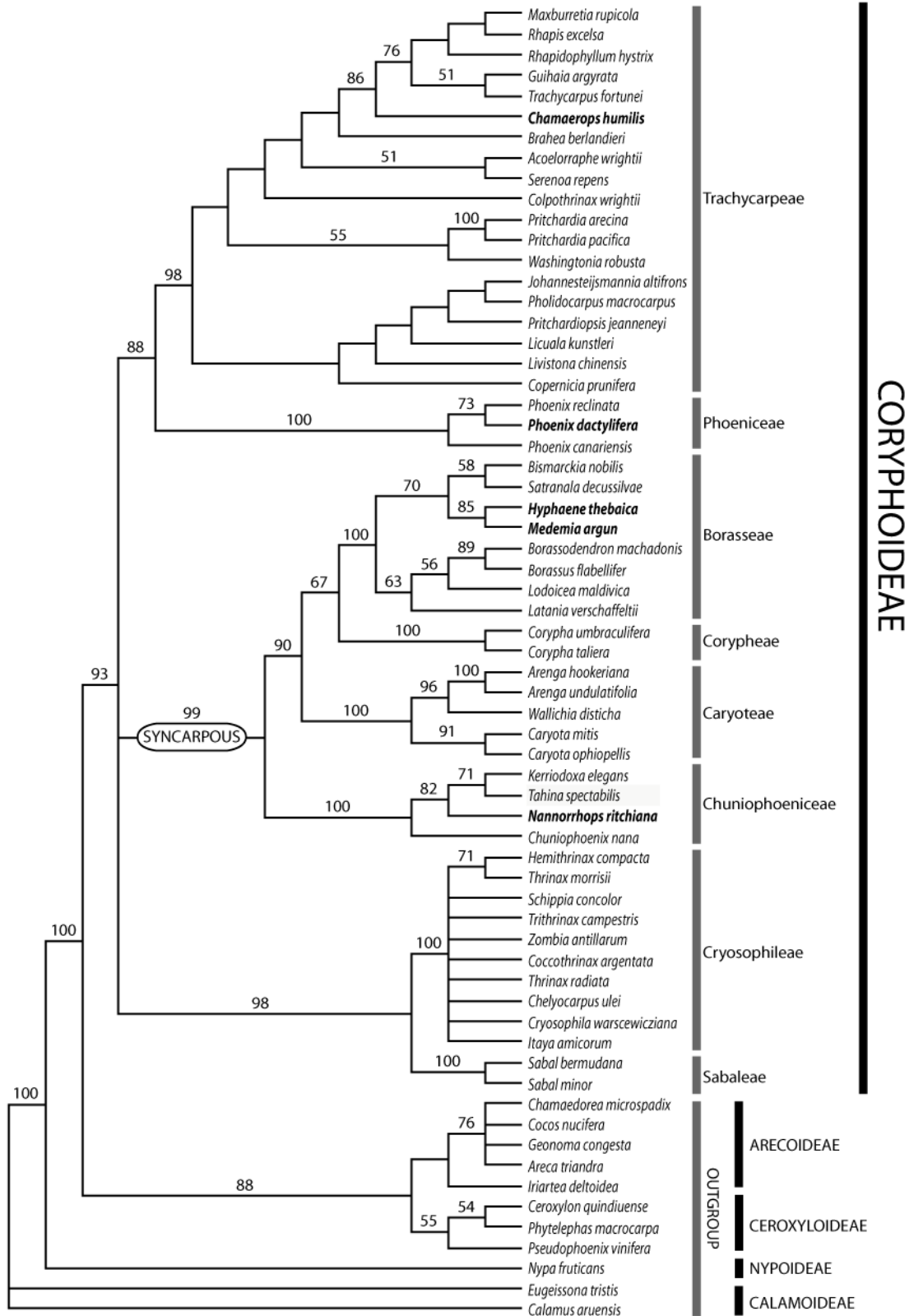


Fig. 1 : phylogénie de la sous-famille des *Coryphoideae* présentant la position des genres étudiés. La classification est celle de DRANSFIELD *et al.* (2005). L'arbre est un consensus strict de 282 arbres, (longueur : 1171 pas; indice de consistance : 0,73 ; indice de rétention : 0,82) avec les pourcentages de bootstrap sur les branches (DRANSFIELD *et al.* 2008, modifié).

B. Groupe étudié : les Coryphoideae Burnett.

Les palmiers inclus dans cette étude font tous partie de la sous-famille des *Coryphoideae*. Cette dernière comprend huit tribus et 44 genres (Fig. 1). Les taxons étudiés sont les suivants (la nomenclature donnée ici et plus tard est celle de : World Checklist of Monocotyledons (site Internet 1), et The International Plant Names Index (IPNI, site Internet 2) pour les espèces et de DRANSFIELD *et al.* (2005) pour les rangs supérieurs) :

- *Chamaerops humilis* L., *Sp. pl.* 2 : 1187 (1753).
- *Phoenix dactylifera* L., *Sp. pl.* 2 : 1188 (1753).
- *Medemia argun* (Mart.) Wuerttemb. ex H.Wendl., *Bot. Zeitung (Berlin)* 39 : 93 (1881).
- *Hyphaene thebaica* (L.) Mart., *Hist. Nat. Palm.* 3 : 226, t. 131-133 (1838).
- *Nannorrhops ritchiana* (Griff.) H.Wendl., *Bot. Zeitung (Berlin)* 37 : 148 (1879).

Pour un détail de la position systématique et de quelques caractéristiques écologiques de ces espèces, se reporter à la Fig. 1 et à l'Annexe I.

C. Morphologie et anatomie des palmiers.

Cette partie apportera quelques notions de morphologie mais surtout d'anatomie, nécessaires à la compréhension de la description des différents genres. L'organisation des organes observés sera expliquée de façon générale : la racine, la tige, la feuille, l'inflorescence, les fruits, les graines et enfin les inclusions cellulaires. Pour ces descriptions, je me baserai essentiellement sur BOUREAU (1957), TOMLINSON (1961) et TOMLINSON (1990).

1. La racine.

a) Morphologie générale.

En raison d'une faible disponibilité de ce matériel et de la très rare utilisation des racines, l'étude de cette structure, dans ce mémoire reste assez limitée.

La racine primaire est très petite et est rapidement remplacée par des racines latérales (secondaires ou adventives). Elles prennent leur naissance à la base de la tige (le bulbe) et forment de grosses masses sous le niveau du sol. Néanmoins, il semblerait que les racines puissent se développer sur toute la longueur de la tige ce qui s'observe chez certains palmiers par la présence de racines aériennes. La ramification racinaire atteint une hiérarchie d'ordre quatre au maximum avec un brutal changement de longueur et de diamètre entre chaque ordre TOMLINSON (1990). Les poils absorbants sont absents, l'absorption se fait par les ramifications d'ordre 3 et 4 qui atteignent un diamètre inférieur à 0,5 mm. Des racines aériennes sont parfois présentes. Elles peuvent être un élément de soutien en jouant le rôle de contreforts latéraux, ou bien encore s'ériger en tant qu'épine sur le stipe. Il n'est pas rare chez les palmiers de retrouver les racines d'ordre deux transformées en pneumatophores de 10 à 15 cm de haut. Les racines se régénèrent après certaines lésions (TOMLINSON 1990).

b) Anatomie générale.

De formation primaire, les racines ne présentent pas de croissance secondaire et ont une organisation similaire à celle des Monocotylédones (stèle polyarche). Elles présentent un intérêt particulier en raison de leur grande longévité mais n'ont pas fait l'objet de beaucoup d'études. L'épiderme des racines de premier ordre est formé par de larges cellules à paroi subérisées ou lignifiées (Fig. 2). Sous l'épiderme se trouve un exoderme qui se lignifie chez les vieilles racines assurant un rôle protecteur. La partie interne est divisée en deux : le cortex (périphérie) et la stèle (centre). La partie médiane du cortex est constituée de larges canaux aérifères ainsi que de faisceaux fibreux (cf. plus bas) très variables d'une espèce à l'autre en fonction de leur disposition, leur taille et la lumière des cellules. La stèle présente également une forte diversité en fonction de sa forme et de ses types cellulaires. Pour les différents types racinaires connus, se reporter aux travaux de DRABBLE (1904) et MAHABALE & UDWADIA (1960) qui, après une étude de 37 espèces, ont identifié plusieurs caractères diagnostiques.

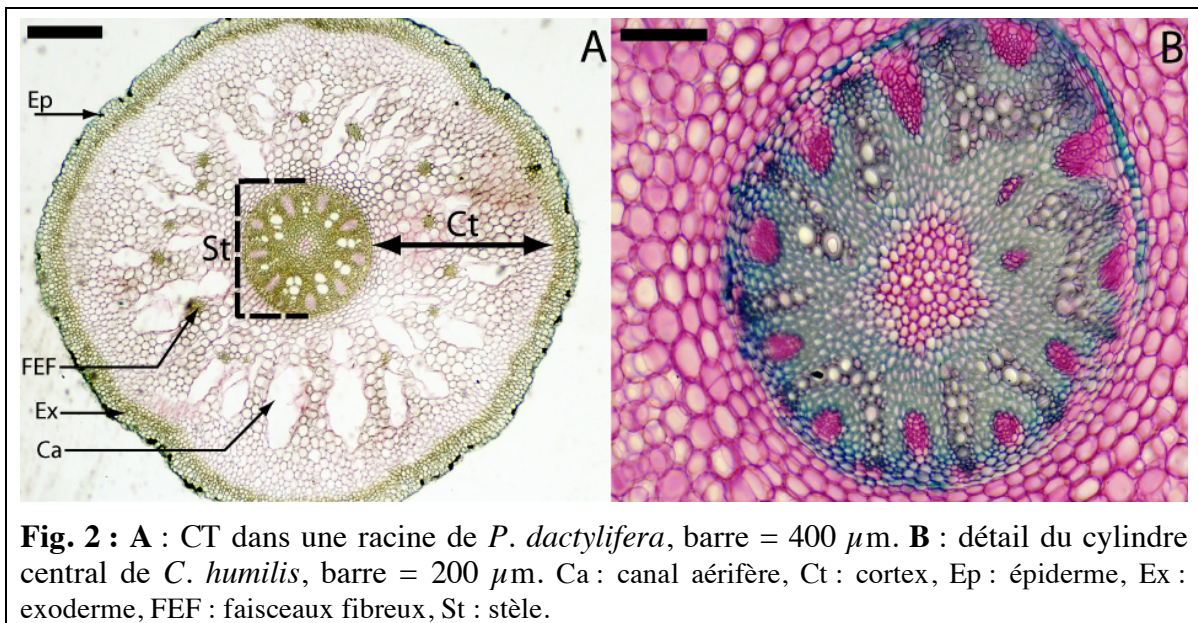


Fig. 2 : A : CT dans une racine de *P. dactylifera*, barre = 400 μm . B : détail du cylindre central de *C. humilis*, barre = 200 μm . Ca : canal aérifère, Ct : cortex, Ep : épiderme, Ex : exoderme, FEF : faisceaux fibreux, St : stèle.

2. La tige.

a) Morphologie générale.

Plusieurs types de tige peuvent se rencontrer.

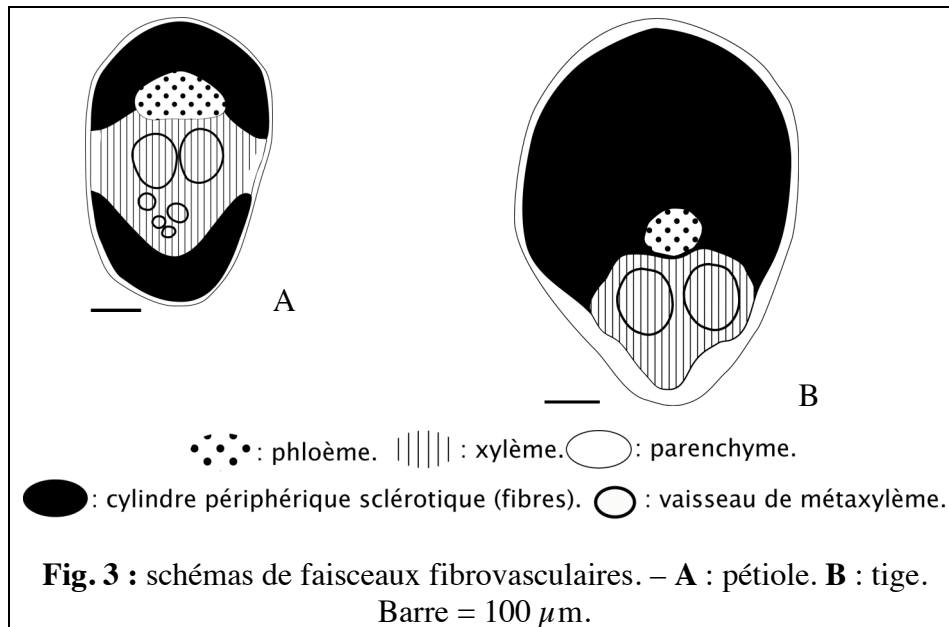
Tige solitaire, en colonne. – Elle peut mesurer jusqu'à 62 m (*Ceroxylon* Bonpl. ex DC., *Ceroxyloideae* Drude). En temps normal, aucune branche (i.e. ramification) ne se développe, mais une blessure du bourgeon apical peut entraîner une certaine ramification. Il est à souligner qu'un seul genre présente une croissance dichotomique, *Hyphaene* Gaertn., et ressemble fortement à *Pandanus* Parkinson, (*Pandanaceae* R.Br.). **Tiges touffues.** – C'est le résultat de l'existence de drageons (développement d'un méristème situé sur les racines, rejets naissant sur racine). Ce processus peut être répété indéfiniment. Des colonies importantes peuvent se former en se propageant le long des rhizomes. Le terme de souche cespiteuse serait préférable pour cette morphologie. **Tiges courtes, entre nœuds congestionnés.** – La tige est en grande partie souterraine et ne s'étend que légèrement à la surface du sol. Les feuilles donnent l'impression de sortir directement de la terre. Une telle morphologie peut se retrouver dans plusieurs groupes : *Phoenix* L., *Raphia* P.Beauv., *Nypa* Steck... **Tiges grimpantes.** – Ces tiges sont caractérisées par de longs et fins entre nœuds.

b) Anatomie générale.

Un schéma très général peut être fait : nous pouvons distinguer l'**épiderme** toujours unisérié, un étroit **cortex** et un large **cylindre central**. Mais avant d'aller plus loin, une description des cellules conductrices et de soutien des monocotylédones s'impose.

i. Les cellules conductrices et de soutien : leur structure.

Le xylème. – Le xylème est composé de trachéides et d'éléments de vaisseaux (Fig. 3). Les premières sont des éléments conducteurs imperforés. Elles possèdent une ornementation latérale annelée ou en hélice dans le protoxylème (i.e. différencié le premier) et une paroi réticulée avec des ponctuations allongées ou scalariforme dans le métaxylème (BOUREAU 1957). Les vaisseaux sont disposés bout à bout, en séries verticales et toujours perforés (Annexe II, Fig. J et K). La perforation est dans un plan qui peut être très oblique ou au contraire transversal. Les vaisseaux, présents dans toutes les parties de la plante, portent quelquefois les divers types de perforations dans une même espèce, mais il est fréquent de trouver dans une plante déterminée les perforations toutes d'un même type.



Le phloème. – Ce sont des cellules vivantes responsables du transport de la sève élaborée. Les cellules sont allongées, disposées en file communiquant entre elles par des pores qui interrompent la paroi cellulosique (tubes criblés). Il existe également un proto-phloème et un métaphloème. L'étude du phloème des palmiers occupe une place importante en raison de son exceptionnelle longévité. En effet, à la différence des plantes à cambium secondaire, le phloème produit par les palmiers n'est pas renouvelé chaque année puisqu'il ne subit aucune contrainte mécanique.

Les fibres. – Ce sont des cellules mortes à parois lignifiées très épaisses apportant la rigidité et la solidité nécessaires au développement des organes (Annexe II, Fig. F).

Ces différents types cellulaires s'organisent pour former des faisceaux exclusivement fibreux ainsi que des faisceaux fibrovasculaires (ou mixtes) dans la racine, la tige et la feuille.

Faisceaux exclusivement fibreux (FEF). – Ce sont des faisceaux composés uniquement de fibres. Ils manquent dans le stipe de certaines espèces et ont une bonne valeur spécifique. Ils sont entourés par des cellules disposées en séries concentriques. A leur périphérie, les fibres sont très souvent recouvertes de stegmatas (cf. plus bas).

Faisceaux mixtes (FFV). – Ils sont formés par une (dans la tige) ou deux parties (dans la feuille) fibreuses, accolées à une partie conductrice libéro-ligneuse (Fig. 3).

(i) *Partie fibreuse (ou gaine interne).* – Un massif fibreux principal, plus ou moins arrondi termine la partie libérienne dans la tige et est presque toujours absent du côté ligneux. Pour les faisceaux mixtes de la feuille, un massif fibreux termine les parties libériennes et xylémienne. La partie conductrice est donc entourée d'une gaine fibreuse qui est parfois interrompue au niveau du métaxylème. Les fibres sont étroites et accolées et aux parois d'épaisseur inégales. La forme de cette partie fibreuse est très variable. Parfois, le parenchyme limitrophe est associé à cette gaine. Il est alors appelé sclérenchyme (tissu de soutien), composé de cellules qu'on qualifie de scléreuses. Ces cellules, dont la fonctionnalité s'acquiert après leur mort, ont la particularité de disposer d'une paroi secondaire épaissie (rigidifiée) et lignifiée (impermeabilisée). Le sclérenchyme apparaît donc dans les organes de la plante où la croissance en longueur a cessé. Une fois que la cellule scléreuse est morte, sa paroi rigide demeure et participe toujours au soutien de la plante.

(ii) *Partie libérienne.* – Dans la tige, elle est peu développée et se localise dans une échancrure de la partie fibreuse. Elle peut rarement se répartir en deux parties bien distinctes (pas dans cette étude). Dans la feuille, elle est très développée et se divise fréquemment, en fonction du taxon, en deux parties.

(iii) *Partie ligneuse*. – D'importance variable, cette partie comprend des petits éléments de protoxylème et d'autres plus grands et moins nombreux de métaxylème. Elle est toujours entourée par du parenchyme.

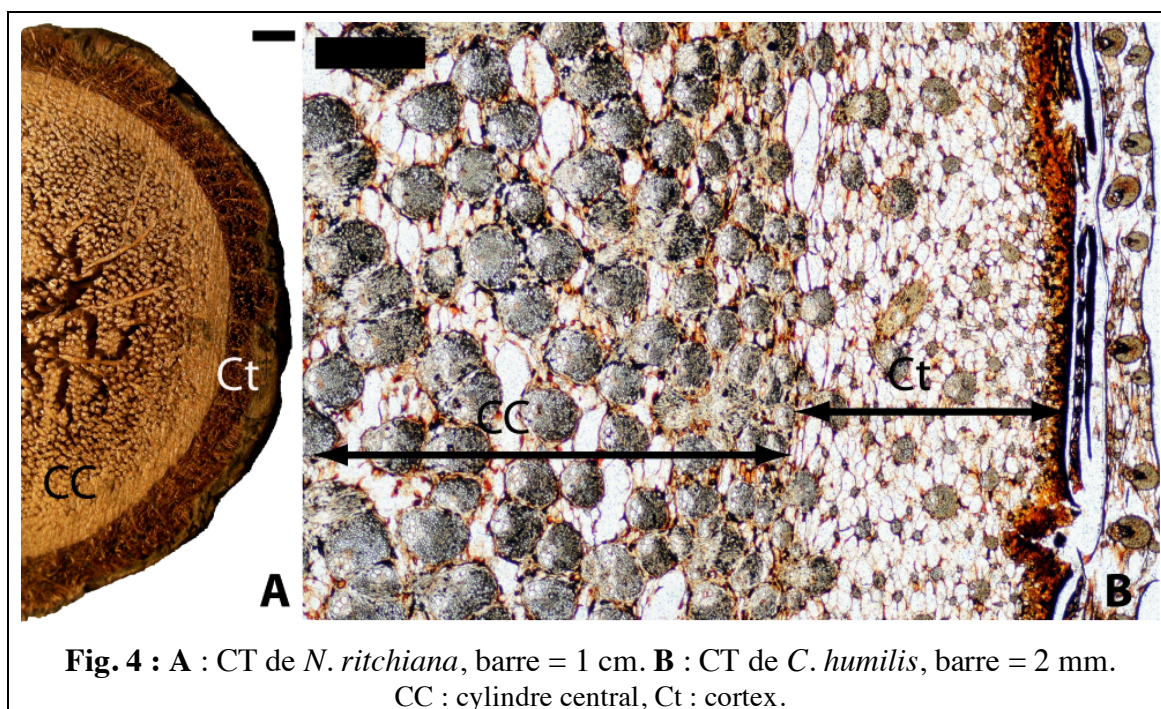
(iv) *Partie parenchymateuse (ou gaine externe)*. – Elle se trouve à la périphérie du faisceau et est composée de cellules de parenchyme tubulaire. C'est cette organisation qui forme l'appareil de soutien = faisceaux de fibres + faisceaux fibrovasculaires.

ii. L'écorce ou le périderme.

