Zeitschrift: Boissiera : mémoires de botanique systématique

Herausgeber: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève

Band: 18 (1971)

Artikel: Contribution à l'étude taxonomique du genre Phyllanthus (Euphorbiacées)

Autor: Bancilon, Line

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-895605

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

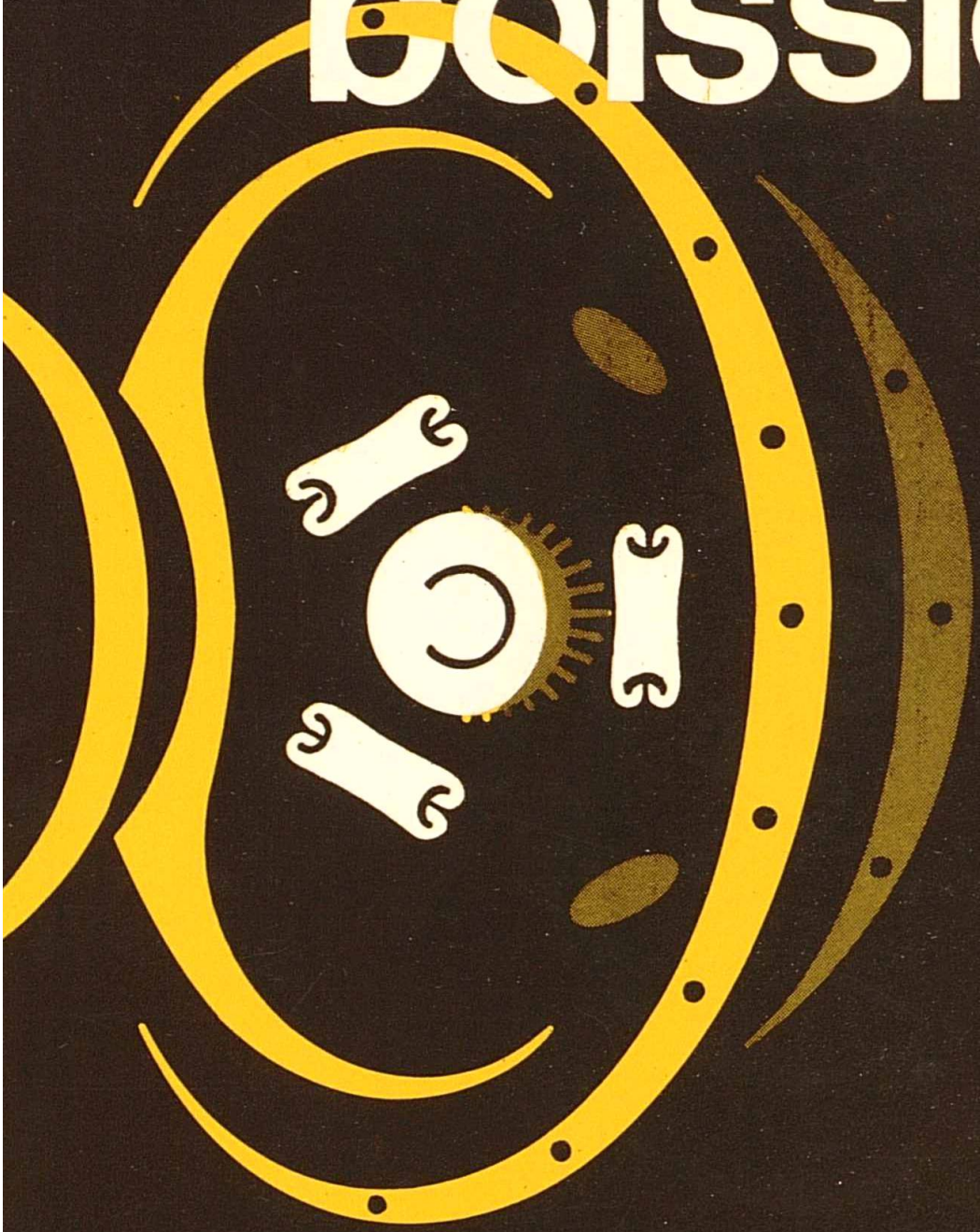
Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 08.10.2025

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

boissiera



Volume 18

Mémoires des Conservatoire
et Jardin botaniques
de la Ville de Genève

AVIS AUX AUTEURS

"Boissiera" publie des articles scientifiques originaux, en langue française, anglaise ou allemande, traitant de systématique, morphologie, chorologie et écologie végétale ainsi que d'autres sujets étroitement liés à la phytotaxonomie.