Pour quelques palmiers, particulièrement les plus petits de la sous-famille des *Arecoideae*, la tige est lisse et reste verte. L'épiderme est permanent et sa surface n'est jamais remplacée. Pour les autres, particulièrement ceux avec une large tige solitaire, l'épiderme de jeunesse est remplacé par un tissu superficiel de protection. Ce périderme n'a rien à voir avec celui des dicotylédones, cependant, un phellogène particulier peut se développer et produire une sorte d'écorce. Cette activité secondaire se localise dans le parenchyme du cortex externe. Les cellules qui en résultent se lignifient ou se subérisent au cours du temps (TOMLINSON 1990). Dans le cas de cette étude, la couche protectrice n'est généralement pas formée par l'activité secondaire d'un méristème mais plutôt par la subérisation et la sclérose du parenchyme superficiel.

iii. Organisation de la tige.

C'est une atactostèle typique (Fig. 4), les faisceaux étant dispersés dans tout le plan transversal. La partie la plus externe correspond à un cortex et se différencie de la partie centrale, ou cylindre central. Les FFV sont dispersés dans le parenchyme fondamental. Les faisceaux conducteurs de la plantule ou des premières feuilles sont directement en communication avec les racines. En revanche, les faisceaux descendant des feuilles très élevées n'atteignent pas la base du stipe. Il existe donc des anastomoses unissant l'appareil conducteur des diverses unités morphologiques qui permettent une circulation générale dans l'ensemble du végétal. Le trajet des FFV présente dans la tige une forte complexité qui ne peut être abordée dans ce mémoire (TOMLINSON 1990).



Le cortex. – Il se situe sous les différentes couches de cellules subérisées et est formé de cellules parenchymateuses non spécialisées et contient beaucoup de FEF. Les traces foliaires ainsi que les inflorescences s'insèrent dans cette zone. Des faisceaux libéro-ligneux

indépendants de la tige prolongent également directement les faisceaux foliaires. Les FFV isolés sont assez rares dans la zone corticale.

Le cylindre central. – Il est très nettement démarqué du cortex par une zone périphérique sclérotique. Cette zone comporte des FFV en très forte densité séparés les uns des autres par une fine couche de cellules parenchymateuses sclérotiques. C'est cette zone qui joue le principal support mécanique de la tige. La partie centrale de ce cylindre contient des FFV assez larges présentant une densité décroissante vers l'intérieur. Des FEF peuvent exister également dispersés çà et là dans le parenchyme fondamental.

Le tissu fondamental. – Ce tissu occupe tout le plan transversal du stipe. Les formes cellulaires varient considérablement suivant la position dans la plante. Dans la région externe du cylindre central, il est fréquemment constitué par de petites cellules étirées transversalement et à parois épaissies. Dans la région interne du stipe, les cellules sont grandes, polygonales, plus ou moins arrondies, à paroi mince. Les formes cellulaires varient encore selon qu'on observe le voisinage immédiat d'un faisceau ou un point éloigné. Autour des faisceaux, il est formé de cellules aplaties, disposées concentriquement sur 1, 2 ou 3 assises. Au près de la partie conductrice des faisceaux, les cellules sont plutôt disposées radialement. Les lacunes du parenchyme fondamental sont souvent comblées par des cellules néoformées comparables à de la thyllose (TOMLINSON 1961). La partie lignifiée des faisceaux conducteurs subit d'importantes variations suivant le niveau observé. A la base du stipe (i.e. les premiers entre nœuds), les éléments conducteurs réduits sont presque complètement entourés d'éléments lignifiés. Dans les parties supérieures (et donc la grande majorité du stipe), les fibres développées du côté libérien sont absentes du côté ligneux. C'est le caractère principal qui permet de différencier un stipe d'un pétiole (cf. Fig. 3).

Classification des faisceaux conducteurs des Monocotylédones. (CHEADLE & UHL 1948). Les types rencontrés parmi les palmiers sont :

(i) *type III A* – la limite commune au xylème et au phloème est rectiligne, mais les deux grands éléments de xylème, placés de chaque côté, sont très développés, alors que les autres sont beaucoup plus petits ;

(ii) *type IV* – le xylème est généralement constitué par un seul grand élément de xylème central, alors que les autres sont plus petits. Sa limite avec le phloème est généralement curviligne (concave).

iv. Développement de la tige.

Dès que la germination a lieu, la croissance de la tige du palmier se focalise dans la formation d'une large base. Dans les premières années, l'organisme croît en diamètre sans la formation d'entre-nœuds. La tige doit en quelque sorte terminer sa croissance en diamètre avant d'entamer sa croissance en hauteur. **Accroissement diamétral des palmiers.** – Bien que dépourvus d'assises cambiales, les palmiers peuvent accroître secondairement leur diamètre (TOMLINSON 1961). Cette croissance secondaire n'est pas due à une activité méristématique. Elle est le résultat de deux phénomènes globaux concernant les cellules de parenchyme : division cellulaire suivie d'un allongement cellulaire dans le plan tangentiel (jusqu'à 20 fois le diamètre primitif).

3. Feuille.

a) Morphologie générale.

Elle se décompose en plusieurs parties : le limbe et l'axe foliaire, ce dernier est lui-même divisé en une gaine encerclant la tige, un pétiole et un rachis portant les folioles. Les feuilles sont caractéristiquement restreintes au niveau de la cime de l'arbre. Leur insertion se fait suivant une spirale. Il convient de définir quelques termes nécessaires à la description : la partie **abaxiale** correspond à la partie dorsale ou inférieure de la foliole, du côté du phloème ; celle **adaxiale** à la partie ventrale ou supérieure de la foliole, du côté du xylème. Un limbe est

isolatéral lorsque les parties adaxiale et abaxiale sont identiques, **dorsiventral** lorsque les deux faces sont différentes.

i. Le limbe.

Les limbes sont toujours plissés. C'est une caractéristique morphologique de la feuille de palmier. Ces plis suivent toujours les nervures principales. Les limbes prennent différentes formes en fonction des différentes divisions qu'ils subissent : palmé, costoplumé ou penné (Fig. 5). Ils ne sont que dans de très rares cas entiers ou bien bifides à l'apex (persistance du feuillage juvénile). Les unités résultantes de ces divisions sont appelées segments chez les palmés et costapalmés, et folioles chez les pennés. Le phénomène de division du limbe est un événement indépendant qui fait suite à celui qui est à l'origine des plis.

- Les « **feather-palms** » ou palmiers plumeux ou à feuilles pennées. – Ces limbes peuvent se diviser en deux groupes morphologiques (Fig. 5). Cette dichotomie se base sur la façon dont la division du limbe s'effectue. (i) Limbes pennés à segments **indupliqués** : la première division se fait le long de la nervure adaxiale (ventrale). Les feuilles sont imparipennées avec une simple foliole terminale. (ii) Limbes pennés à segments **redupliqués** : la première division se fait le long de la nervure abaxiale (dorsale). Ces feuilles paripennées ne sont pas présentes dans l'étude.

- Les « **fan-palms** » ou palmiers en éventail (palmés et costapalmés). – Ces limbes sont plissés et présentent une nervure dominante à chaque pli. Le limbe se fend le long des plis adaxiaux (partie supérieure) mais n'atteint que très rarement la base du limbe. De ce fait, la partie centrale est pleine alors que la partie périphérique est découpée suivant les nervures ventrales (Fig. 5). Ces segments sont donc **indupliqués** avec une nervure abaxiale distincte. La jonction entre la partie distale du pétiole et le limbe permet de différencier les palmés des costapalmés. Si la partie distale se termine brusquement sans prolongement et sans pénétrer le limbe, alors les nervures abaxiales ont toutes pour origine l'extrémité du pétiole : le limbe est **palmé**. Si la partie distale se prolonge dans le limbe formant ainsi un axe de symétrie à l'intérieur de ce dernier (une sorte de rachis, côte), alors les nervures principales prennent leur origine sur ce prolongement : le limbe est **costapalmé**. Le type costapalmé est une transition entre le type palmé et penné. Chez certains genres à feuilles palmées, une sorte de crête apparaît sur la face adaxiale du pétiole au niveau de la jonction avec le limbe (ainsi que sur la face abaxiale mais toujours moins bien développée). Cette partie est appelée **hastula**.

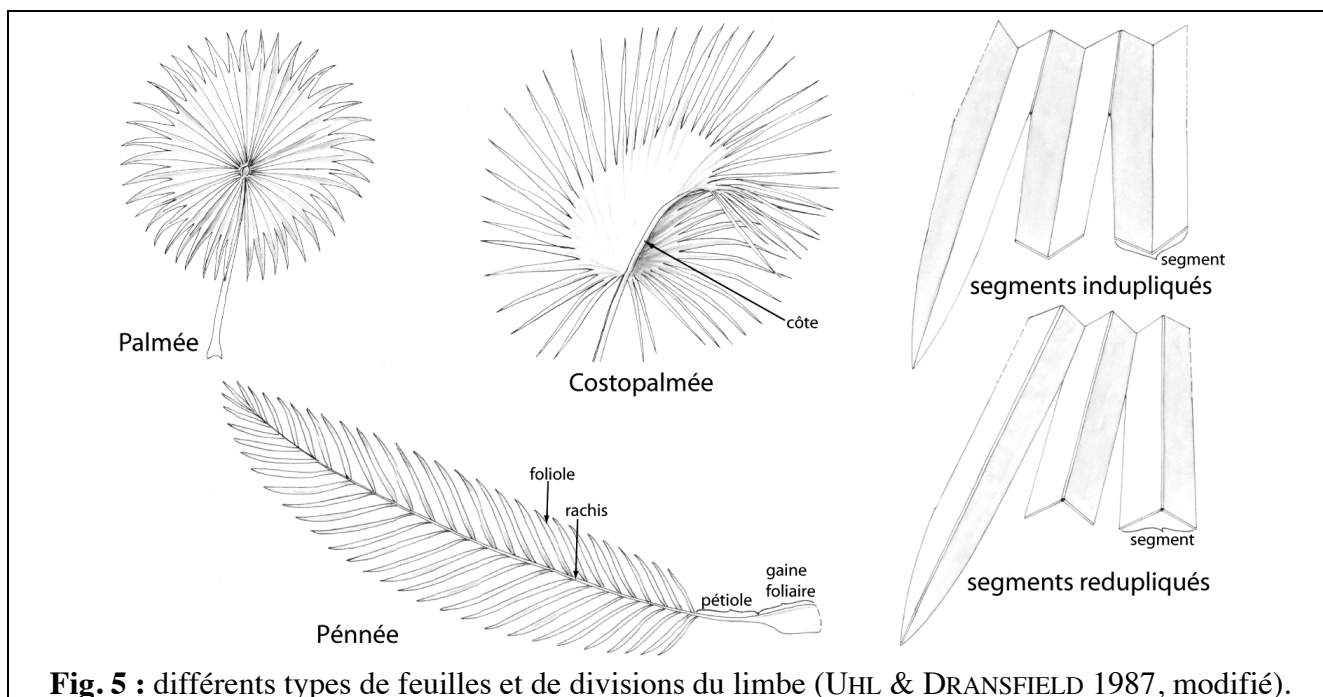


Fig. 5 : différents types de feuilles et de divisions du limbe (UHL & DRANSFIELD 1987, modifié).

ii. L'axe foliaire.

Le pétiole est presque toujours strié sur sa face adaxiale sauf dans la partie distale de quelques fan-palms où il devient rhomboédrique. La gaine, au niveau de son insertion, encercle totalement la tige. Il peut être plus ou moins confluent avec le pétiole ou bien former un véritable fourreau tubulaire nettement distinguable du pétiole.

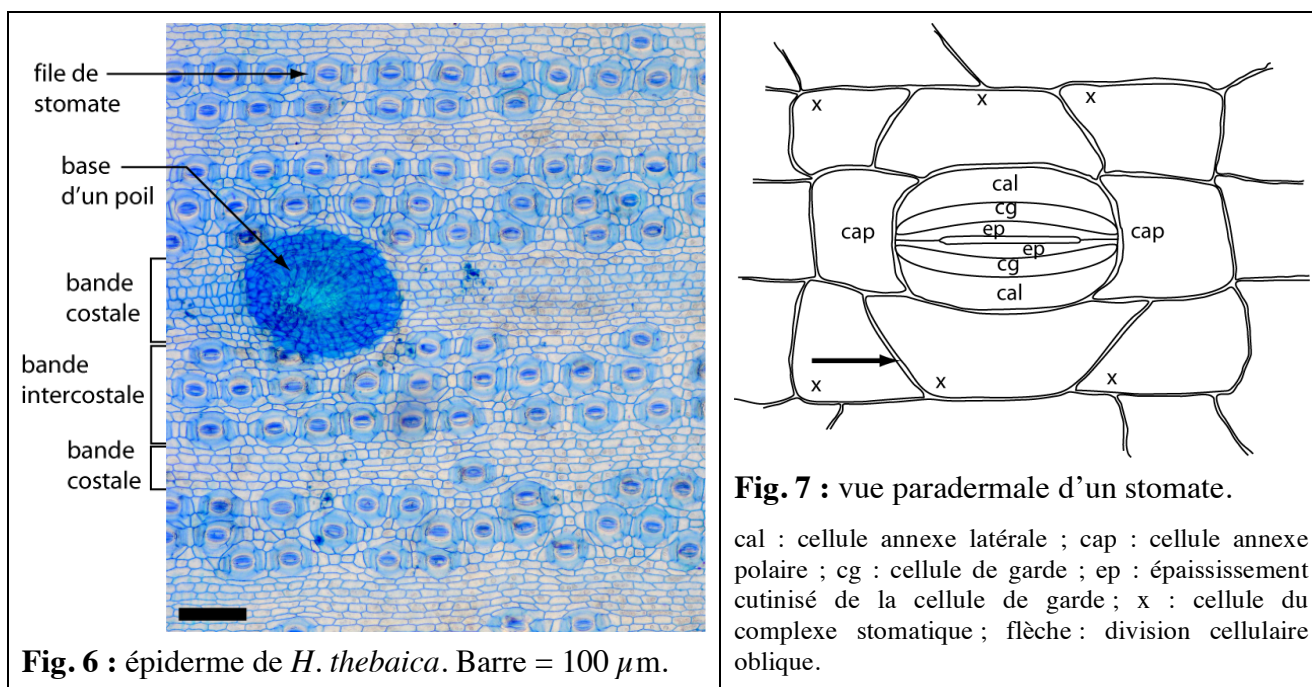
Il existe une très forte variabilité foliaire inter spécifique chez les palmiers qui ne fera pas l'objet de plus de détail dans ce mémoire (TOMLINSON 1961, UHL & DRANSFIELD 1987).

b) Anatomie générale.

i. Le limbe.

En vue paradermale, un épiderme présente une alternance de **bandes costales** (situées au-dessus des FFV, correspond aux nervures) dépourvues de stomates et constituées de cellules plus ou moins allongées et de **bandes intercostales** (entre les FFV) contenant des files de stomates (Fig. 6). Les **poils**, lorsqu'ils sont présents, se situent au niveau des bandes costales des deux faces pour les limbes isolatéraux ou bien uniquement du côté abaxial pour les limbes dorsiventraux.

Le **stomate** est un élément important de description puisqu'une forte variabilité a été observée. De plus, c'est sa conformation particulière qui permet d'identifier un épiderme comme étant un épiderme de palmier (DUNN *et al.* 1965). Cette structure permet de différencier assez facilement les différents genres. Les stomates de palmiers sont de type tétracytique (Fig. 7) : cellules de gardes entourées par quatre cellules annexes, deux polaires (CAP) et deux latérales (CAL) (METCALFE 1961). Mais ce terme n'est vrai que dans un sens descriptif, car d'un point de vue du développement du stomate, la situation est plus complexe et ne doit pas être confondue avec la simple structure tétracytique rencontrée chez les autres Monocotylédones où les divisions obliques des CAL n'ont pas lieu (TOMLINSON 1990). Un tel type de stomate serait un caractère plésiomorphe (STEBBINS & KHUSH 1961).



Le limbe est recouvert d'une **cuticule** plus ou moins épaisse selon les genres qui peut recouvrir entièrement le stomate. Celle-ci repose sur un **épiderme** à cellules généralement à sections carrées ou quelquefois dressées sur le plan transversal (Fig. 8). La paroi extérieure de ces cellules peut être très épaisse. Sous cet épiderme se trouve un **hypoderme** ayant une à quatre assises. Ces cellules ont un diamètre plus grand que celles de l'épiderme et une paroi

généralement moins épaissie. Cette assise est interrompue sous chaque stomate pour former la chambre sous stomatique. L'hypoderme repose sur un **chlorenchyme** (tissu chlorophyllien et d'assimilation). Ce tissu se repère facilement sur du matériel non vidé et non coloré par le fait que les cellules, de forme aléatoire, comportent des chloroplastes. Le chlorenchyme peut être palissadique ou lacuneux. Lorsque le limbe est isolatéral, le chlorenchyme est palissadique, lorsque le limbe est dorsiventral, il est palissadique du côté adaxial et lacuneux du côté abaxial. Un **mésophylle** (mésenchyme ou parenchyme fondamental) constitue la partie centrale du limbe. Il existe de longs FFV qui parcourent le limbe longitudinalement et d'autres plus petits le parcourant transversalement. Ces derniers sont parfois dépourvus de gaine fibreuse. Les **FEF** sont classés de la façon suivante (TOMLINSON 1961) :

- (i) *type A*, en faisceaux de fibres en contact direct avec l'épiderme remplaçant ainsi l'hypoderme, ou accolé juste sous l'hypoderme ;
- (ii) *type B*, en fibres solitaires réparties dans le chlorenchyme ou bien dans le mésophylle ;
- (iii) *type C*, en faisceaux de fibres inclus dans le mésophylle, au même niveau que les FFV et en alternance avec eux ;
- (iv) *type D*, rassemblées en larges piliers fusionnant ou non d'un côté avec la gaine fibreuse des FFV et de l'autre avec l'hypoderme.

Une combinaison de ces structures peut se retrouver dans un limbe. L'allure générale de la vascularisation d'un limbe est composée de **FFV** parallèles. Une classification s'observe également (TOMLINSON 1961) :

- (i) *type A*, faisceaux mixtes équidistants des deux surfaces (dans le parenchyme fondamental) ;
- (ii) *type B*, se trouvant dans un chlorenchyme (adaxial ou abaxial) ;
- (iii) *type C*, faisceaux tous indépendants des couches superficielles ;
- (iv) *type D*, les petits indépendants et les larges rattachés aux deux faces ;
- (v) *type E*, les petits rattachés à une surface et les larges aux deux faces ;
- (vi) *type F*, tous les FFV rattachés aux hypodermes par des piliers fibreux.

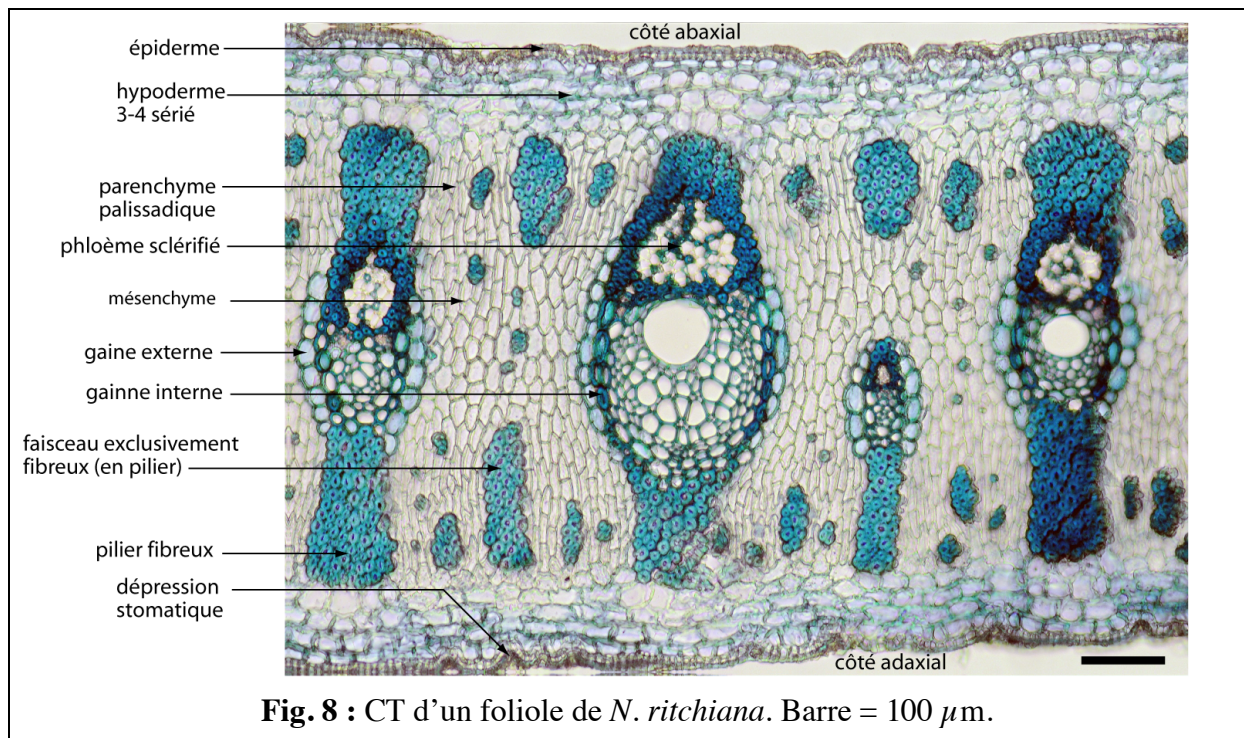


Fig. 8 : CT d'un foliole de *N. ritchiana*. Barre = 100 μm .