Les travaux présentés sont jugés par un conseil de rédaction et, le cas échéant, par un expert spécialement désigné. L'avis de ces instances (anonymes) et la suite à donner seront communiqués à l'auteur.

Les auteurs sont priés de discuter au préalable, avec la rédaction, de tous les problèmes particuliers que pose la publication de leur travail, spécialement en ce qui concerne la présentation des graphiques, tableaux et illustrations de tout genre.

D'une façon générale, les conseils du "Guide for the preparation of scientific papers for publication" (UNESCO SC/MD/5, Paris 1968) méritent d'être suivis.

Ne sont acceptés que des manuscrits proprement dactylographiés (à l'exclusion de doubles au carbone) sur du papier blanc solide, avec grande marge et double espacement (4 crans). Les auteurs sont instamment priés de ne rien souligner sauf éventuellement, d'un trait droit, les noms latins de taxons qui apparaissent dans le texte et les synonymies.

Pour la présentation et la disposition du texte, surtout des citations de tout genre et de la bibliographie, il est vivement recommandé de suivre le modèle des fascicules précédents de cette revue, à partir du volume 14. En particulier, les abréviations des titres de périodiques se conformeront au modèle du "Botanico-Periodicum-Huntianum" (Pittsburgh 1968). Pour la citation d'herbiers, on adoptera les sigles de l'"Index herbariorum" (Regnum Veg. 31). Les clefs de détermination "en escalier" (indented keys) sont à éviter. La publication de tableaux et graphiques dépliants est à exclure.

L'application stricte des dispositions du "Code international de la nomenclature botanique" est de rigueur.

Les dessins au trait et les graphiques seront exécutés à l'encre de chine et numérotés au crayon. Les textes explicatifs devraient être relégués, dans la mesure du possible, dans les légendes. Les chiffres et lettres de renvoi seront tracés au chablon. Il est recommandé d'associer à chaque figure le dessin d'un étalon métrique. L'assemblage des figures et leur disposition dans le texte sont du ressort de la rédaction.

Les illustrations tramées (photographies p. ex.) sont assemblées en hors-texte à la fin du volume, ce dont on tiendra compte dans la numérotation. On veillera à ce que le cadrage des figures permette une utilisation rationnelle des pages: les surnuméraires, ainsi que celles de qualité insuffisante, seront en effet éliminées. La reproduction en hors-texte exigeant des frais supplémentaires, une contribution pécuniaire de l'auteur peut être exigée.

Les légendes des illustrations, aussi concises que possible, seront regroupées sur une feuille séparée. Toute indication chiffrée ou verbale de l'agrandissement ou de la réduction est à exclure.

Les auteurs reçoivent 50 tirages à part gratuits. Les exemplaires supplémentaires seront facturés au prix coûtant. Leur nombre doit être mentionné, à l'endroit prévu, sur les épreuves.

Couverture: Boissiera bromoides Hochst. & Steud.

Diagramme floral de M. H. M. Burdet
Maquette et réalisation de Mlle S. Wikström

boissiera

volume 18

Mémoires
des Conservatoire et Jardin botaniques
de la Ville de Genève

Direction et édition:
Professeur Jacques Miège

Rédaction:
Werner Greuter

Réalisation:
Robert Meuwly
avec la collaboration de
Mme Y. Rondelli

Toute correspondance doit être adressée à:
Conservatoire botanique
Rédaction "Boissiera"
Route de Lausanne 192
CH-1202 Genève

Imprimerie du Journal de Genève

boissiera
volume 18

Contribution à l'étude taxonomique du genre Phyllanthus (Euphorbiacées)

LINE BANCILHON

Genève, le 27 mars 1971

SOMMAIRE

Introduction 9
1. Historique 9
2. Etude de la fleur et de ses diverses parties 13
Le pédicelle 14
Le calice 14
Le disque 15
L'androcée 17
Le gynécée 25
3. Divers groupements de fleurs observés 29
4. Caractéristiques des fruits et des graines 31
Le fruit 31
La graine 31
5. Analyse du pollen 33
Résumé des travaux antérieurs 33
Les apports découlant de l'étude d'autres espèces 35
Structure de l'exine 36
Corrélations existant entre certains caractères polliniques 36
Relations entre palynologie et systématique 37
6. Différentes formes observées dans l'architecture des Phyllanthus 40
Résumé des observations faites par les auteurs et par Webster en particulier 40
Notre conception de l'évolution phylogénétique de l'architecture dans le genre Phyllanthus 43
Phyllanthus exclusivement constitués de tiges orthotropes 43
Ph. maderaspatensis 45
Ph. discoideus 45
Ph. gunnii 47
Les Phyllanthus à rameaux dimorphes 47
Ph. emblica 62
Phyllanthus à axes presque uniquement plagiotropes 62
7. Numérations chromosomiques 65
Examen des résultats des numérations chromosomiques effectuées dans le genre Phyllanthus 65
Enseignements que l'on peut tirer des données chromosomiques 72
Conclusions sur les nombres chromosomiques 73
8. Autres critères utilisables pour la détermination des espèces 74
L'anatomie 74
Caractères biochimiques 75
9. Conclusion générale 76
Bibliographie 77
Index 80

Introduction

Le genre *Phyllanthus* est, dans la vaste famille des Euphorbiacées, après les euphorbes, celui qui présente à la fois la plus grande diversité du point de vue végétatif et floral et qui compte le plus grand nombre d'espèces. Les recensements les plus récents, à notre connaissance (ceux de Leandri 1958 et de Webster & Ellis 1962) en signalent 700.

Ce genre rassemble des espèces de types biologiques très variés (arbres, arbustes, buissons, plantes herbacées annuelles ou pérennes, terrestres ou aquatiques), répandues surtout dans les zones tropicales et subtropicales raisonnablement humides (en particulier dans les îles de Cuba, de Madagascar et de Nouvelle-Calédonie).

Les premières publications scientifiques ayant trait aux *Phyllanthus* datent de la fin du XVIIe siècle et le genre lui-même a été créé par Linné en 1737, dans sa première édition de "Genera plantarum". Pourtant, bien que ces végétaux soient connus depuis déjà fort longtemps, comme ils renferment des formes non seulement très nombreuses mais aussi très variées, il est difficile de les grouper dans des ensembles naturels; c'est ce qui explique le grand nombre de classifications auxquelles le genre *Phyllanthus* a donné lieu depuis sa création jusqu'à nos jours.

1. Historique

Le premier travail sur les Euphorbiacées qui peut être considéré comme une monographie est, en 1824, le "De Euphorbiacearum generibus tentamen" d'Adrien de Jussieu, où, pour la première fois, on assiste à une description comparée de tous les genres de Phyllanthinées déjà reconnus. Il est intéressant de remarquer que cet auteur a eu une bonne appréciation des affinités naturelles puisque la plupart des genres qu'il rapproche des *Phyllanthus* en font partie dans les plus récentes classifications.

En 1858, Baillon, dans son "Etude générale du groupe des Euphorbiacées", propose une autre révision importante de cette famille et décompose le "complexe *Phyllanthus*" en 15 sous-unités, ce qui l'amène à fragmenter le groupe qui, selon Linné, constituait le genre *Phyllanthus*. En 1860, il commence la publication d'une "Monographie des *Phyllanthus*" mais l'abandonne quand les écrits de J. Müller commencent à paraître en 1863, et adopte, alors, la délimitation plus large du genre qui est celle de ce dernier auteur.