L'organisation générale d'un faisceau mixte est très similaire à celle décrite plus haut. Le phloème est souvent composé de cellule sclérotiques, et est toujours séparé du xylème par

une ou plusieurs couches de cellules de parenchyme sclérotique. La gaine interne (ou fibreuse) peut être continue ou interrompue au niveau du métaxylème par des cellules sclérotiques. La gaine externe, très évidente, est composée de cellules de parenchyme assez allongées anticlinalement.

Au niveau des folioles ou segments foliaires se trouve une nervure centrale bien distincte. Elle est en position abaxiale pour les feuilles indupliquées et adaxiale pour les feuilles redupliquées. La structure est très similaire à celle qui vient d'être décrite. Cependant les FFV principaux ne sont jamais associés à des piliers. Un type cellulaire caractéristique s'y trouve au niveau adaxiale : les **cellules bulliformes** responsables des mouvements foliaires.

ii. L'axe foliaire.

L'anatomie de l'axe foliaire présente une forte variabilité lorsqu'on passe de la base à l'apex de la feuille.

L'épiderme est fortement cutinisé (cf. Fig. 9) et peut avoir une paroi externe beaucoup plus épaissie que les anticlinales (Annexe III). Les **stomates** sont fréquents et souvent dans des dépressions, ils peuvent parfois être avortés. Ils conservent leur structure et donc leur valeur diagnostique. **L'hypoderme** est également présent et repose sur un **chlorenchyme** plus ou moins palissadique à paroi plus fine que le parenchyme de fond. Les FEF sont clairsemés dans la partie périphérique abaxiale du pétiole et sont beaucoup plus denses du côté adaxial. La vascularisation du pétiole consiste en une série de faisceaux parallèles connectés par des commissures transverses (faisceaux libéro ligneux non fibreux). Les larges vaisseaux de **métaxylème** sont solitaires ou regroupés par deux ou plusieurs. Le **phloème** peut être divisé en deux bandes par une partition sclérotique. Le support mécanique du pétiole se trouve principalement dans la zone périphérique où les gaines fibreuses sont le plus développées et associées à un sclérenchyme. Les faisceaux de la partie centrale ont une orientation aléatoire. Ceux de la partie périphérique présentent une gaine fibreuse plus développée que ceux de la partie interne et sont normalement orientés au niveau de la partie abaxiale (i.e. phloème à l'extérieur) et aléatoirement orientés au niveau de la partie adaxiale. Le parenchyme fondamental se compose de cellules très uniformes (circulaires en coupe transversale) et présente quelquefois des cellules subissant une extension de leur diamètre dans un axe passant par le rayon des FFV. Celles se situant à leur proximité ont un diamètre plus petit et constituent la gaine externe riche en amidon (TOMLINSON 1961). Il n'y a presque jamais de FEF sauf à la base de l'axe.

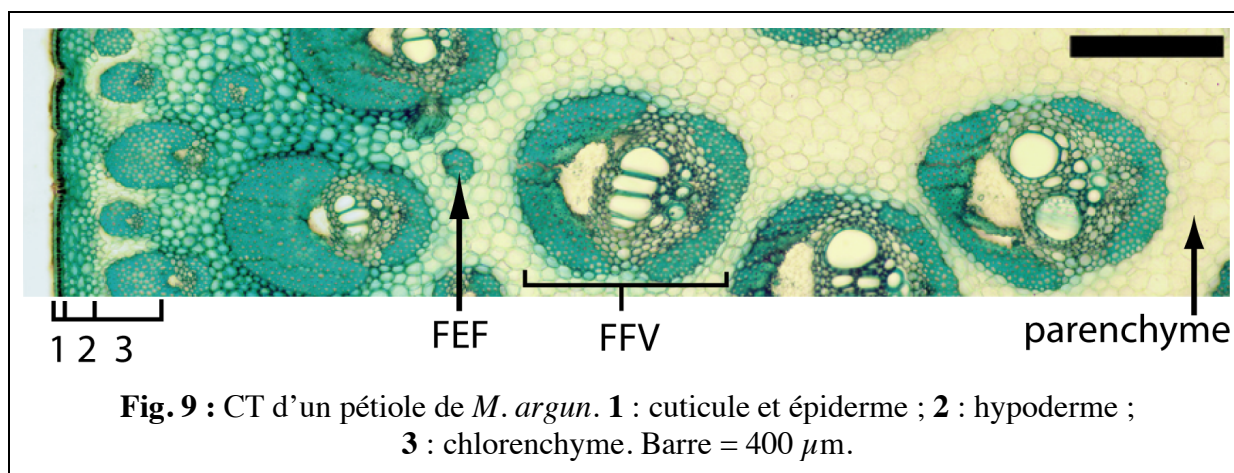


Fig. 9 : CT d'un pétiole de *M. argun*. **1 :** cuticule et épiderme ; **2 :** hypoderme ; **3 :** chlorenchyme. Barre = 400 µm.

4. Fleur et Inflorescence.

Les palmiers présentent une extraordinaire diversité en ce qui concerne ces deux structures, mais ne faisant pas l'objet du mémoire, cette partie restera très générale.

Ces deux structures présentent, dans la sous-famille des *Coryphoideae*, une tendance évolutive plutôt simple au sein des palmiers (UHL & DRANSFIELD 1987). L'inflorescence, un

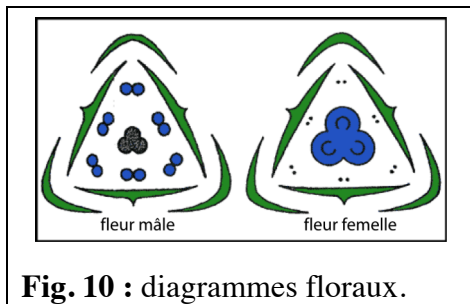


Fig. 10 : diagrammes floraux.

épi ou une panicule, est très ramifiée et est supra ou infra-foliaire. Certaines inflorescences sont **pléonanthiques**, c'est-à-dire que la croissance du palmier n'est en aucun cas déterminée par la floraison : le palmier peut fleurir plusieurs années de suite. D'autres sont **hapaxanthiques**, c'est-à-dire que la croissance du palmier est déterminée par la floraison : le méristème apical se réorganise en méristème floral et le palmier meurt après sa première floraison.

L'inflorescence est ramifiée jusqu'à l'ordre cinq. Fleurs **apocarpes**, 3S + 3P + 6E + 3 C (Fig. 10). Les étamines sont en deux ou trois cycles. Les pièces florales présentent différents degrés de soudures. Les plants sont hermaphrodites, monoïques ou dioïques avec ou sans dimorphisme sexuel. Bien que très étudiée, la biologie florale des palmiers reste très incomprise. Seule l'inflorescence de *P. dactylifera* (Fig. 11) a été observée anatomiquement : elle se compose d'un cortex parenchymateux contenant des FEF et d'un cylindre central composé de FFV.

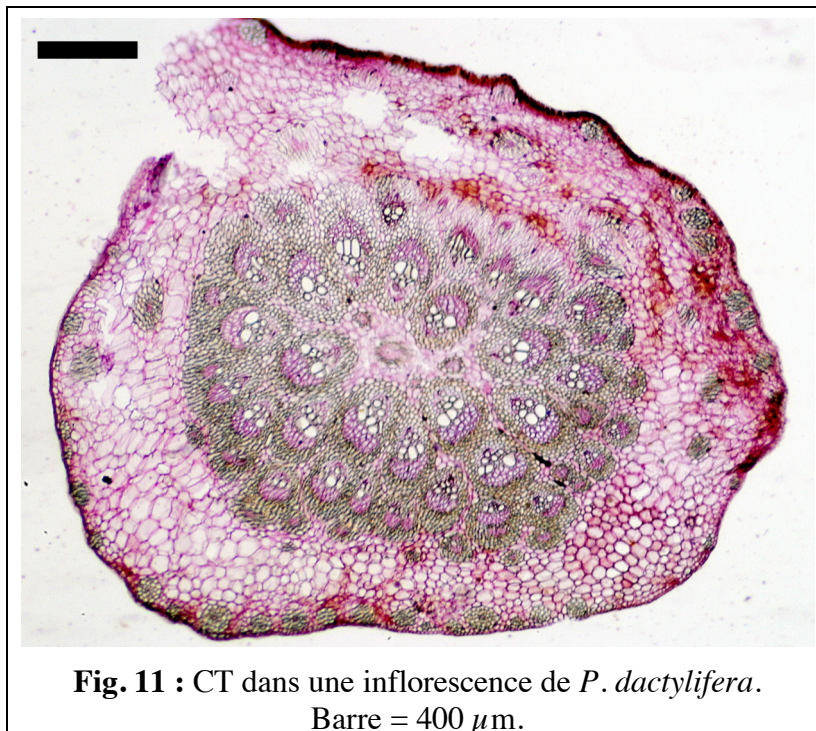


Fig. 11 : CT dans une inflorescence de *P. dactylifera*.
Barre = 400 μ m.

5. Fruits et graines.

Un paradoxe : ce sont les parties du palmier les plus importantes économiquement, mais les moins bien connues. Les fruits sont considérés comme des **baies** ou des **drupes** fibreuses, i.e. un fruit à une ou plusieurs graines avec un mésocarpe charnu ou fibreux et un endocarpe fin (baie) ou épais et sclérotique (drupe). L'albumen est habituellement abondant et dur (Fig. 12). La structure du mésocarpe est directement reliée au mode de dispersion du fruit. Il existe une diversité très importante qui ne peut être traitée ici.

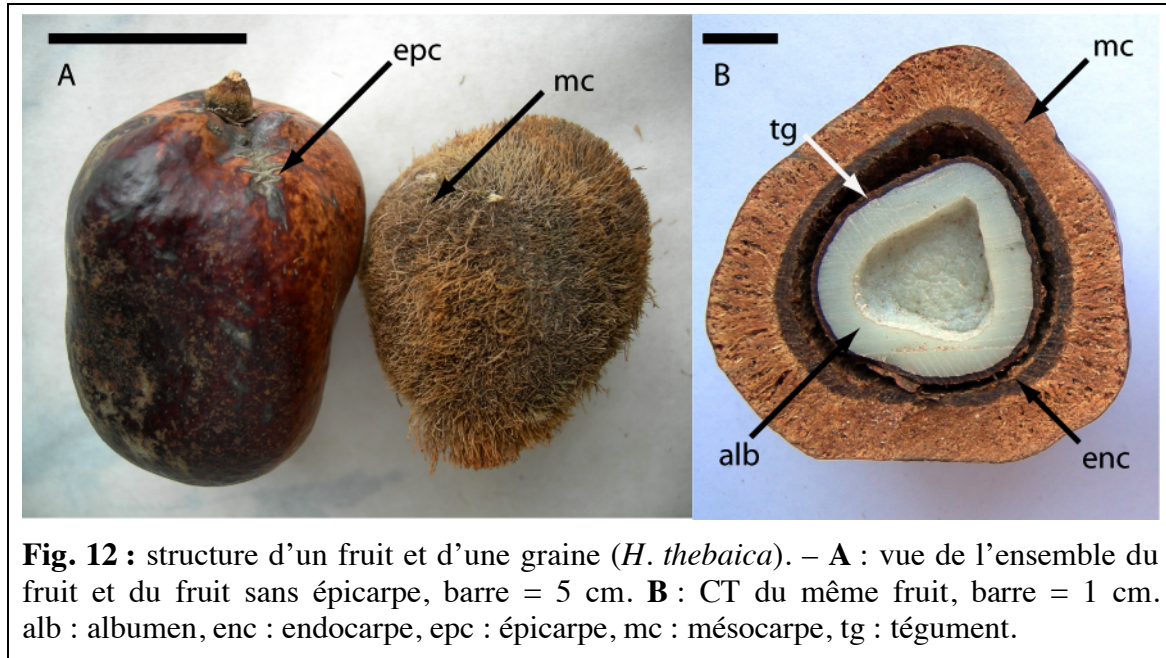


Fig. 12 : structure d'un fruit et d'une graine (*H. thebaica*). – **A :** vue de l'ensemble du fruit et du fruit sans épicarpe, barre = 5 cm. **B :** CT du même fruit, barre = 1 cm. alb : albumen, enc : endocarpe, epc : épicarpe, mc : mésocarpe, tg : tégument.

6. Inclusions cellulaires : les phytolithes.

Définitions. – Le terme de **phytolithes** (originellement phytolithaires) désigne tous les corpuscules siliceux d'origine végétale, actuels, subfossiles ou fossiles (TAUGOURDEAU-LANTZ *et al.* 1976). Le terme de **stegmatas** désigne les cellules de forme lenticulaires parfois à angles très arrondis, disposées en files le long des faisceaux, le plus souvent purement fibreux sur lesquels elles sont étroitement plaquées et renfermant une concrétion organo-siliceuse : les phytolithes (Fig. 13).

La famille des palmiers est fortement productrice de phytolithes qui se conservent très bien dans la plupart des sols et sédiments même défavorables à la conservation des restes organiques. Les files de stegmatas se retrouvent le long des faisceaux fibreux et vasculaires. Elles ne sont jamais épidermiques mais originaires des cellules du mésophylle ou de l'hypoderme. Les stegmatas se situent dans toutes les parties de la plante bien que certaines n'en possèdent que très peu (les racines). La paroi des fibres adjacentes aux stegmatas est irrégulièrement épaissie, ainsi, chaque stegmata occupe une légère dépression de la fibre (Annexe II, Fig. F).

Les phytolithes de cette famille peuvent être classés en deux grands groupes : ceux en forme de chapeaux (conique) à base aplatie ou irrégulière et ceux sphériques échinulés, ou globulaire en accord avec le International code for phytolith nomenclature (ICPN) (MADELLA *et al.* 2005). Ceux rencontrés dans les genres étudiés sont tous sphériques échinulés. Leur taille varie au sein du même organe. D'une façon générale, les phytolithes du stipe et de l'axe foliaire sont légèrement plus grands que ceux du limbe.

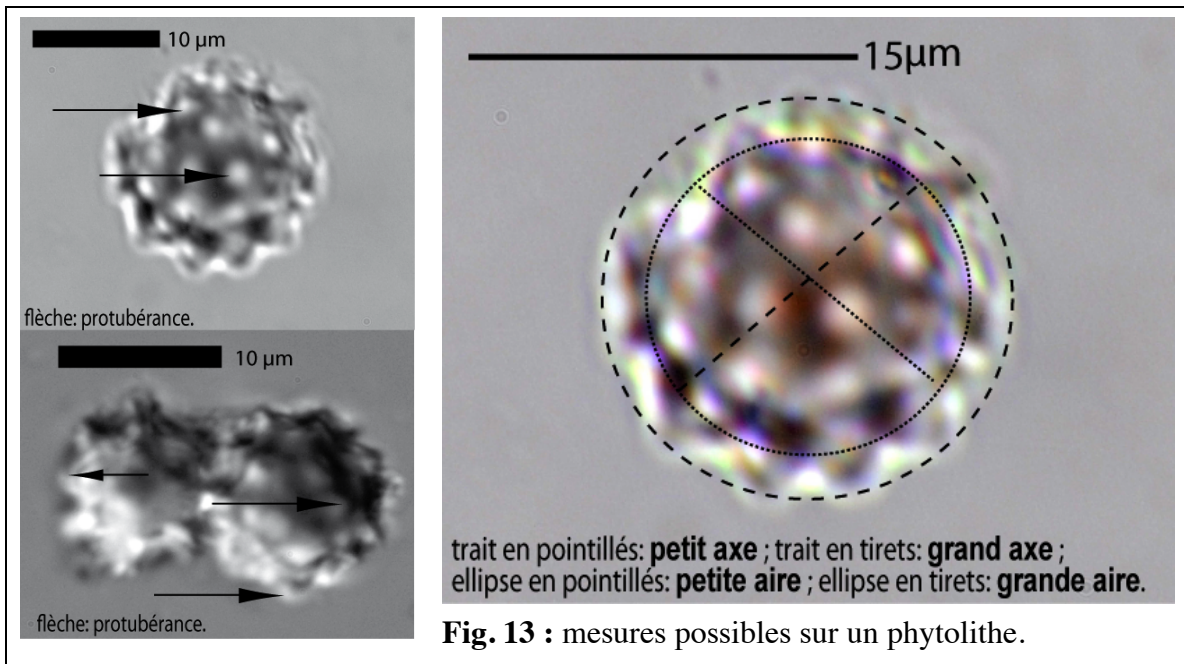


Fig. 13 : mesures possibles sur un phytolithe.

Etude des phytolithes.

L'analyse morphométrique classique des phytolithes de palmier est assez récente et fournit des résultats assez mitigés lorsque les phytolithes ont une forme assez similaire (ALBERT *et al.* in press, DELHON & ORLIAC communication personnelle). Les principales mesures qu'on puisse prendre sur un phytolithe sphéroïde échinulé sont celles décrites sur la Fig. 13. Plusieurs raisons peuvent expliquer la difficulté qui est de séparer des espèces de palmiers à partir de leur phytolithes. Leur taille très petite (de l'ordre d'une dizaine de μm) induit un fort pourcentage d'erreur lors des prises de mesures des divers paramètres, ainsi deux personnes différentes (ou alors la même) prenant des mesures sur les mêmes phytolithes n'auront pas les mêmes résultats. L'élaboration d'un morphotype de référence et la comparaison entre plusieurs travaux deviennent alors très difficiles. Le milieu de montage joue également un rôle très important : pour un contraste et une netteté optimales, un montage dans le baume du Canada est indispensable. Leur forme non parfaitement sphérique fait varier les aires et les axes en fonction de l'angle sous lequel les mesures sont prises. Demandant un investissement très important, aucune analyse morphométrique ne sera présentée dans ce mémoire.

II. Etude anatomique.

A. Matériel et méthodes.

Le matériel étudié pour la réalisation de lames de références provient pour l'essentiel (a) du *Fairchild Tropical Botanic Garden and the Montgomery Botanical Center* et a été collecté par Jack B. FISHER (matériel conservé dans du formol-acide-acétique-alcool, FAA), (b) de l'herbier et de la xylothèque du Muséum national d'histoire naturelle (matériel sec), (c) de spécimens situés dans leurs aires de répartition naturelle et récoltés par Margareta TENGBERG (matériel sec).

Le matériel sec a donné d'excellents résultats après l'avoir réhydraté. La **technique de réhydratation** est relativement simple : le matériel séché est plongé dans une solution contenant 80 % d'eau (non distillée) et 20 % d'une solution d'hypochlorite de sodium. Après ébullition pendant une vingtaine de minutes, cette opération permet de retrouver une structure quasi normale, de fixer et d'utiliser les parties sèches comme du matériel frais. Par la suite, la fixation des échantillons s'effectue classiquement, pendant au moins 48 heures, dans du FAA.

Les parties analysées :

	<i>C. humilis</i> L.	<i>P. dactylofera</i> L.	<i>H. thebaica</i> (L.) Mart.	<i>M. argun</i> Wend.	<i>N. ritchiana</i> Wend.
Racine	× (b)	× (b)			
Tige	× (b)	× (b, c)			× (c)
Petiole	× (a)	× (c)	× (c)	× (a)	× (a)
Limbe	× (a)	× (c)	× (c)	× (a)	× (a)
Inflorescence	× (b)	× (c)	× (c)		
Graine	× (b)	× (b)	× (b, c)	× (b)	
Fruit	× (b)	× (b)	× (b, c)	× (b)	

L'étude anatomique des palmiers se révèle assez délicate en raison de l'hétérogénéité de toutes ses parties, elle-même due à la présence de paquets de fibres à parois très épaisses incluses dans un parenchyme à paroi très fine. L'obtention de coupes transversales de 10 à 20 μm d'épaisseur nécessite donc d'inclure le matériel. Pour le détail de toutes les préparations, se référer aux Annexes VI, VII et VIII. Il existe deux types de préparation des lames : une technique consiste à obtenir des lames non vidées et non colorées et permet de repérer les cellules « vivantes », l'autre technique, qui aboutit à l'obtention de lames vidées et colorées, permet une observation plus détaillée des caractères. La dilacération apporte des informations supplémentaires sur les différents éléments.

Epiderme. – L'observation des épidermes des palmiers est assez facile si l'on prend soin de suivre quelques étapes. Il est indispensable de faire macérer les limbes dans une solution d'hypochlorite de sodium jusqu'à ce qu'ils deviennent entièrement blancs. En raison de l'épaisseur du limbe et de la cuticule, la coloration est optimale si l'épiderme est coloré après l'avoir décollé (opération délicate).