Contemporain du travail de Baillon est celui de Grisebach (1859, 1860, 1865) concernant la flore de la région des "West Indies" et de Cuba. Il n'est pas d'un très grand intérêt, des erreurs sérieuses ayant été commises dans la distinction des taxons et dans leurs relations de parenté.

Après les études de Baillon et Grisebach, viennent celles de J. Müller (Argoviensis) qui, entre 1863 et 1866, réalise une nouvelle systématique des Euphor-

biacées. Le travail accompli est impressionnant et nouveau, non seulement parce qu'il est une étude critique des concepts génériques déjà proposés par les auteurs précédents, mais aussi parce que les diverses espèces y sont minutieusement décrites. D'après lui, le genre *Phyllanthus* est extrêmement hétérogène et ne comprend pas moins de 44 sections.

Soulignons que cette monographie reste encore aujourd'hui l'élément de base auquel on se réfère pour n'importe quelle étude taxonomique entreprise sur ce genre. Mais aussi colossal qu'ait été le travail de Müller, il n'a pas été apprécié par ses contemporains qui l'ont sévèrement critiqué.

Dans ses "Notes sur les Euphorbiacées" (1878), Bentham juge le travail de Baillon et Müller. Il accepte la délimitation de Müller pour le genre *Phyllanthus* mais le divise seulement en 11 "sections principales" qui correspondent en gros aux sous-genres définis par Webster, le spécialiste actuel des Euphorbiacées.

Hooker (1887) apporte un seul correctif au concept générique de Müller: il sépare les *Glochidion* des *Phyllanthus* et en fait un genre distinct.

Pax (1890) adopte les limites du genre comme elles ont été modifiées par Hooker, mais, dans une première classification, il fait de nombreuses et nouvelles subdivisions (on en compte 42). Dans une deuxième classification, Pax & Hoffmann (1931) réduisent à 30 le nombre de ces sous-sections.

Mis à part ce dernier travail, il n'y a pas eu de revue systématique complète du genre *Phyllanthus* durant le XXe siècle, et, malgré les critiques faites à Müller par les chercheurs qui lui ont succédé dans l'exploration de cette même famille, c'est son concept générique, amendé par Hooker, qui est le plus généralement admis. Néanmoins, au cours du XXe siècle, plusieurs monographies régionales ont paru, en particulier celles de Robinson (1909) sur les *Phyllanthus* des Philippines, de Leandri (1936-1939, 1958) sur ceux de Madagascar, d'Alain (1954) sur des espèces de Cuba et de Webster (1956-1958) sur les *Phyllanthus* des "West Indies".

Dans ce dernier ouvrage, Webster indique que la classification générale la plus récente de Pax & Hoffmann (1931) est, dans l'ensemble, très inégale et non satisfaisante, ces deux auteurs ayant adopté intégralement le schéma de Müller et ayant fait un usage excessif de caractères arbitraires. A son avis, une classification nouvelle et constructive doit exprimer les relations phylogénétiques (ce qui entraînera inévitablement des altérations dans le système "müllérien") et, pour cela, il faut avant tout connaître la morphologie des organes végétatifs et reproducteurs, non seulement des *Phyllanthus* mais aussi de tous les groupes compris à l'intérieur des Phyllanthinées. Une partie de cet énorme travail a déjà été réalisée dans "A monographic study of the West Indian species of *Phyllanthus*" (1956-1958). Webster est arrivé, ainsi, à une classification dont nous donnons les principales lignes dans les tableaux 1 et 2. Nous insistons tout particulièrement sur cette classification qui, bien que n'englobant pas toutes les espèces du monde, nous paraît être de loin la meilleure, car elle est basée, à la fois, sur les critères déjà utilisés par les auteurs précédents mais aussi sur des critères nouveaux et originaux.

En effet, avant Webster, pour établir leur classification, les auteurs se sont basés principalement sur l'organe qui permet le mieux de saisir les affinités ou, au contraire, les dissemblances entre taxons, c'est-à-dire la fleur, très accessoirement sur le type d'inflorescence et sur quelques caractères de l'appareil végétatif (feuillage développé ou non, présence ou absence de cladodes).