Coupe transversale du limbe, des racines et des inflorescences. – Une **inclusion** dans le polyéthylène glycol (PEG) 1500 est indispensable pour obtenir des coupes transversales colorées de bonnes qualités. Une inclusion dans la **résine** donne de bien

meilleurs résultats en ce qui concerne les racines et les inflorescences mais les préparations ne sont pas colorées.

Pétiole. – En raison de leur relative homogénéité, une préparation anatomique classique reprenant les techniques d'étude du bois se révèle être la meilleure des solutions.

Stipe. – Etant très hétérogènes, les stipes doivent impérativement être inclus dans de la résine.

Il est à signaler qu'une autre technique est également très employée pour les préparations anatomiques de l'étude des palmiers : la désilicification des échantillons dans de l'acide fluorhydrique (HF) pendant plusieurs semaines. Cette technique n'a pas été employée ici en raison des contraintes de temps qu'elle nécessite.

Les descriptions des cinq taxa de cette étude ne reprendront pas les caractères d'ordres généraux décrits plus haut. J'insisterai uniquement sur les caractères présentant des particularités au sein d'un taxon et permettant de le différencier des autres. Ce travail étant destiné à l'archéologie, l'anatomie de la structure ne sera pas abordée ici. Les descriptions se limiteront à quelques éléments particulièrement utiles pour l'identification (caractères des FFV, des stomates, des épidermes...). Bien qu'illustrée, cette partie est complétée par des planches photographiques comparatives situées en annexes I (allure générale), II (stipe), III (pétiole), IV (CT du limbe), V (limbe en vue paradermale).

B. *Chamaerops humilis* L.

1. Racine.

Cortex composé de larges lacunes aérifères, **fibres absentes**.

2. Stipe.

Cortex plus large que la plupart des palmiers, de quelques millimètres à quelques centimètres. Les cellules superficielles de parenchyme persistent et se subérisent dans les

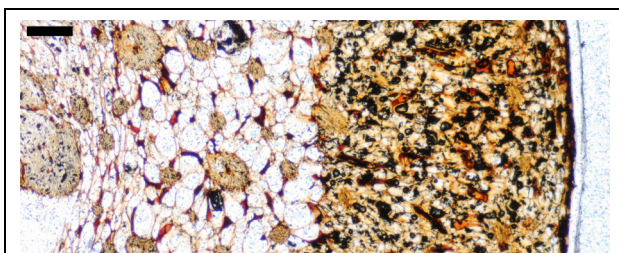


Fig. 14 : détail de la couche externe du cortex de *C. humilis*. Barre = 200 μm .

tiges matures, et ce souvent après quelques divisions péricleinales dans une sorte de phellogène (Fig. 14). Le cortex, prolongé dans sa partie interne par de larges cellules à paroi plus minces, contient des FEF de 50 à 100 μm et quelques rares FFV plus petits que ceux de la partie centrale. Cortex abruptement démarqué du **cylindre central** par la présence d'une bande sclérotique constituée de petits FFV accolés les uns aux

autres puis devenant plus grands et moins denses dans la partie centrale. Phloème toujours tourné vers l'extérieur dans les parties périphériques du cylindre central et du cortex. FFV très caractéristiques : plus ou moins circulaires et contenant **3 à 4 larges vaisseaux de métaxylème**. Gaine externe composée de 1 à 2 couches de cellules.

3. Pétiole.

Le pétiole de ce taxon est identifiable grâce à ses **FFV** et ses **stomates**. FFV à gaine externe de 1 à 3 cellules et à **gaine fibreuse nettement interrompue** au niveau du métaxylème composé de 2 à 4 vaisseaux. **Phloème divisé en deux** par une zone centrale sclérotique. Cellules de parenchyme présentant une extension de leur diamètre dans un axe passant par le rayon des faisceaux.

4. Limbe.

Le limbe de ce taxon est le seul des genres étudiés à être **dorsiventral**. **Poils** présents uniquement du côté **abaxial**. Poils à forme **allongée** à très allongée dans le sens des bandes costales. Stomates sur des bandes intercostales par files de 2 à 4, côté abaxial, et par files de 1

(2), côté adaxial. Cellules des bandes costales à rapport longueur/largeur de 3 à 6. **Stomate** à épaissement cutinisé en forme de **cloche**, CA non redivisées, **CAP** rarement circulaires et fréquemment **allongées**. Hypoderme unisérié. Parenchyme palissadique côté adaxial uniquement. **FFV (type A et C/D)** de deux tailles : petits et nombreux dans le mésenchyme équidistant des deux faces ; gros et plus rares, à phloème divisé. Du côté adaxial, de grands piliers fibreux font face à de petits **FEF (type A)** côté abaxial, accolés directement à l'épiderme. Pas de FEF libres dans le mésenchyme. Nervure centrale peu développée et ne présentant pas de fortes différences d'organisation par rapport au reste du limbe.

5. Fruits et graines.

Un (à trois) carpelle de la fleur se développe et produit un fruit globuleux à oblong, ellipsoïde, à épicarpe brun à fines rainures claires. Epicarpe lisse (Annexe 1 A), mésocarpe épais plus ou moins charnu, riche en acide butyrique. Endocarpe faiblement développé. Graine globulaire à ellipsoïde, attachée par la base. Albumen à cavité centrale développée, à stries radiales sombres dues à des invaginations du tégument, intrusion du tégument assez profondes et étroites. Embryon latéral (UHL & DRANSFIELD 1987).

C. *Phoenix dactylifera* L.

1. Racine.

Exoderme fibreux. Cortex lacuneux, contenant des **FEF cylindriques**. La stèle contenant parfois des vaisseaux médullaire.

2. Stipe.

Cortex très étroit, cellules superficielles subérisées chez les vieilles tiges mais non issues d'un méristème secondaire (pas de division péricleinales). FFV composés de 2 larges vaisseaux de métaxylème. FFV de longueur égale à $600 \mu\text{m}$ de moyenne pour une largeur (diamètre tangentiel à hauteur du phloème) égale à $475 \mu\text{m}$, peuvent se confondre avec ceux de *N. ritchiana*, mais sont **généralement plus petits**.

3. Pétiole.

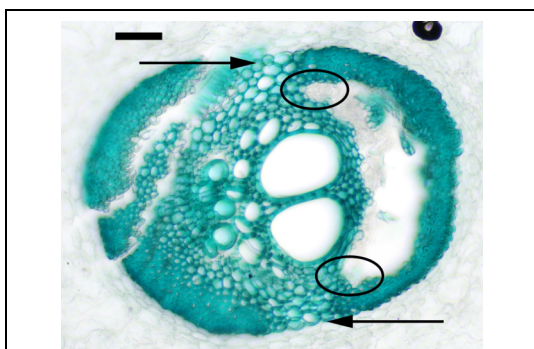


Fig. 15 : FFV de *P. dactylifera*. Ellipses : prolongement du phloème ; flèches : interruption de la gaine fibreuse. Barre = $100 \mu\text{m}$.

Les FFV présentent un polymorphisme important. Gaine externe composée de 1 à 3 cellules. La **gaine fibreuse** peut se présenter sous deux formes : soit **interrompue** au niveau du métaxylème, soit **continue** (Fig. 15, flèche). Vaisseaux de métaxylème majoritairement au nombre de 2. Phloème en **une seule bande** non sclérotique ou **divisé en deux** par une partition médiane sclérotique. Le **phloème** est un élément diagnostique de cette espèce : il possède **deux prolongements** à ses extrémités (Fig. 15).

4. Limbe.

Limbe **isolatéral**, dépourvu de poils. Stomates sur bandes intercostales par files de 1-2-3, très régulières. Cellules des bandes costales à rapport longueur/largeur de 4 à 10 et à paroi légèrement sinueuse. CA non redivisées, **CAP souvent circulaire**. Hypoderme 1 sérié. **FEF (type A et B)** dans le mésenchyme et accolés à l'épiderme. **FFV (types A et D)** de deux tailles : petits et nombreux dans le mésenchyme équidistant des deux faces ; gros et plus rares rattachés à l'hypoderme par des cellules de parenchyme à paroi épaissie. La seule espèce à ne

pas posséder de réelle nervure centrale. Cependant une zone sans FFV s'observe où les FEF sont plus nombreux. Cellules bulliformes du côté adaxial.

5. Fruits et graines.

Fruits développés à partir d'un carpelle, ovoïde à oblong avec des restes stigmatiques dans la région apicale. Epicarpe lisse (Annexe 1 B) ; mésocarpe charnu, sucré, endocarpe membraneux. Graine allongée et légèrement courbée avec une strie centrale très profonde qui pénètre le tégument. Albumen homogène. Embryon latéral ou subbasal.

D. Medemia argun (Mart.) Wuerttemb. ex H.Wendl.

1. Pétiole.

Stomates nombreux, encaissés, et quelquefois avortés. Cuticule assez développée. **Hypoderme** à cellules à forme assez irrégulières 3 à 4 séries à paroi épaissie. **Chlorenchyme** formant une bande périphérique interrompue par des FFV et des FEF au-dessus d'une bande de parenchyme continue à paroi épaissie. Parenchyme fondamental à cellules toutes isodiamétriques. **FFV** à gaine fibreuse bien développée et remplacée par du parenchyme au niveau du métaxylème constitué de 2 vaisseaux. **Phloème** non sclérotique et en une seule bande. **FEF** concentrés dans la partie périphérique du pétiole. Ressemble beaucoup à *H. thebaica*.

2. Limbe.

Limbe **isolatéral**. **Poils** présents à base **encaissée** et formant une dépression à la surface du limbe. Stomates sur bandes intercostales, très fortement encaissés, disposés en larges files de 3-4-5 assez irrégulières. Cellules des bandes costales de formes assez irrégulières (**polygonales**). CA très fréquemment **redivisées** (Fig. 16 et 17).

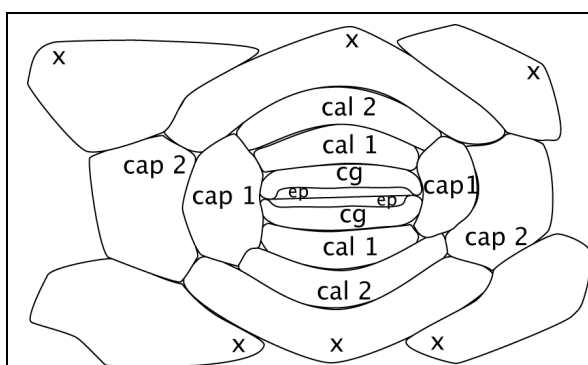


Fig. 16 : stomate de *M. argun* et *N. ritchiana*. – cal : cellule annexe latérale ; cap : cellule annexe polaire ; cg : cellule de garde ; ep : épaississement cutinisé de la cellule de garde ; x : cellule du complexe stomatique ; flèche : division cellulaire oblique.

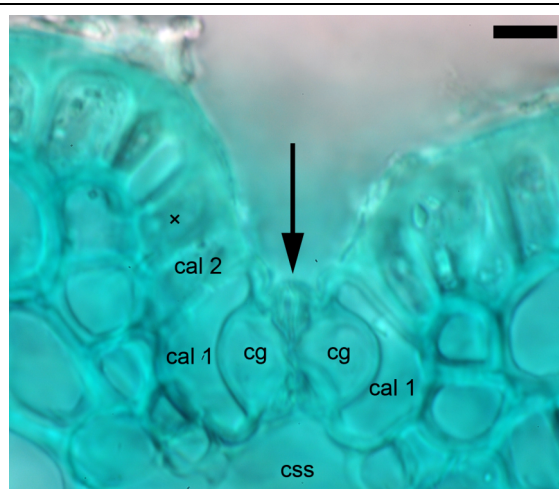


Fig. 17 : CT d'un stomate de *M. argun*. – css : chambre sous stomatique ; flèche : épaississement cutinisé. Légende identique à la Fig. 16. Barre = 10 μ m.

CAL 2 très **étroite** et très **longue**. **CAP 1** petite et large. **Hypoderme** à paroi épaissie constitué de 3 cellules sous chaque face. **FEF (types B et D)** organisés en piliers reliant les FFV à l'hypoderme, et rarement isolés dans le parenchyme et pouvant former des piliers sans FFV. **FFV de type E**, les petits rattachés à une surface et les larges aux deux faces. Un FFV rattaché à une face est en vis-à-vis d'un autre FFV rattaché à l'autre face. Nervure centrale avec un hypoderme fortement sclérotique et un chlorenchyme contenant des FEF et des FFV à gaine fibreuse très développée.

3. Fruits et graines.

Fruit ovoïde porté sur un pédicelle allongé, habituellement développé à partir d'un carpelle et rarement à partir de deux (fruit bilobé dans ce cas). Restes de stigmates à l'apex. Périanthe spiralé persistant. Epicarpe lisse (Annexe 1 C), luisant, parsemé de lenticelles ; mésocarpe moyennement développé et apparemment plus ou moins sec à maturité, avec de petites fibres rayonnantes encastrées dans un parenchyme assez mou ; endocarpe plus épais et crustacé. Graine attachée par la base, ellipsoïde. Albumen à cavité centrale développée, à stries radiales sombres dues à des invaginations du tégument. Position de l'embryon inconnue (UHL & DRANSFIELD 1987).

***E. Hyphaene thebaica* (L.) Mart.**

1. Racine.

Cortex lacuneux contenant de nombreux FEF (TOMLINSON 1961).

2. Stipe.

Cette partie n'étant pas disponible, la description reprend quelques caractères généraux de TOMLINSON (1961). FFV avec une gaine fibreuse **réiforme** massive au-dessus d'une petite bande de phloème. Vaisseaux de métaxylème au nombre de deux. Parenchyme fondamental rempli d'amidon à cellules légèrement allongées transversalement.

3. Pétiole.

Identique à *M. argun*. Parenchyme fondamental pouvant présenter des étirements (cellules allongées).

4. Limbe.

Limbe **isolatéral**. **Poils** présents (Fig. 6) à base **encaissée** de forme pyramidale, aplatis au sommet et dont la masse cellulaire dépasse légèrement la surface du limbe (Fig. 6). **Stomates** sur bandes intercostales, faiblement encaissés, disposés en files très régulières de 1-2-3-4. Cellules de bandes costales à rapport longueur/largeur de 2 à 5, rectangulaires. CA non redivisées. **CAP très petite et étroite**. Hypoderme à paroi épaissie composé de 2 à 3 cellules. **FEF de type D**, très rarement de type B et pouvant former des piliers sans FFV. **FFV de type E**, les plus petits n'étant rattachés qu'à la face adaxiale avec ou sans pilier fibreux en vis-à-vis. Nervure centrale à hypoderme peu sclérotique, chlorenchyme contenant de très rares FEF.

5. Fruits et graines.

Fruits portés par un pédicelle très large avec des restes périanthaires persistant, habituellement développés à partir d'un carpelle et rarement à partir de deux ou trois (le fruit est alors bi/trilobé). Forme du fruit très variable, généralement allongé, asymétrique, rarement ovoïde ou sphérique. Epicarpe lisse (Fig. 12), mat ou brillant, souvent ponctué de lenticelles, coloré de nombreuses teintes marron ; mésocarpe fibreux, souvent aromatique, sec mais sucré ; endocarpe très développé, dur et à consistance de marbre. Graine attachée par la base, albumen homogène à cavité centrale développée. Embryon apical (UHL & DRANSFIELD 1987).

***F. Nannorrhops ritchiana* (Griff.) H.Wendl.**

1. Stipe.

Cortex plus large que la plupart des palmiers, de quelques centimètres. Les **cellules superficielles de parenchyme** persistent et se subérisent chez les tiges matures, et ce souvent après quelques **divisions péricleinales** dans une sorte de **phellogène** (Fig. 18). Cortex prolongé dans sa partie interne par de larges cellules à paroi plus minces. Cortex abruptement démarqué

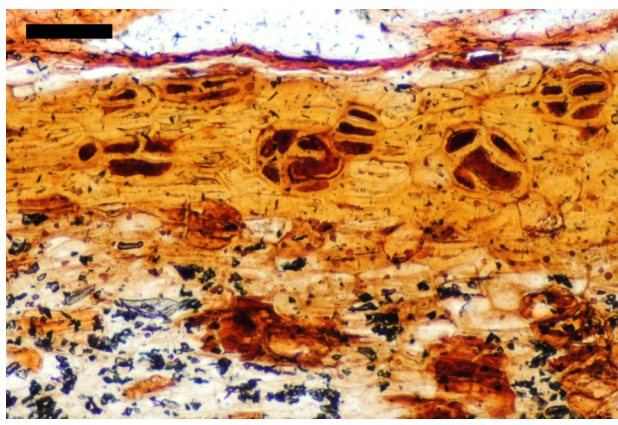


Fig. 18 : détail de la couche externe du cortex de *N. ritchiana*. Barre = 100 μm .

du **cylindre central** par une zone sclérotique contenant de nombreux FFV accolés les uns aux autres devenant plus grands et moins denses dans la partie centrale. FFV à 2 larges vaisseaux de métaxylème. FFV de longueur égale à 700 μm de moyenne pour une largeur (diamètre tangentiel à hauteur du phloème) égale à 580 μm . Ils peuvent se confondre avec ceux de *P. dactylifera*, mais sont **généralement plus grands**.

2. Pétiole.

FFV à gaine externe composée de 1 à 3 couches de cellules. La **gaine fibreuse** est

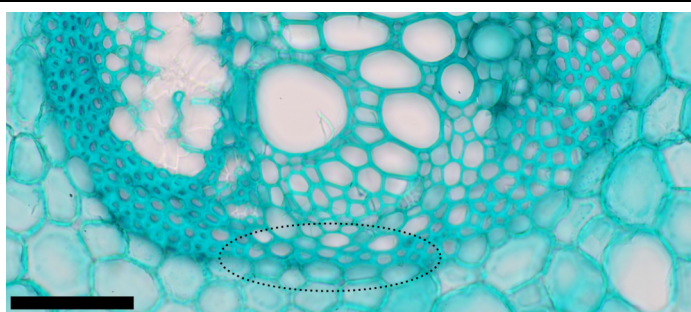


Fig. 19 : FFV de *N. ritchiana*. Ellipse : détail de la gaine fibreuse. Remarquer les vaisseaux du métaxylème. Barre = 100 μm .

continue, mais peut paraître interrompue lorsqu'elle se résume à une seule couche de cellule d'épaisseur à paroi très amincie au niveau du métaxylème (composé de 2 ou plus éléments). La gaine fibreuse est beaucoup plus développée du côté du phloème que du côté du xylème où elle est composée de fibres à parois peu épaissies et à lumière plus importante (Fig. 19). Du parenchyme sclérifié remplace parfois les fibres. **Xylème** fortement développé avec

beaucoup d'éléments de taille moyenne entre le protoxylème et les éléments les plus récents. **Phloème** toujours en **une seule bande** dominante et à cellules **sclérotiques** le divisant en plusieurs petites bandes au contact du métaxylème.

3. Limbe.

Limbe **isolatéral**. Sans poils (TOMLINSON 1961). Stomates sur bande intercostale

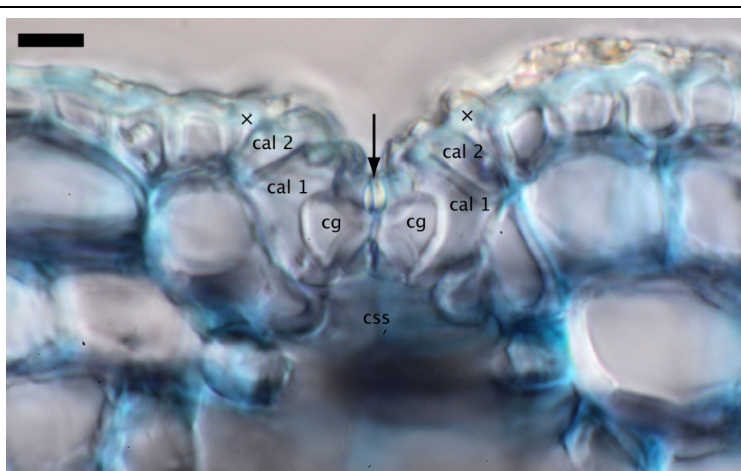


Fig. 20 : CT d'un stomate de *N. ritchiana*. Légende identique aux Fig. 16 et 17. Barre = 10 μm .

fortement encaissés, disposés en files très régulières de 4-5. Cellules des bandes intercostales très **uniformes** (rectangulaires). Alternance **très régulière** des bandes costales et intercostales. **CA redivisées** (Fig. 16 et 20). Ce type de stomate n'a jusqu'à présent jamais été décrit. On observe ici la complexité de l'organisation des cellules du complexe stomatique. Les cellules latérales du complexe stomatique (celles marquées d'un x qui surplombent les CAL 2) subissent une première division

pour donner une CAL. Cette CAL néoformée subit elle-même une autre division pour former les CAL 1 et 2. Il en est de même pour les CAP 1 et 2. Finalement, les deux cellules latérales les plus externes subissent chacune les deux divisions obliques caractéristiques des palmiers. A l'origine tétracytiques, ces stomates sont donc beaucoup plus complexes. **FEF de type D**, très rarement de type B et pouvant former des piliers sans FFV. **FFV de type E**. Un FFV rattaché à une face (généralement adaxiale) est en vis-à-vis d'un FEF de l'autre face. Nervure centrale composée de FFV non rattachés à l'hypoderme et non fusionnés entre eux. FEF dans le chlorenchyme. Il est à souligner que le caractère sans poils reste à vérifier puisque des poils en cours de formation (avortés ?) ont été observés sur un spécimen.

4. Fruits et graines.

Fruit globuleux à ellipsoïde à une graine. Des restes de stigmates peuvent se trouver à l'apex. Epicarpe lisse, mésocarpe charnu, endocarpe épais. Graine globuleuse à ovale à cannelures superficielles correspondant aux faisceaux de la chalaze. Albumen homogène, habituellement avec une petite cavité centrale. Embryon basal (UHL & DRANSFIELD 1987).

III. L'Identification Assistée par Ordinateur (IAO).

A. L'identification : définition et formalisation.

En systématique, l'identification nécessite d'être formalisée afin de concevoir les programmes informatiques. Identifier, c'est associer un objet inconnu à un concept préexistant, afin de déterminer sa nature (LEBBE 1998).

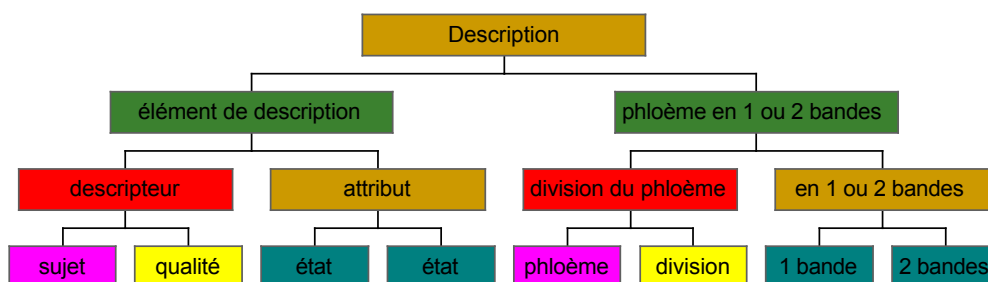
Nous savons tous identifier la plupart des objets qui nous entourent et donc mettre un nom dessus. Nous le faisons par une synthèse globale de l'objet et de son environnement sans le décomposer en caractères. C'est une identification par méthode synthétique. Dans la nature, lorsqu'un objet nous est inconnu, il faut le décomposer afin de savoir de quoi il est fait et ainsi, en se référant à une description déjà réalisée, comparer notre description à celle du concept. Le but est de mettre un nom dessus et donc de l'associer à un concept déjà défini. C'est une identification par méthode analytique. Si ce concept n'a jamais été défini, il faut alors le créer : nous avons alors identifié un nouveau concept.

En biologie, c'est la deuxième méthode qui nous intéresse, bien que l'expert puisse fréquemment, et c'est son rôle, identifier de manière synthétique.

Le terme de classification est parfois relatif à des problèmes d'identification. En effet, le fait d'identifier nécessite d'avoir prédéfini des concepts, ou plutôt classes, organisés en une structure classificatoire (LEBBE 1998). Le fait d'identifier devient alors clair : c'est l'exploitation d'une méthode qui associe une ou plusieurs classes d'une structure classificatoire à un objet à classer. Identifier nécessite :

- 1- une classification préalable (structuration des observations, création de classes),
- 2- la construction d'une méthode d'identification (discrimination des différentes classes, création de connaissance sur ces classes),
- 3- l'identification (identifier un spécimen par la méthode de discrimination).

Une description taxinomique se décompose comme ceci :



Qualité : ensemble comparable de manière d'être des spécimens.

Attribut : ce qu'un observateur exprime en réponse à la question que permet de formuler un descripteur.

Etat : symbole désignant une manière d'être pour un spécimen. L'ensemble des états associés à une qualité est un référentiel.

B. Description et utilisation de la base de connaissance.

Conception.

La base de connaissance (Palm-ID) a été éditée avec le logiciel Xper² (CHALUBERT *et al.* 2004). C'est un logiciel libre développé par le Laboratoire Informatique et Systématique de l'Université Paris VI, disponible sur <http://lis.snv.jussieu.fr/apps/xper2/>, site proposant une aide en ligne.

Palm-ID est composé de plusieurs bases de connaissances qui correspondent à trois matrices (taxons, descripteurs, états des descripteurs) éditées à l'aide de ce logiciel. L'IAO présente plusieurs avantages par rapport aux clefs papier traditionnelles. Ces clefs offrent une démarche imposée et posent problème si le caractère est inobservable, il est donc difficile de douter, et les réponses floues ou imprécises ne sont pas permises. L'IAO permet de surmonter ces limites. En effet, elle rend possible une approche assez libre : il n'y a pas de pré ordre établi, ainsi l'utilisateur peut analyser le caractère qu'il souhaite et commencer par répondre à n'importe quelle question posée. Cette approche est intéressante lorsque tous les caractères ne sont pas disponibles ou difficilement observables. De plus, l'utilisateur peut à tout moment changer l'état d'un descripteur qu'il a précédemment défini sans pour autant devoir recommencer, le doute est donc permis. L'IAO permet de créer des relations de dépendance entre un descripteur père et ses descripteurs fils. Par exemple si l'utilisateur identifie un épiderme sans poil, aucune question sur les poils ne lui sera demandée. Grâce à sa structure informatique, l'IAO permet une facilité d'édition et ainsi de modifier les bases en fonction de l'évolution des connaissances (ajout de taxons ou d'éléments de descriptions).

Utilisation.

Cette base de connaissance permet d'identifier les espèces de palmier au niveau de chaque organe : tige, axe foliaire, limbe et partiellement les racines, les inflorescences y seront intégrées lorsque plus de matériel aura été étudié. La première question de la clef est donc de définir la partie à identifier. Ces organes se distinguant assez facilement macroscopiquement, il n'a pas été jugé nécessaire d'intégrer au programme une section (ou descripteur) *identification de l'organe*. Les descripteurs sont organisés en groupe de descripteurs permettant à l'utilisateur de sélectionner, au sein de l'organe à identifier, la structure qu'il souhaite décrire. Des définitions, des illustrations ou des schémas sont disponibles pour chaque descripteur afin d'aider l'utilisateur.

Actuellement, en raison du faible nombre de spécimens étudiés par taxon, certains descripteurs ne sont pas d'une excellente fiabilité, ils sont alors signalés par un « ! ». Ces derniers sont présents dans la base à titre expérimental et pourront être confirmés ou réfutés par la suite. Ils ne sont donc à utiliser qu'en dernier recours, car les identifications sont conçues pour ne pas avoir besoin d'utiliser ces descripteurs. Le « ! » peut également indiquer un caractère délicat à observer.

L'utilisateur a donc à répondre à autant de questions que possible. Si au terme des questions posées, aucun taxon n'est identifié, il peut revenir aux pas précédents et changer les réponses. À chaque pas, plusieurs réponses peuvent être cochées en même temps, et entre chaque descripteur, plusieurs liens logique sont disponibles (or, and, not...).

Parfois le résultat de l'identification mène à plusieurs taxons lorsque les critères anatomiques ne permettent pas de discriminer deux taxons trop proches anatomiquement : le résultat précis ne peut être donné.

Pour conclure la partie utilisation, il est à souligner que l'IAO ne remplace pas l'oeil d'un expert et le retour aux descriptions originales des taxons qui sont disponibles dans ce mémoire et dans la littérature déjà citée.

Le logiciel Xper² ainsi que la base de connaissance Palm-ID sont disponibles dans le CD-ROM fourni (Annexe X) et sur Internet : <http://lis.snv.jussieu.fr/apps/xper/data/Palm-ID/>

Limitations du programme.

- Le formalisme défini plus haut n'est pas respecté : il n'y a pas de distinction entre sujet et qualité. En effet, la décomposition d'un élément de description ne peut pas se faire comme sur la hiérarchie présentée. Cela pose un problème de structuration des observations.

- Il serait appréciable, dans les futures éditions du logiciel, de pouvoir donner un poids aux descripteurs. En effet, certains caractères ont une valeur discriminante supérieure à d'autres et il faut donc le signaler à l'utilisateur pour qu'il les utilise en priorité. De plus, chaque caractère peut être plus ou moins fiable en fonction de tel ou tel taxon : en plus de sa propre pondération, un caractère pourrait également être pondéré en fonction du taxon auquel il s'applique. Les comparaisons restent assez simplistes.

- Suite à cette remarque lorsqu'aucun taxon n'est identifié ou bien qu'il reste quelques taxons et que l'utilisateur souhaite s'arrêter (pour diverses raisons), le logiciel devrait donner une probabilité des taxons potentiellement candidats à l'identification et ainsi intégrer une gestion de l'imprécision ou de l'incertitude.

- Xper² ne permet pas d'entrer des fréquences, uniquement la distribution des états. Mais cette limitation n'a pas posé problème pour l'édition de Palm-ID.

- Pour une raison de confort d'utilisation, peut-être serait-il plus efficace d'éliminer les caractères qui ne seront plus utilisés (ou les mettre en une police différente) en fonction des taxons éliminées.

Rapide aperçu statistique du contenu de la base.

Base : Palm-ID (88 illustrations)

Nombre de descripteurs : 27	La base est complète à 96 %
Nombre d'états : 63	<i>Chamaerops humilis</i> L. : complet à 100 %
Dont illustrés : 45	<i>Phoenix dactylifera</i> L. : complet à 96 %
Dont annotés : 18	<i>Hyphaene thebaica</i> (L.) Mart. : complet à 96 %
Nombre minimal d'états : 2	<i>Medemia argun</i> (Mart.) Wuerttemb. ex H.Wendl. : complet à 92 %
Nombre maximal d'états : 5	<i>Nannorrhops ritchiana</i> (Griff.) H.Wendl. : complet à 96 %
Nombre moyen d'états : 2,33	Descriptions non saisies : 0 %
Nombre de groupes : 7	Descriptions inconnues : 3,88 %
Nombre de taxons : 5	
Illustrés et annotés : 5	
Avec au moins une description non saisie : 0	
Avec au moins une description inconnue : 4	

Un descripteur père principal « partie à identifier » permet d'accéder aux descripteurs relatifs aux différentes parties à analyser (épiderme, limbe, axe foliaire, stipe, racine). Les descripteurs sont réunis en 8 groupes (épiderme avec 9 descripteurs, limbe avec 11 descripteurs, axe foliaire avec 9 descripteurs, stipe avec 1 descripteur, racine avec 1 descripteur, stomate avec 5 descripteurs et faisceaux conducteurs avec 7 descripteurs) permettant à l'utilisateur une identification plus aisée.

Pour plus d'informations sur l'IAO et l'informatique en systématique : (i) le site Internet 3 sur le langage Delta de M.J. DALLWITZ (<http://delta-intkey.com/>) et le site Internet 4 du European Distributed Institute of Taxonomy (<http://www.e-taxonomy.eu/>) ; (ii) LEBBE (1996).

IV. Les palmiers et l'archéologie.

A. Utilisations actuelles des palmiers et connaissances archéologiques

1. *Chamaerops humilis* L.

Ses **feuilles** sont sources de fibres (pour la production de crin végétal). Elles sont largement utilisées dans la fabrication d'objets tressés tels que nattes, paniers ou cordes. Le stipe n'atteint que très rarement une hauteur et une largeur exploitables (UHL & DRANSFIELD 1987).

2. *Phoenix dactylifera* L.

Il est impossible ici de citer l'étendue de l'utilisation que les populations oasiennes peuvent en faire. En effet, plus de 100 usages sont inventoriés. Cette espèce a toujours eu une importance économique depuis la mise en culture du dattier. Les traces les plus anciennes de l'utilisation de *P. dactylifera* remontent à 7000 ans (Néolithique) aux Emirats arabes unis (BEECH 2003, POTTS 2003), celles de la domestication sont assez floues (TENGBERG 2003) mais pourraient remonter au quatrième millénaire av. J.-C. (en Palestine, Arabie). La culture en palmeraies a permis la mise en place de vergers et de potagers en sous étages. La principale utilisation réside dans l'utilisation de ses **fruits** très énergétiques (mangés tels quels ou fermentés pour l'obtention de breuvages alcoolique, miel...). Ses **feuilles** sont utilisées comme source de fibres et également pour le tissage et le tressage en vannerie et sparterie ; entières elles servent de chaume pour le toit. Les **pétioles** sont utilisés en menuiserie et ébénisterie. Le **stipe** sert de bois d'œuvre et possède une très bonne durabilité (plusieurs siècles). Ces deux dernières parties servent également de bois de chauffe (UHL & DRANSFIELD 1987, MANNICHE 1989, de VARTAVAN & ASENSI AMORÓS 1997, MONTEBAULT 2000).

3. *Medemia argun* (Mart.) Wuerttemb. ex H.Wendl.

Sûrement les mêmes utilisations qu'*Hyphaene*. Arbre d'ornement dans l'ancienne Egypte (écrits de 1510 av. J.-C.), se retrouve dans des tombeaux de la V^e dynastie (- 2500 à - 2300) (MANNICHE 1989, de VARTAVAN & ASENSI AMORÓS 1997, NEWTON 2001).

4. *Hyphaene thebaica* (L.) Mart.

Le palmier doum a une très forte importance locale et est très utilisé par la population et notamment pour l'agriculture de subsistance. Les premiers restes de ce palmier sur un site d'occupation humaine ont été relevés au Paléolithique tardif (18000 BP). Les **feuilles** sont utilisées pour les toitures (chaume) ainsi que dans la vannerie (tressage de nattes) et la sparterie, elles sont également une source de fibres. L'**apex** est percé pour faire un « vin de palmier ». Le « **bois** » est utilisé pour les charpentes ainsi que pour la construction de navires pendant l'antiquité égyptienne. Les **fruits** fournissent un mésocarpe comestible. L'albumen juvénile est également comestible, mais est plus couramment utilisé lorsqu'il est mature : il sert alors d'ivoire végétal. Les **parties fanées** du palmier servent de combustible. De nombreux restes de fruits sont retrouvés dans des tombeaux égyptiens. La pulpe de son fruit aurait des effets thérapeutiques, Théophraste (IV^e siècle av. J.-C.) mentionne son utilisation dans la médecine égyptienne (UHL & DRANSFIELD 1987, MANNICHE 1989, de VARTAVAN & ASENSI AMORÓS 1997, MONTEBAULT 2000).

5. *Nannorrhops ritchiana* (Griff.) H.Wendl.

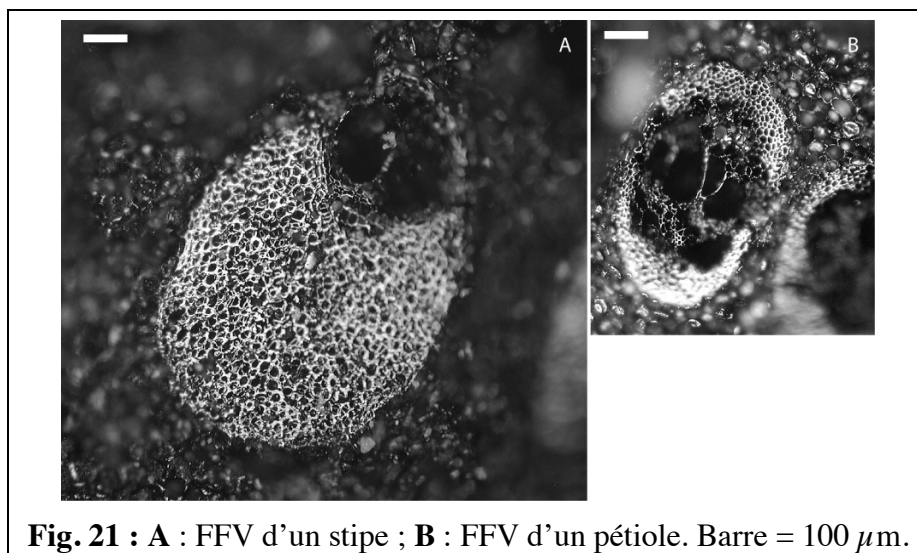
Le **limbe** de *N. ritchiana* est surtout une source de fibres pour le textile (tissage, tressage) et pour la confection de cordage et de chaussures. Ses fibres, une fois séchées, sont beaucoup plus résistantes que la plupart des autres palmiers. Les travaux réalisés à partir de *N. ritchiana* sont souvent d'une qualité supérieure à ceux réalisés à partir d'autres palmiers. Cela en raison des propriétés de son limbe qui permettent d'obtenir des fibres moins

grossières que *P. dactylifera*. Ses **fruits** sont récoltés et séchés (comme les dattes) ou bien préparés pour faire un miel. Ils ont été identifiés sur plusieurs sites archéologiques au Balochistan pakistanais (TENGBERG 1999, BENECKE & NEEF 2005). L'apex du palmier est également comestible (MILLER & MORRIS. 1988). Cette plante est utilisée en ornementation (horticultures) mais rarement cultivée. Un des palmiers au « bois » le plus dur (UHL & DRANSFIELD 1987).

B. Identification d'objets archéologiques.

1. Mise en évidence de restes de stipes et de pétioles dans des charbons.

Actuellement, plusieurs sites archéologiques de la péninsule arabique, notamment aux Emirats Arabes Unis, font l'objet d'investigations archéobotaniques. L'anthracologie y tient une place particulièrement importante car elle permet de révéler les essences utilisées. L'analyse des fragments de charbons de bois du site de Kush (Annexe IX) a permis l'identification de 21 taxons démontrant une économie de bois très diversifiée (TENGBERG in press). Parmi ces taxons, des restes de *P. dactylifera*, qui poussait dans les oasis autour du site, ont été retrouvés. Ce palmier était utilisé comme source de combustible, pratique courante pour alimenter fours et foyers dans les villages associés aux cultures en palmeraie. Or, jusqu'à présent, aucune différenciation n'était faite entre un fragment de charbon provenant d'un stipe et celui provenant d'un pétiole. Une des applications de ce travail a donc été de mettre en relation l'anatomie végétale et l'archéobotanique afin d'améliorer les analyses anthracologiques. Cet apport a permis de mettre en évidence des fragments de tige, et ceci en grande quantité (Fig. 21). C'est une découverte importante puisque les précédents travaux associaient systématiquement ces restes comme étant des restes d'axes foliaires prélevés lors de l'entretien des palmiers. Les conclusions archéologiques dans la gestion et l'utilisation des palmeraies pourront ainsi être approfondies en fonction de la proportion des différentes structures retrouvées dans les charbons.



2. Identification d'un filet.

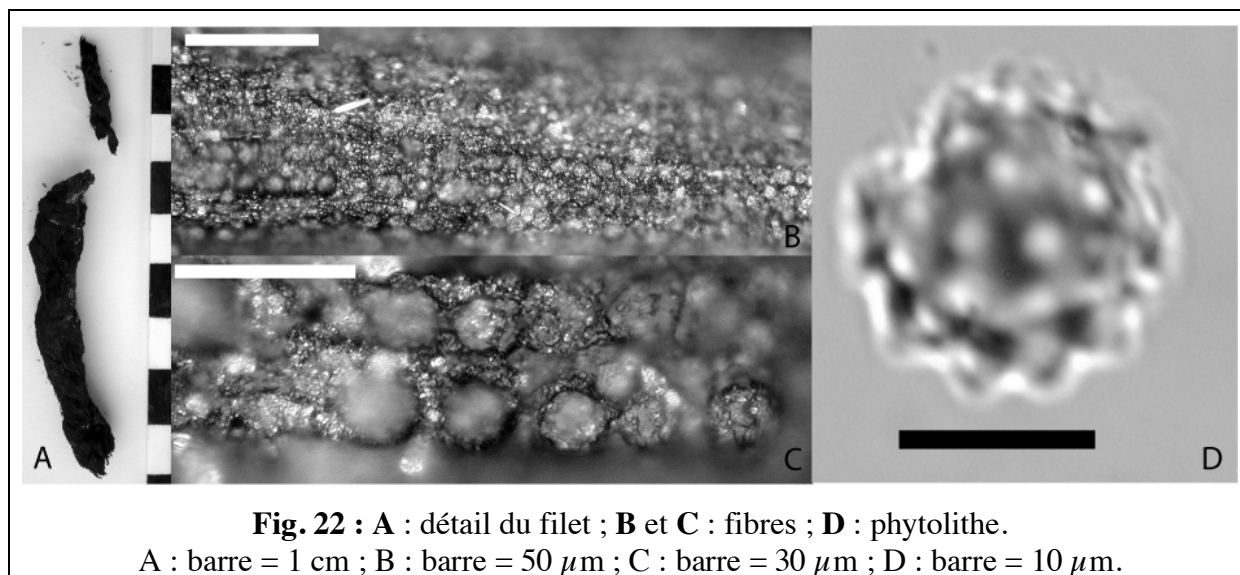
En 2005, des fouilles du site de Shahi-Tump, qui signifie « mont du roi » en Persan (dans la région du Makran proche de la ville de Turbat dans la vallée de la Kech, province du Balochistan – Pakistan, Annexe IX), ont mis au jour un filet en excellent état de conservation. Ce filet est daté de la première moitié du IV^e millénaire (– 4000, – 3500 av. J.-C.). Des échantillons ont été prélevés sur un amas de cordages qui se trouvait sur un niveau de sol damé et dans un environnement fortement rubéfié. Il est vraisemblable qu'au cours d'un

incendie (?) un mur de brique crue se soit écroulé sur ce filet et que la chaleur intense a carbonisé la fibre végétale. La protection en brique crue imperméable a permis la conservation exceptionnelle.

Bien qu'excellamment conservé, ce filet ne comporte aucun épiderme. L'identification ne peut donc pas se faire immédiatement. Une observation à la loupe montre immédiatement de longs faisceaux de fibres typiques des Monocotylédones. Une extraction des phytolithes (Fig. 22) révèle la présence de formes caractéristiques des *Arecaceae* (sphériques échinulés).

Actuellement les flores du Pakistan (MOORE 1980 et KAMAL 1984) enregistrent 19 espèces de palmiers : *H. thebaica* (endémique cultivé), *N. ritchiana* endémique dans toute la partie Sud et Ouest du pays, 4 espèces de *Phoenix*, dont 3 autochtones : *P. sylvestris* Roxb., *P. dactylifera* et *P. loureirii* Kunth. Espèces rarement cultivés et non endémiques : *Areca catechu* L. (uniquement ornemental), *Borassus flabellifer* L., *Calamus tenuis* Roxb., *Caryota urens* L., *Chrysalidocarpus lutescens* H.Wendl., *Cocos nucifera* L. (sur les côtes), *Livistona chinensis* (Jacq.) R.Br., *Ptychosperma macarthuri* (H.Wendl. ex H.J.Veitch) H.Wendl. ex Hook.f., *Rhapis excelsa* (Thunb.) A.Henry ex Rehder., *Trachycarpus fortunei* (Hook.) H.Wendl. Les trois autres étant originaires d'Amérique.

Nous pouvons donc nous attendre à trouver un des 3 genres endémiques.



Une étude en cours semble montrer qu'il ne s'agit ni de *Phoenix* ni d'*Hyphaene* et des analyses supplémentaires sont réalisées pour *Nannorrhops*. Cette identification, qui ne peut être détaillée ici, se base sur les phytolithes. En raison du faible nombre d'études existantes et donc du faible nombre de mesures de références disponibles, il n'est pas possible, en l'état actuel des connaissances, d'établir une identification taxinomique avec certitude. Nous pouvons donc, pour l'instant, affirmer que ce filet est issu de fibres de limbe de palmier.

Ces deux applications donnent un rapide aperçu de ce que ce travail a apporté à l'archéobotanique. D'autres applications sont possibles, notamment l'identification d'objets tressés où l'épiderme est encore présent. Ces types d'objets se retrouvent particulièrement dans les milieux étudiés en raison de leur extrême sécheresse ce qui permet une bonne préservation des structures végétales. L'identification des épidermes a également été testée et donne de bons résultats rapidement exploitables.

Conclusion et perspectives.

Ce travail, qui se situe à la frontière entre l'anatomie végétale et l'archéologie, a permis par cette approche pluridisciplinaire d'ouvrir de nouvelles perspectives d'études jusqu'alors non prospectées.

Du point de vue botanique, de nouvelles descriptions ont été réalisées et viennent combler quelques lacunes des précédentes études anatomiques. En effet, d'une faible importance commerciale, les stipes de palmiers n'ont pas fait l'objet d'études anatomiques aussi poussées que le bois de Dicotylédones avec la xylogologie, d'où l'importance de nouvelles études : d'une part, un nouveau type de stomate à structure tétracytique a été décrit, d'autre part, l'étude du pétiole de *M. argun* ainsi que du stipe de *N. ritchiana* ont été réalisées pour la première fois. Ce travail sur l'anatomie des palmiers a ensuite permis, par une approche comparative, de réaliser la première clef informatique d'identification des palmiers au niveau anatomique. Cette base de connaissance réalisée sous Xper² comprend les 5 genres rencontrés autour du bassin méditerranéen et au Moyen-Orient et intègre les descriptions de toutes les parties de la plante. Ce mémoire a permis de montrer la possible discrimination de ces taxons sur pratiquement toutes les parties étudiées et même sur chaque structure anatomique (stomates, faisceaux fibrovasculaires, épiderme). Les pétioles et les limbes sont les parties les plus diagnostiques de la plante. Les organes les moins bien discriminants sont les racines en raison de leur faible disponibilité et les stipes en raison de leur structure très semblable d'un taxon à l'autre. En ce qui concerne l'étude des phytolithes, le travail reste encore en grande partie à réaliser puisque jusqu'à présent aucune étude morphométrique synthétique n'a vu le jour. Mais en raison du lourd investissement demandé pour une telle étude, cette approche n'a pu être réalisée pour ce mémoire.

Ce travail d'anatomie a naturellement trouvé une application directe dans le monde de l'archéologie, très demandeur de ce type travail. Un rapide aperçu des applications possibles a été présenté : la différenciation du pétiole et du stipe dans des charbons grâce à la structure anatomique des faisceaux fibrovasculaires et l'identification d'un filet de la première moitié du IV^e millénaire av. J.-C. Une autre application possible (et testée) de cette étude est l'identification d'objets tressés en fonction des caractères diagnostiques de l'épiderme. Une multitude de débouchés est donc envisageable pour un travail comme celui-ci réalisé à plus grande échelle en raison de la très forte utilisation des palmiers à travers le monde là où ils se trouvent.

Les applications de l'étude anatomique des *Arecaceae* ne se limitent pas à l'archéobotanique. En effet, de nombreux restes fossiles existent et ne font pas toujours l'objet d'une analyse systématique en raison du manque de connaissance sur ce taxon. Une approche paléobotanique peut donc aussi se révéler intéressante du fait que les palmiers sont de bons marqueurs bioclimatiques. Il est également à signaler que l'évolution des caractères (aussi bien morphologiques qu'anatomiques) au sein des *Arecaceae* et plus généralement des Monocotylédones reste actuellement très incomprise : la base de connaissance réalisée dans ce mémoire pourra servir de point de départ à une étude cladistique retraçant cette évolution.

Bibliographie.

- ALBERT R.M., BAMFORD M.K. & CABANES D. in press. Palaeoecological significance of palms at Olduvai Gorge, Tanzania, based on phytolith remains. *Quatern. Int.*
- ASMUSSEN C.B., DRANSFIELD J., DEICKMANN V., BARFOD A.S., PINTAUD J.-C. & BAKER W.J. 2006. A new subfamily classification of the palm family (*Areceaceae*) : evidence from plastid DNA phylogeny. *Bot. J. Linn. Soc.*, Vol. 151 : 15-38.
- BECCARI O. & PICHI-SERMOLLI R.E.G. 1956. Subfamiliae *Arecoidearum* palmae gerontogae. *Webbia*, Vol. 11 : 1-188.
- BEECH M. 2003. Archaeobotanical Evidence for Early Date Consumption in the Arabian Gulf. In The Emirates Center for Strategic Studies and Research (eds.), *The Date Palm*. The Emirates Center for Strategic Studies and Research, Abu Dhabi. pp. 11-32.
- BENECKE N., NEEF R. 2005. Faunal and plant remains from Sohr Damb/Nal: A prehistoric site (c. 3500-2000 BC) in central Balochistan (Pakistan). In FRANKE-VOGT U., WEISHAAR J. (eds), *South Asian Archaeology*. Forschungen zur Archäologie Ausseuropäischer Kulturen Band 1, Aachen. pp. 81-93.
- BOUREAU E. 1957. *Anatomie végétale, tome troisième*. Presses Universitaires de France, Paris. 753 p.
- BURRET M. 1953. Systematische Übersicht über die Gruppen der Palmen. *Willdenowia*, Vol. 1 (1) : 59-74, (3) : 348.
- CHALUBERT A., DUBUS G., GALLUT C., PAVIE B. & VIGNES-LEBBE R. 2004. Xper2 (logiciel). Laboratoire Informatique et Systématique (LIS), Université Paris VI
- CHEADLE V.I. & UHL N.W. 1948. Types of vascular bundles in the Monocotyledoneae and their relation to the late metaxylem conducting elements. *Amer. J. Bot.*, Vol. 35 : 486-496.
- CORNER E.J.H. 1966. *The Natural History of Palms*. The World Naturalist, London. 393 p.
- DAGHLIAN C.P. 1981. A review of the fossil record of monocotyledons. *Bot. Rev. (Lancaster)*, Vol. 47 : 517-555.
- DELHON C. & ORLIAC C. Communication personnelle. Les palmiers disparus de l'Île de Pâques : Nouvelles données radiocarbone et phytolithiques.
- DRABBLE E. 1904. On the Anatomy of the Roots of Palms. *Trans. Linn. Soc. London, Bot.*, Ser. 2, Vol. 6 : 427-490.
- DRANSFIELD J., UHL N.W., ASMUSSEN C.B., BAKER W.J., HARLEY M.M. & LEWIS C.E. 2005. A new phylogenetic classification of the palm family, *Areceaceae*. *Kew Bull.*, Vol. 60 (4) : 559-569.
- DRANSFIELD J., RAKOTOARINIVO M., BAKER W.J., BAYTON R.P., FISHER J.B., HORN J.W., LEROY B. & METZ X. 2008. A new Coryphoid palm genus from Madagascar. *Bot. J. Linn. Soc.*, Vol. 156 : 79-91.
- DUNN D.B., SHARMA G.K. & CAMPBELL C.C. 1965. Stomatal Patterns of Dicotyledons and Monocotyledons. *Amer. Midl. Naturalist*, Vol. 74 (1) : 185-195.
- GIBBONS M. & SPANNER T.W. 1996. *Medemia argun* lives! *Principes*, Vol. 40 : 65-74.
- ISHIDA S., PARKER A.G., KENNET D. & HODSON M.J. 2003. Phytolith analysis from the archaeological site of Kush, Ras al-Khaimah, United Arab Emirates. *Quatern. Res.*, Vol. 59 : 310-321.
- JOHNSON D. 1998. *Medemia argun*. In IUCN 2007. 2007 IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org>. Téléchargé le 17 avril 2008.
- KAMAL A.M. 1984. Palmae. In NASIR E. & ALI S.I. (eds.), *Flora of Pakistan n°153*. Pakistan Agricultural Research Council, Shamin Printing Press, Karachi. 33 p.
- LEBBE J. (ed.) 1996. *Biosystema n°14 : Informatique et Systématique*. Publication de la Société Française de Systématique, Paris. 153 p.
- LEBBE J. 1998. Représentation par objets et classifications biologiques. In DUCOURNEAU R., EUZENAT J., MASINI G. & NAPOLI A. (eds.), *Langages et modèles à objets*. INRIA, Le Chesnay. pp. 421-447.

- MADELLA M., ALEXANDRE A. & BALL T. 2005. International code for phytolith nomenclature 1.0. *Ann. Bot. (Oxford)*, Vol. 96 (2) : 253-260.
- MAHABALE T.S. & UDWADIA N.N. 1960. Studies on palms: part IV - Anatomy of palm roots. *Proc. Natl. Inst. Sci. India, B*, Vol. 26 : 73-104.
- MANNICHE L. 1989. *An Ancient Egyptian Herbal*. British Museum Press, London. 189 p.
- METCALFE C.R. 1961. The anatomical approach to systematics. General introduction with special reference to recent work on monocotyledons. In Ninth International Botanical Congress (ed.) *Recent Advances in Botany*. University of Toronto Press. pp. 146-150.
- MILLER A.G. & MORRIS M. 1988. *Plants of Dhofar, the southern region of Oman, traditional, economic and medicinal uses*. The Office of Advisor for Conservation of the Environment, Diwan of Royal Court, Sultanate of Oman. 350 p.
- MONTEBAULT V. 2000. *Catalogue des chaussures de l'antiquité égyptienne*. Réunion des Musées Nationaux, Paris. 263 p.
- MOORE H.J. 1980. Palmae. In RECHINGER K.H. (ed.) *Flora des Iranischen Hochlandes und der Umrahmenden Gebirge n°146*. Akademische Druck-u. Verlagsanstalt, Graz. 6 p.
- MULLER J. 1984. Significance of fossil pollen for Angiosperm history. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, Vol. 71 : 419-443.
- NEWTON C. 2001. *Encyclopédie religieuse de l'Univers végétal Croyances phytoreligieuses de l'Égypte ancienne (ERUVII), OrMonsp XI*. Aufrère, Montpellier. 602 p.
- POTTS D. 2003. Date Palm and Date Consumption in Eastern Arabia During the Bronze Age. In The Emirates Center for Strategic Studies and Research (eds.), *The Date Palm*. The Emirates Center for Strategic Studies and Research, Abu Dhabi. pp. 33-50.
- STEBBINS G L. & KHUSH G.S. 1961. Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf epidermis of monocotyledons and its bearing on their phylogeny. *Amer. J. Bot.*, Vol. 48 (1) : 51-59.
- TAUGOURDEAU-LANTZ J., LAROCHE J., LACHKAR G. & PONS D. 1976. La silice chez les végétaux : problème des phytolithaires. *Travaux du Laboratoire de Micropaléontologie, n°5*. Publication inédite de l'Université Paris VI, Paris. pp. 255-303.
- TENGBERG M. 1999. Crop Husbandry at Miri Qalat, Makran, SW Pakistan (4000-2000 B.C.). *Veg. Hist. Archaeobot.*, Vol. 8 : 3-12.
- TENGBERG M. 2003. Research into the Origins of Date Palm Domestication. In The Emirates Center for Strategic Studies and Research (eds.), *The Date Palm*. The Emirates Center for Strategic Studies and Research, Abu Dhabi. pp. 51-64.
- TENGBERG M. in press. Vegetation History and Wood Exploitation at Kush (Ras al-Khaimah, UAE), 4th-17th/18th centuries AD. First Results of the Charcoal Analysis. In KENNET D. (ed), *Excavations at Kush, a Sasanian and Islamic tell in Ras al-Khaimah (UAE)*. Brepols.
- TOMLINSON P.B. 1961. *Anatomy of the monocotyledons, Volume II Palmae*. Oxford University Press, Oxford. 453 p.
- TOMLINSON P.B. 1990. *The Structural Biology of Palms*. Clarendon Press, Oxford. 477 p.
- UHL N.W. & DRANSFIELD J. 1987. *Genera Palmarum : a classification of palms based on the work of Harold E. Moore, Jr.* Allen Press, Lawrence, Kansas. 610 p.
- de VARTAVAN C. & ASENSI AMORÓS V. 1997. *Codex des restes végétaux de l'Égypte ancienne*. Triade Exploration, London. 401 p.

Sites Internet :

- | | |
|---|---|
| 1 : http://apps.kew.org/wcsp/home.do | 5 : http://www.wikipedia.org |
| 2 : http://www.ipni.org/ | 6 : http://www.virtualherbarium.org/ |
| 3 : http://delta-intkey.com/ | 7 : http://www.lib.utexas.edu/maps/ |
| 4 : http://www.e-taxonomy.eu/ | |

Annexe I : Classifications et caractéristiques écologiques des palmiers étudiés.

A. *Chamaerops humilis* L.

Tribu : *Livistoneae* J.Dransf., N.W.Uhl, C.Asmussen, W.J.Baker, M.M.Harley & C.Lewis, *Kew Bull.* 60 : 561 (2005).

Sous-tribu : *Raphidinae* J.Dransf., N.W.Uhl, C.Asmussen, W.J.Baker, M.M.Harley & C.Lewis, *Kew Bull.* 60 : 561 (2005).

Genre : *Chamaerops* L., *Sp. pl.* 2 : 1187 (1753).

Synonymie : *Chamaerops humilis* L., *Sp. pl.* : 1187 (1753).
≡ *Phoenix humilis* (L.) Cav., *Icon.* 2 : 12 (1793).

Noms communs. – anglais : warf fan palm, fan palm ; français : palmier nain, allemand : Zwergpalme ; portugais : palmeira-anã, palmeira-vassoureira ; espagnol : palmera enana, palmito.

Aires de distribution. – Indigène : Afrique du Nord (Algérie ; Libye ; Maroc ; Tunisie) ; Europe (Italie [incl. Sardaigne, Sicile] ; France ; Portugal ; Espagne [incl. Baléares]). – Autre : cultivé un peu partout. C'est le palmier dont l'aire de répartition naturelle est la plus septentrionale.

Ecologie. – Il est adapté à un climat méditerranéen avec des hivers frais et humides, suivis d'une sécheresse estivale. Il se développe sur les pentes sèches des collines (jusqu'à 600 m), et tolère les gelées hivernales (–12 °C), bien que cela nécessite des étés chauds pour une bonne croissance (ne végète qu'à partir de 10 °C).



(photographie d'après Wikipédia, site Internet 5).

Chamaerops humilis.



Fruit. A : vue générale. B : sans épicarpe (mésocarpe fibreux visible). C : CT (albumen visible). Barre = 2 cm.

B. *Phoenix dactylifera* L.

Tribu : *Phoeniceae* J.Presl (1846).

Genre : *Phoenix* L., *Sp. pl.* 2 : 1188. (1753).

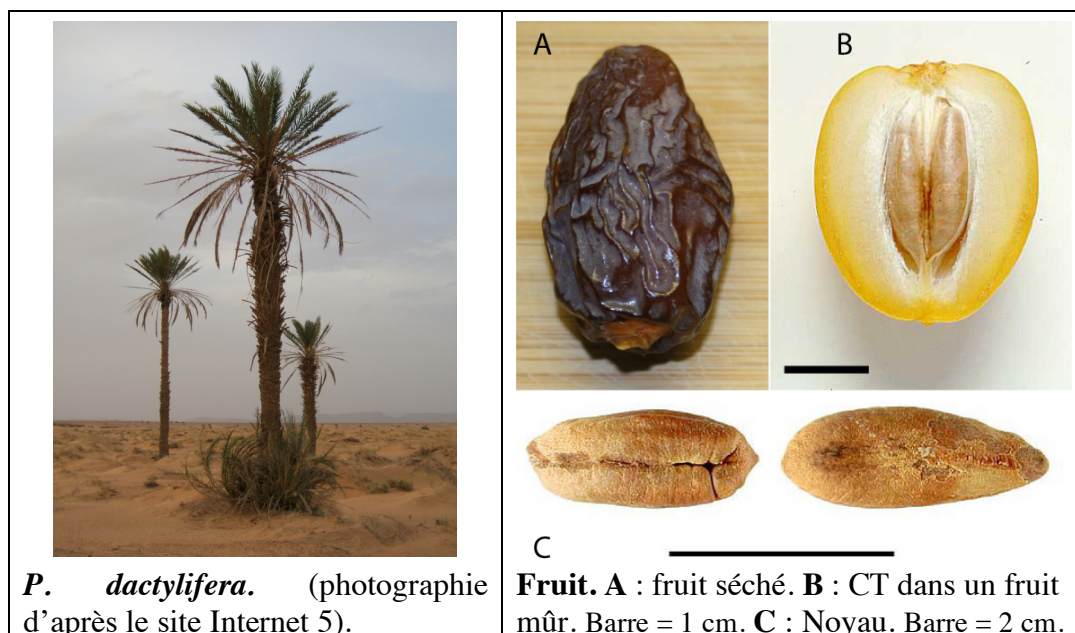
Synonymie : *Phoenix dactylifera* L., *Sp. pl.* : 1188 (1753).

- ≡ *Palma dactylifera* (L.) Mill., *Gard. Dict.* ed. 8 : 1 (1768).
- *Phoenix excelsior* Cav., *Icon.* 2 : 13 (1793), *nom. illeg.*
- = *Palma major* Garsault, *Fig. Pl. Méd.*: t. 47 (1764), *opus utique oppr.*
- = *Phoenix dactylifera* var. *cylindrocarpa* Mart., *Hist. Nat. Palm.* 3 : 258 (1838).
- = *Phoenix dactylifera* var. *gonocarpa* Mart., *Hist. Nat. Palm.* 3 : 258 (1838).
- = *Phoenix dactylifera* var. *oocarpa* Mart., *Hist. Nat. Palm.* 3 : 258 (1838).
- = *Phoenix dactylifera* var. *oxysperma* Mart., *Hist. Nat. Palm.* 3 : 258 (1838).
- = *Phoenix dactylifera* var. *sphaerocarpa* Mart., *Hist. Nat. Palm.* 3 : 258 (1838).
- = *Phoenix dactylifera* var. *sphaerosperma* Mart., *Hist. Nat. Palm.* 3 : 258 (1838).
- = *Phoenix dactylifera* var. *sylvestris* Mart., *Hist. Nat. Palm.* 3 : 258 (1838).
- = *Phoenix dactylifera* var. *adunca* D.H.Christ ex Becc., *Malesia* 3 : 357 (1890).
- = *Phoenix dactylifera* var. *costata* Becc., *Malesia* 3 : 357 (1890).
- = *Phoenix atlantica* var. *maroccana* A.Chev., *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 2 : 172 (1952).
- = *Phoenix chevalieri* D.Rivera, S.Ríos & Obón, *Varied. Trad. Frut. Cuenca Río Segura Cat. Etnobot.* 1 : 79 (1997).
- = *Phoenix iberica* D.Rivera, S.Ríos & Obón, *Varied. Trad. Frut. Cuenca Río Segura Cat. Etnobot.* 1 : 73 (1997).

Noms communs. – anglais : date, date palm ; français : dattier, palmier dattier, allemand : Dattelpalme ; portugais : tamareira ; espagnol : palmera datilera.

Aires de distribution. – probablement originaire du Moyen-Orient (golfe Persique ?). Cultivé un peu partout.

Ecologie. – Il est répandu dans toutes les zones chaudes d'Afrique du Nord, le Sahara, depuis l'Atlantique jusqu'à la mer Rouge, ainsi qu'au Moyen-Orient et vers l'Est jusqu'à l'Indus. Sa zone de prédilection se situe entre le 15° et 30° degré de latitude Nord. Plus au Nord, il peut être cultivé, mais ne fructifie pas ou donne des fruits médiocres.



C. *Medemia argun* (Mart.) Wuerttemb. ex H.Wendl.

Tribu : *Borasseae* Mart. ex Dumort., *Anal. Fam. Pl.* : 55 (1829).

Sous-tribu : *Hyphaeninae* Becc. (1924).

Genre : *Medemia* Wuerttemb. ex H.Wendl., *Bot. Zeitung (Berlin)* 39 : 89-90 (1881).

Synonymie : *Medemia argun* (Mart.) Wurttenb. ex H.Wendl., *Bot. Zeitung (Berlin)* 39 : 93 (1881).

≡ *Hyphaene argun* Mart., *Hist. Nat. Palm.* 3 : 227 (1845).

= *Areca passalacuae* Kunth, *Ann. Sci. Nat. (Paris)* 8 : 420 (1826). (tombe égyptiennes, 2500 av. J.-C.). Subfossile.

= *Medemia abiadensis* H.Wendl., *Bot. Zeitung (Berlin)* 39 : 93 (1881). (pour ses fruits plus petits).

Noms communs. – anglais : argun palm.

Aires de distribution. – Egypte, Nubie, Nord Soudan.

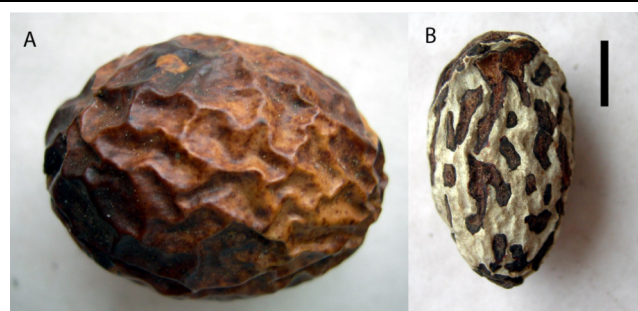
Ecologie. – Oasis. Adapté aux conditions les plus arides (plusieurs années sans eaux, températures supérieures à 40 °C, les précipitations ont un cycle de 25 ans dans cette région). Ceci en fait un bon indicateur d'eaux souterraines puisqu'il ne doit sa survie qu'à ses longues racines (3 m, peu de temps après la germination) qui vont y puiser l'eau.

Populations très isolées. Cette espèce était considérée comme éteinte jusqu'à sa redécouverte au Soudan en 1995 (GIBBONS & SPANNER 1996). Actuellement une centaine d'individus sont répertoriés au Soudan et une dizaine en Egypte. Ceci est une note importante, en effet, la rareté actuelle de cette espèce est paradoxale en raison des fréquents restes de *M. argun* retrouvés dans des tombes au nord de l'Égypte (et donc éloignées de sa répartition actuelle). Une surexploitation serait à l'origine de son extrême rareté.

Statut dans la liste rouge des espèces de l'IUCN (International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources) : espèce gravement menacée, a un risque extrêmement élevé d'extinction (JOHNSON 1998).



M. argun. (photographie du Fairchild Tropical Botanic Garden, site Internet 6).



Fruit. A : vue générale du fruit. **B** : noyau. Barre = 1 cm.

***D. Hyphaene thebaica* (L.) Mart.**

Tribu : *Borasseae* Mart. ex Dumort., *Anal. Fam. Pl.* : 55 (1829).

Sous-tribu : *Hyphaeninae* Becc. (1924).

Genre : *Hyphaene* Gaertn., *Fruct. Sem. Pl.* 2 : 13, t. 82 (1788).

Synonymie : *Hyphaene thebaica* (L.) Mart., *Hist. Nat. Palm.* 3 : 226 (1838).

≡ *Corypha thebaica* L., *Sp. pl.* : 1187 (1753).

≡ *Douma thebaica* (L.) Poir. in H.L. Duhamel du Monceau, *Traité Arbr. Arbust.*,
nouv. ed. 4 : 48 (1809).

≡ *Palma thebaica* (L.) Jacq., *Fragm. Bot.* : 83 (1809).

≡ *Cucifera thebaica* (L.) Delile, *Descr. Egypte, Hist. Nat.* : 145 (1813).

≡ *Chamaeriphes thebaica* (L.) Kuntze, *Revis. Gen. Pl.* 2 : 728 (1891).

= *Hyphaene crinita* Gaertn., *Fruct. Sem. Pl.* 2 : 13 (1790).

≡ *Chamaeriphes crinita* (Gaertn.) Kuntze, *Revis. Gen. Pl.* 2 : 728 (1891).

= *Hyphaene dankaliensis* Becc., *Bot. Jahrb. Syst.* 38 (87) : 8 (1906).

= *Hyphaene nodularia* Becc., *Agric. Colon.* 2 : 160 (1908).

= *Hyphaene dahomeensis* Becc., *Palme Borass.* : 48 (1924).

= *Hyphaene occidentalis* Becc., *Palme Borass.* : 27 (1924).

= *Hyphaene togoensis* Dammer ex Becc., *Palme Borass.* : 27 (1924).

= *Hyphaene santoana* Furtado, *Trab. Centro Bot. Junta Invest. Ultramar* 15 : 457
(1967).

= *Hyphaene baikieana* Furtado, *Gard. Bull. Singapore* 25 : 326 (1970).

= *Hyphaene sinaitica* Furtado, *Gard. Bull. Singapore* 25 : 306 (1970).

= *Hyphaene tuleyana* Furtado, *Gard. Bull. Singapore* 25 : 333 (1970).

Noms communs. – anglais : doum palm ; français : palmier doum ; allemand :
Gingerbreadpalm, Dumpalme ; espagnol : duma.

Aires de distribution. – Indigène : Afrique du Nord (Egypte) ; Afrique tropicale (Djibouti,
Eritrée, Somalie, Soudan).

Ecologie. – Se retrouve dans des régions arides ou semi-arides où la nappe phréatique n'est
pas trop profonde (oasis, côte, rivières saisonnières).



H. thebaica. (photographie du
Fairchild Tropical Botanic Garden).



Inflorescences : mâle (à gauche) et
femelle (à droite). Barre = 5 cm.

***E. Nannorrhops ritchiana* (Griff.) H.Wendl.**

Tribu : *Chuniophoeniceae* J.Dransf., N.W.Uhl, C.Asmussen, W.J.Baker, M.M.Harley & C.Lewis, *Kew Bull.* 60 : 561 (2005).

Genre : *Nannorrhops* H.Wendl., *Bot. Zeitung (Berlin)* 37 : 148 (1879).

Synonymie : *Nannorrhops ritchiana* (Griff.) H.Wendl., *Bot. Zeitung (Berlin)* 37 : 148 (1879).

≡ *Chamaerops ritchiana* Griff., *Calcutta J. Nat. Hist.* 5 : 342 (1845), '*ritchieana*'.

– *Nannorrhops ritchiana* (Griff.) Aitch., *J. Linn. Soc., Bot.* 19 : 187 (1882), *nom. illeg.*

= *Nannorrhops naudiniana* Becc., *Webbia* 5 : 10 (1921).

= *Nannorrhops stocksiana* Becc., *Webbia* 5 : 10 (1921).

= *Nannorrhops arabica* Burret, *Bot. Jahrb. Syst.* 73 : 185 (1943).

Noms communs. – anglais : mazari palm.

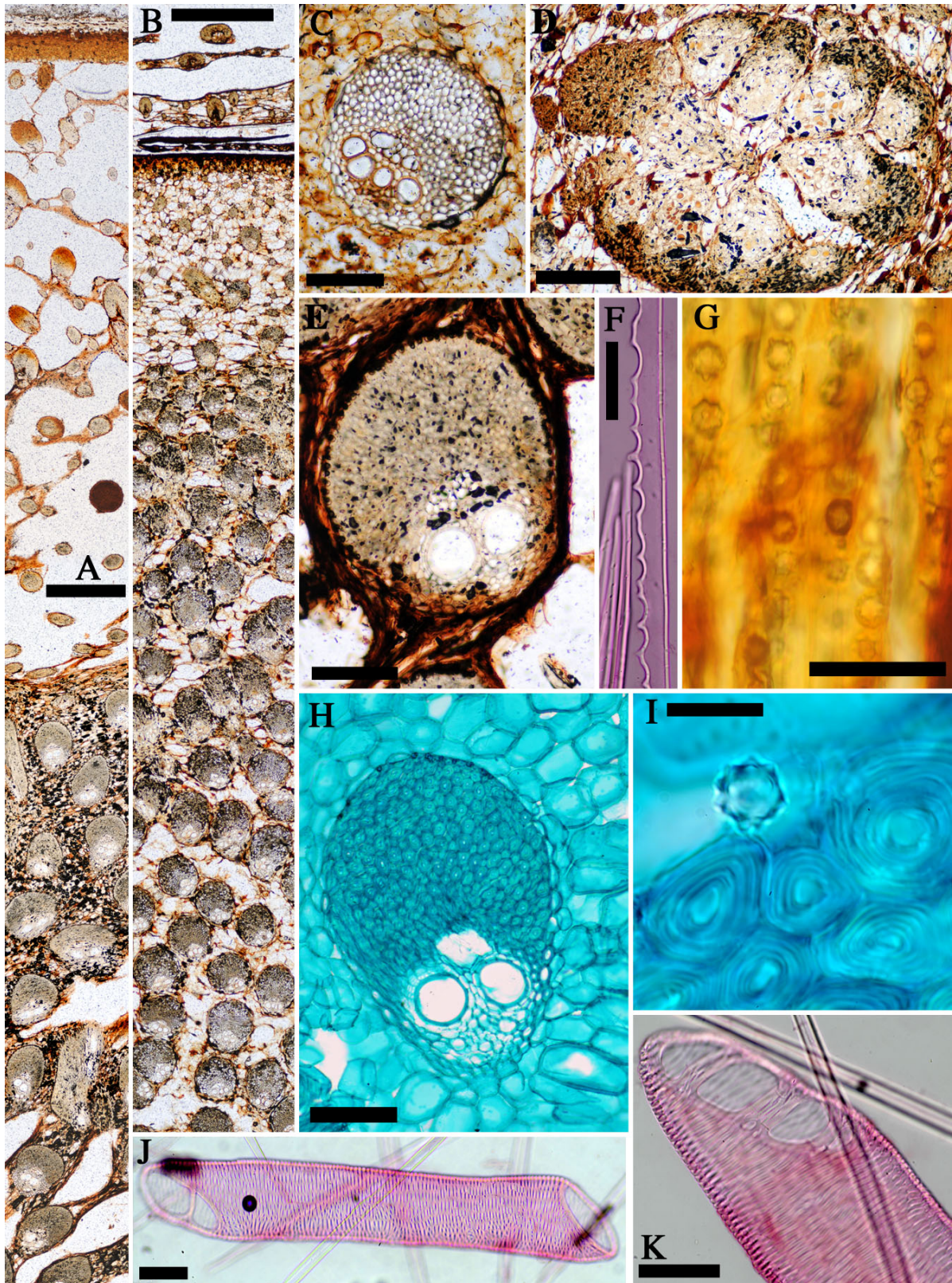
Aires de distribution. – Moyen-Orient (Afghanistan, Iran, Pakistan, Arabie) ; Inde. – Autre : naturalisé un peu partout.

Ecologie. – Se trouve dans les déserts semi-arides du Moyen-Orient où la nappe phréatique n'est pas trop profonde, mais tend à éviter les habitats côtiers subtropicaux de son aire de répartition. Jusqu'à 1600 m d'altitude. Il peut tolérer des gelées hivernales jusqu'à $-12\text{ }^{\circ}\text{C}$ (et peut être même $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$), cependant, il demande des étés très chaud pour une croissance optimale.



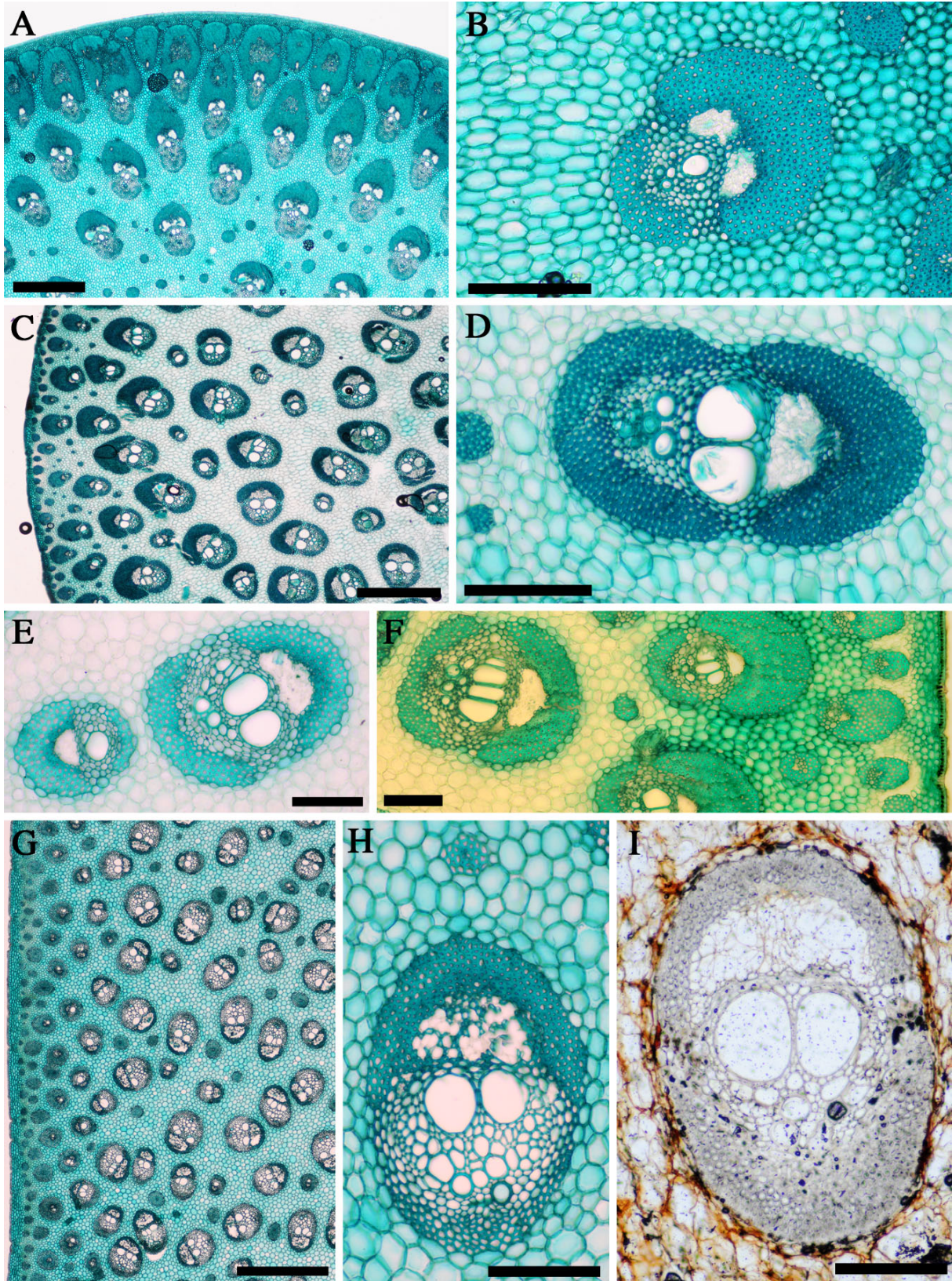
N. ritchiana. (photographie du Fairchild Tropical Botanic Garden).

Annexe II : Planche photographique du stipe.



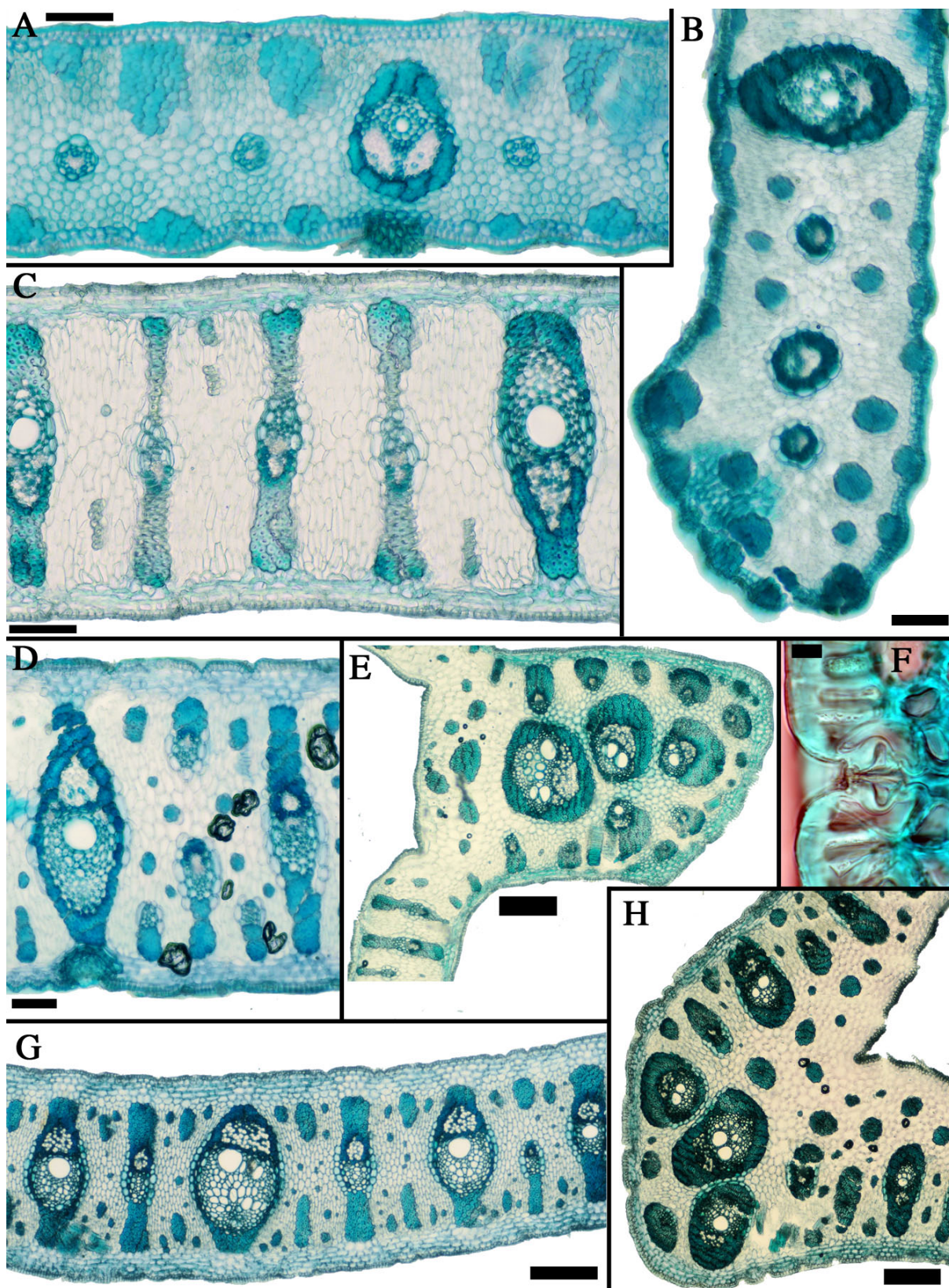
A, E: *N. ritchiana*. A: CT; barre = 1mm. E: CT d'un FFV; barre = 200 μ m. — B, C, D, F, G: *C. humilis*. B: CT; barre = 1 mm. C: CT d'un FFV; D: CT d'un départ d'inflorescence; barre = 200 μ m. F: détail d'une fibre trachéide (FT) montrant les loges phytolithaires; G: files de phytolithes le long des FT; barre = 50 μ m. — H, I, J, K: *P. dactylifera*. H: CT d'un FFV; barre = 200 μ m. I: CT, détail d'un phytolithe et parois des FT; barre = 20 μ m. J et K: dilacération montrant les ponctuations et les perforations d'un élément de vaisseau; barre = 100 μ m.

Annexe III : Planche photographique du pétiole.



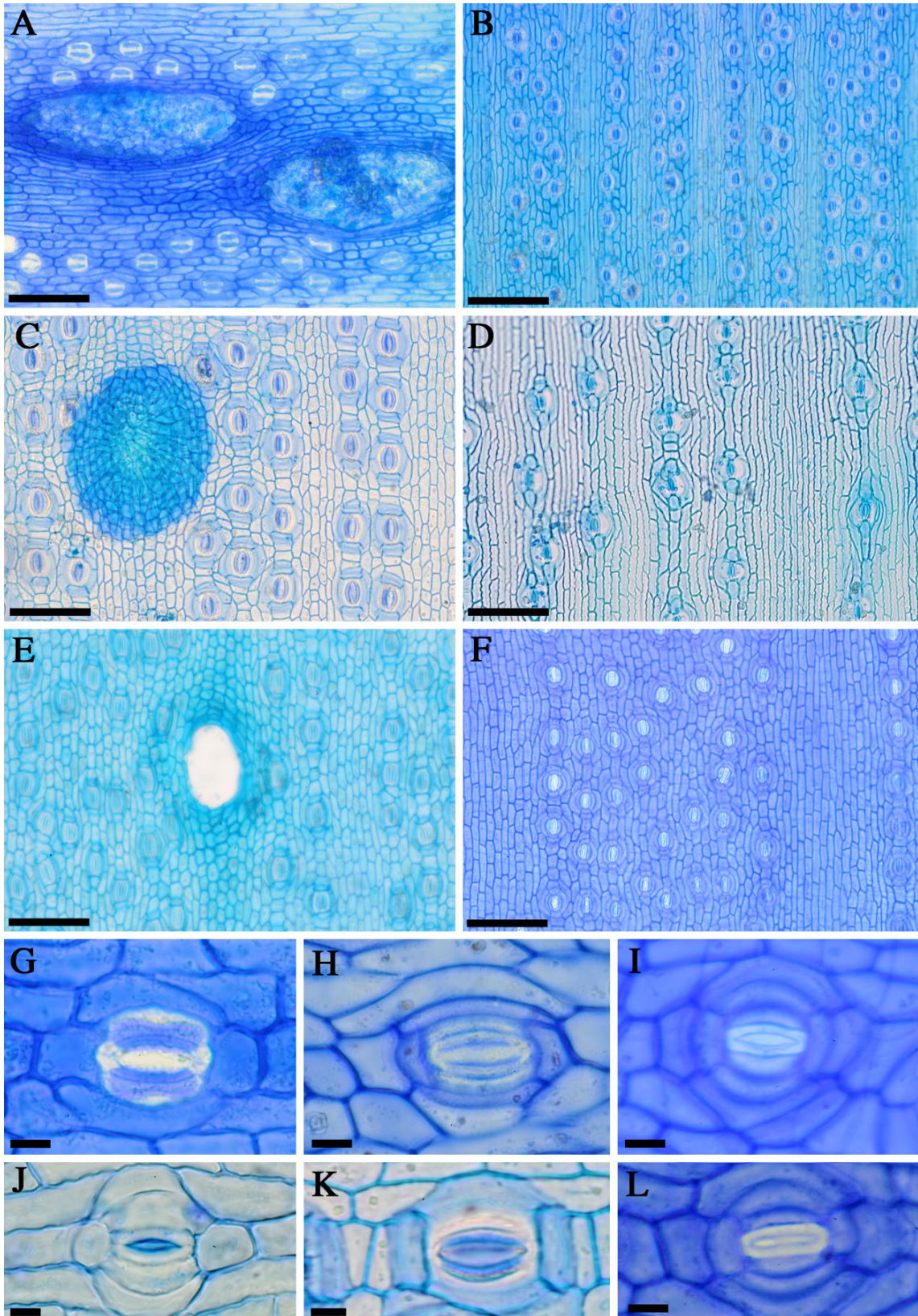
A, B : *C. humilis*. **A** : CT (face abaxiale) ; barre = 1 mm. **B** : CT d'un FFV, cellules de parenchyme allongées ; barre = 250 μm . — **C, D** : *H. thebaica*. **C** : CT (face abaxiale) ; barre = 1 mm. **D** : CT d'un FFV ; barre = 200 μm . — **E, F** : *M. argun*. **E** : CT d'un FFV ; **F** : CT (face abaxiale) ; barre = 200 μm . — **G, H** : *N. ritchiana*. **G** : CT (face adaxiale) ; barre = 1 mm. **H** : CT d'un FFV ; barre = 200 μm . — *P. dactylifera* **I** : CT d'un FFV ; barre = 200 μm .

Annexe IV : Planche photographique du limbe (CT).



A, F : *C. humilis*. A : barre = 100 μm . F : détail d'un stomate, remarquer l'épaississement en cloche ; barre = 10 μm . — *P. dactylifera* B : barre = 100 μm . — C, E : *H. thebaica*. C : barre = 100 μm . E : détail de la nervure centrale ; barre = 200 μm . — *M. argun* D : barre = 250 μm . — G, H : *N. ritchiana*. G : barre = 200 μm . H : détail de la nervure centrale ; barre = 250 μm .

Annexe V : Planche photographique du limbe (vue paradermale).



A, B, C, D, E, F : barre = 100 μm . G, H, I, J, K, L : barre = 10 μm . CAT : cellules annexes terminales.
A, G : *C. humilis*. **A :** épiderme à poils allongés. **G :** stomate à épaissement en cloche. — **B, D, J :** *P. dactylifera*. **B et D :** polymorphisme de l'épiderme en fonction de l'origine, sur **D** remarquer les parois sinueuses. **J :** stomate à CAT circulaires. — **C, K :** *H. thebaica*. **C :** poil et cellules épidermiques. **K :** stomate à CAT très étroites. — **E, H :** *M. argun*. **E :** épiderme et trace d'un poil. **H :** stomate. — **F, I, L :** *N. ritchiana*. **F :** épiderme sans poil. **I et L :** stomates caractéristiques à cellules annexes redivisées.

Annexe VI : Méthodes des préparations anatomiques.

Niveaux standard d'observation pour les lames de références.

Pour permettre une comparaison entre les organes, il faut si possible effectuer les préparations anatomiques sur les parties suivantes (TOMLINSON 1961).

Racine : Essayer de réaliser les CT dans les différentes ramifications racinaires.

Tige : Se procurer la partie disponible, essayer de décrire la région du cortex et au moins sa transition vers le cylindre central. Si le matériel le permet, faire des CT à des hauteurs différentes.

Pétiole : La CT doit être réalisée immédiatement sous l'insertion du limbe.

Limbe : Pour les feuilles pennées, faire la coupe transversale dans la partie médiane du foliole (à mi-chemin entre la base et l'apex), lui-même étant inséré dans la partie médiane du rachis. Pour les feuilles palmées ou costapalmées, effectuer la CT à mi-chemin entre la base et l'apex d'un segment foliaire.

Préparations pour l'étude du stipe, du pétiole et de la racine.

Pour les stipes et pétioles homogènes et non fibreux.

1. Préparer des petits cubes de 1 cm de côté environ, orientés selon les plans transversal et longitudinal.
2. Ramollir le cube en le faisant bouillir dans l'eau jusqu'à ce qu'il coule au fond du récipient. La durée est très variable (de quelques heures à plusieurs jours).

Coupes au microtomes (20 à 30 μm) :

3. Utiliser un rasoir usagé pour les premières coupes.
4. En cas de bois siliceux, mettre l'échantillon de bois à tremper une à deux semaines dans l'acide fluorhydrique très dilué, ensuite faire agir de l'acide chlorhydrique dilué et rincer à l'eau distillée.

Coloration : (attention, pour obtenir des lames non vidées, supprimer les étapes 5, 6, 7, 8 et 9)

5. Javel diluée (hypochlorite de sodium) : pendant 30 min minimum (mais bien surveiller durant toute la durée du traitement qui peut être plus rapide). Cette étape permet d'éliminer tous les contenus cellulaires et de décolorer les parois cellulaires.
6. Rinçage à l'eau distillée : 5 min.
7. Bain dans de l'eau acétique : 10 min. C'est un mordant qui permet au colorant de mordancer.
8. Vert d'iode en solution alcoolique : 15 à 30 min (ou safranine en solution alcoolique : quelques secondes).
9. Alcool à 95 °C : 5 min (à faire deux fois). Permet le rinçage et le début de la déshydratation.
10. Alcool absolu : 10 min minimum. Poursuite de la déshydratation.
11. Toluène : 5 min. Solvant du baume du Canada qui permet d'éviter la formation de bulles d'air. Attention : si un voile blanchâtre se forme, la déshydratation n'est pas suffisante. Il faut remettre les coupes dans l'alcool absolu pendant quelques instants.

Montage entre lame et lamelle :

12. Placer les trois coupes (une de chaque plan) sur une lame.
13. Etaler du baume du Canada.
14. Appliquer la lamelle.

15. Poser des poids sur les lames 2 jours après le montage pour chasser les bulles d'air.
16. Placer la préparation dans une étuve pendant 3 à 5 semaines. Régler entre 50 et 60 °C.

Nettoyage des lames :

17. Gratter le surplus de baume du Canada à l'aide d'une lame de rasoir, nettoyer à l'alcool, puis faire les finitions avec du liquide vaisselle dilué.

Pour les stipes et pétioles hétérogènes, fibreux ou très sclérotiques.

Il est souvent impossible d'obtenir de bonnes sections transversales de stipes matures à partir des techniques classiques. La meilleure méthode est de désilicifier la tige en la faisant macérer dans de l'acide fluorhydrique (HF) pendant plusieurs semaines. Etant donné des contraintes de temps imposées, cette technique n'a pas été utilisée mais mériterait de s'y attarder.

Observation directe. – Ceci permet de réaliser une observation du plan transversal d'une tige préalablement polie. L'observation se fait par lumière incidente à la loupe binoculaire après avoir nettoyé la surface avec de l'alcool. Cette méthode peut fournir d'excellents résultats à faible grossissement.

Inclusion. – Sûrement une des meilleures techniques, nécessitant moins de temps que celle de l'HF.

1. La résine utilisée est une résine polyester insaturée.
2. La polymérisation est obtenue par l'ajout du catalyseur et de l'accélérateur.
(Proportion: 100 mL de résine, 20 gouttes de catalyseur, 1 goutte d'accélérateur). Il est possible d'ajouter jusqu'à 12 % de styrène pour augmenter la fluidité de la résine et permettre une meilleure imprégnation de l'échantillon.
3. Après préparation de la résine, celle ci est versée dans un moule contenant l'échantillon, le tout passé sous vide pour chasser l'air de l'échantillon.
4. La polymérisation est complète après une semaine.

Dilacération.

Faire un mélange de 50 % d'eau oxygénée (H₂O₂) de concentration égale à 70-90 %, avec 50 % d'acide acétique. Mettre dans ce mélange des copeaux de bois coupés au cutter dans le sens longitudinal pour obtenir des éléments de vaisseaux et des fibres dans leur totalité. Placer 48 heures à l'étuve (50 °C), remuer si la masse de bois reste compacte, rincer puis monter entre lame et lamelle.

Préparation pour l'étude anatomique du limbe.

Idéalement, l'anatomie de cette structure se fait à partir de segments prélevés à environ 2-3 cm de la base de la partie médiane du limbe.

Epiderme.

1. Découper 1 cm² du limbe tout en faisant bien attention de conserver son orientation (face adaxiale et abaxiale) tout au long de la manipulation
2. Javel diluée (hypochlorite de sodium) : pendant 30 min minimum. Cette étape permet d'éliminer tous les contenus cellulaires et de décolorer les parois cellulaires. Pour les limbes épais, il est possible de chauffer légèrement pendant quelques dizaines de minutes (au bain marie à 70 °C). A la fin de cette étape, le fragment doit impérativement être entièrement décoloré.
3. Rinçage à l'eau distillée : 5 min.
4. Décoller l'épiderme (sous loupe binoculaire).
5. Récupérer l'épiderme et le passer au bain dans de l'eau acétique : 10 min (mordant).
6. Vert d'iode en solution alcoolique : 15 à 30 min.
7. Rinçage à l'eau pendant 5 min.
8. Montage entre lame et lamelle.

Il est plus efficace de décoller les épidermes avant de les colorer. En effet, étant donné l'épaisseur de certains limbes, le colorant peut avoir du mal à mordancer.

Coupe transversale des folioles.

1. Découper quelques cm² du limbe à préparer.
2. Inclure les échantillons dans du PEG.
3. Coupe au microtome (10 à 20 μ m).
4. Coloration : Faire les étapes 2, 3, 5-7 de l'épiderme.
5. Montage entre lame et lamelle.

Protocole d'inclusion d'échantillon dans du PEG 1500.

1. Ramollir les échantillons de la façon habituelle (mélange eau chaude, glycérine 10 %, pendant 2 à 3 heures).
2. Préparer une solution de PEG à 20 %.
3. Mettre les échantillons dans la solution de PEG à 20 %, à l'étuve à ± 50 °C pendant 24 à 48 heures.
4. Mettre les échantillons orientés dans des petits cubes.
5. Remplir les cubes d'une solution de PEG à 100 % et laisser à l'étuve, à 40 °C, pendant 24 heures.
6. Démouler les cubes.
7. Conserver à 4-6 °C.
8. Couper au microtome sans eau.
9. Monter les échantillons au baume du Canada ou à la gélatine.

Annexe VII : Protocole de préparation des échantillons de la collection de référence de phytolithes.

1. Après détermination du spécimen ou collecte de matériel sur plante identifiée, une portion de la partie à analyser (2 cm² suffisent largement pour le limbe) est découpée puis déposée dans un récipient en porcelaine. Hacher le plus finement possible le contenu.
2. Le récipient est ensuite placé au four à moufle pendant 2 à 4 heures (en fonction de la nature du tissu) à une température de plus de 500 °C.
3. Après refroidissement, le résidu de cuisson est décarbonaté à l'aide d'une toute petite quantité d'acide chlorhydrique.
4. Le culot obtenu est ensuite rincé à l'eau puis centrifugé plusieurs fois consécutives.
5. Après la dernière centrifugation, un volume d'éthanol est ajouté au résidu. Si l'oxalate de calcium doit être conservé, ne pas faire les étapes 3 et 4, ajouter seulement de l'éthanol.
6. Après évaporation d'un volume d'environ 100 mL de culot sur une lame porte objet, un montage classique au baume du Canada est utilisé pour réaliser la préparation microscopique.

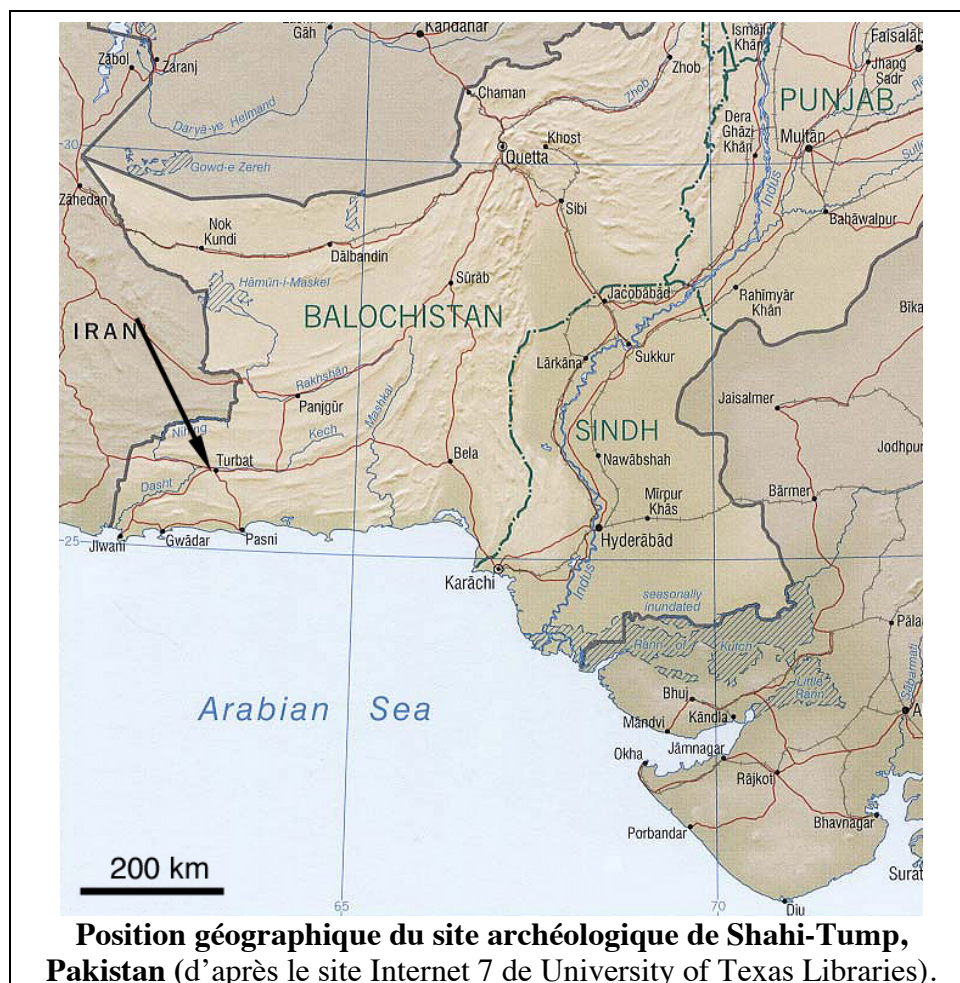
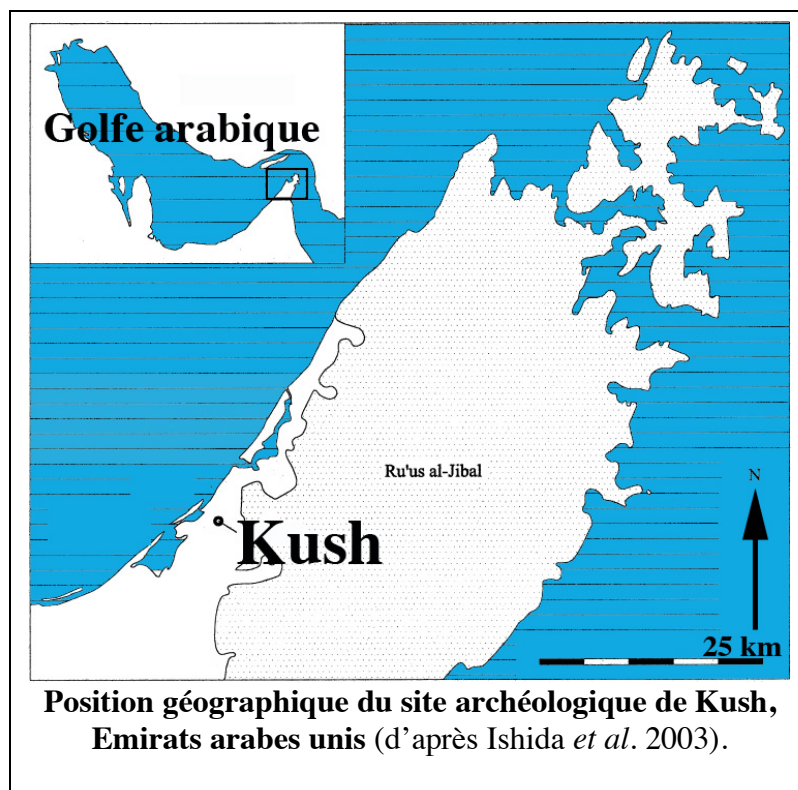
Annexe VIII : Protocole pour l'observation au MEB.

1. Dessiccation : pour les phytolithes, matière minérale, aucune dessiccation n'est nécessaire. Cependant, il convient d'avoir les phytolithes dans une solution alcoolique (éthanol pur) pour que lors du dépôt sur les supports (métal conducteur), il n'y ait aucune trace d'eau qui pourrait déformer le faisceau d'électrons du MEB.

Pour les épidermes, une dessiccation à l'air suffit.

2. L'échantillon ainsi vidé de tout liquide peut être observé.
3. L'échantillon est déposé sur une lame porte objet. Les épidermes sont maintenus sur celui-ci par un adhésif double face.
4. Métallisation : recouvrir l'échantillon d'une fine pellicule d'or-palladium.

Annexe IX : Carte géographique des sites archéologiques.



Annexe X : Logiciel Xper².



UNIVERSITE
PIERRE & MARIE CURIE
LA SCIENCE A PARIS

Xper²



Installation et utilisation du logiciel Xper²

Antoine Chalubert, Guillaume Dubus, Cyril Gallut, Benjamin Pavie, Régine Vignes-Lebbe.

Site Internet : <http://lis.snv.jussieu.fr/apps/xper2/>

Le dossier « logiciel_xper2 » permet l'installation du logiciel sur les plates formes Linux ([Xper2-1.90-Linux](#)), Mac ([Xper2-1.90-MacOSX](#)) et PC ([Xper2 1.90 winXP JRE 5.0](#) avec Java ou [Xper2 1.90 winXP](#) sans Java).

Une fois installé, pour ouvrir la base Palm-ID, il faut ouvrir le logiciel et cliquer sur fichier puis ouvrir une base. Sélectionner ensuite le dossier « Base_Palm-ID » où se trouve la base et l'ouvrir (fichier Palm-ID.xpd). Pour passer en mode identification pressez les touches Ctrl Maj i ou cliquez sur l'onglet identification.

Identifiez...