Une simple lecture des tableaux 1 et 2 montre que Webster a repris les caractères énumérés ci-dessus mais en les complétant (structure morphologique et anatomique

des différentes parties de ces végétaux: tige, feuilles, inflorescences, fleurs, fruits, graines). Il en a surtout utilisé d'autres, en particulier l'ornementation des grains de pollen et les numérations chromosomiques.

Malgré tout, Webster pense que la classification à laquelle il a abouti reflète encore très insuffisamment les vraies relations entre les différents sous-genres qu'il a reconnus. D'après lui, elle constitue, cependant, un élément de base pouvant servir à l'édification d'une monographie générale du genre. Aussi, ayant découvert, dans cette analyse des espèces des "West Indies", combien les carac-

1. Ramification "non phyllanthoïde"[1] ; herbes ou petits arbustes avec des feuilles en phyllotaxie spiralée ou distique; 3 étamines à filets libres; grains de pollen "colporés" . . . . . I. *Isocladus*

1. Ramification "phyllanthoïde" ou sinon plantes arbustives et filets soudés

  2. Grains de pollen "colporés", "striés" ou "fovéolés"; espèces ligneuses ou herbacées à ramification "phyllanthoïde"; 2-5 étamines à filets libres ou soudés; fruits variés

    3. 5 étamines; grains de pollen "colporés"; 3-10 carpelles . . . . . II. *Kirganelia*

    3. 2-4 étamines

      4. Arbres avec des fruits drupacés ou charnus; 3-4 carpelles; grains de pollen "colporés" . . . . . III. *Cicca*

      4. Herbes ou petits arbustes avec des fruits secs ou capsules; 3 carpelles; grains de pollen "colporés", "striés" ou "fovéolés" . . . IV. *Phyllanthus*

  2. Grains de pollen différents des types cités ci-dessus; espèces entièrement ligneuses; 2-15 étamines à filets usuellement soudés; fruits: capsules sèches ou rarement un peu charnues

    3. Grains de pollen "porés"; pièces du périanthe découpées; 2 étamines V. *Eriococcus*

    3. Grains de pollen non "porés" et pièces du périanthe non découpées

      4. Grains de pollen "échinulés" avec de courts "colpi"; 3 étamines; ramification "phyllanthoïde"; rameaux plagiotropes bipennés VI. *Conami*

      4. Grains de pollen "aréolés"

        5. Ramification "non phyllanthoïde"; 3 étamines . . . VII. *Botryanthus*

        5. Ramification "phyllanthoïde"; 2-15 étamines . . . . VIII. *Xylophylla*

Tableau 1. – Clef synoptique des sous-genres de *Phyllanthus*, basée sur les espèces des "West Indies" (d'après Webster 1956; voir cet ouvrage pour la délimitation du genre et la définition de l'aire géographique considérée).

[1] Le terme "phyllanthoïde" désigne, chez Webster, l'architecture composée de types d'axes totalement différents (axes orthotropes et axes plagiotropes).

Sous-genre	Section	Type de la section
Isocladus	*Loxopodium*	*Ph. caroliniensis* Walter – Amérique N *(h)*
Kirganelia	*Floribundi*	*Ph. floribundus* Müller Arg. – Afrique tropicale *(l)*
	Anisonema	*Ph. reticulatus* Poiret – Afrique W, Asie SE *(l)*
Cicca	*Ciccopsis*	*Ph. pseudocicca* Griseb. – Cuba E *(l)*
	Cicca	*Ph. acidus* (L.) Skeels – Amérique S *(l)*
	Aporosella	*Ph. chacoënsis* Morong – Argentine, Paraguay *(l)*
	Emblica	*Emblica officinalis* Gaertner – Inde, Malaisie *(l)*
Phyllanthus	*Callitrichoides*	*Ph. carnosulus* Müller Arg. – Cuba E *(h)*
	Cyclanthera	*Ph. lindenianus* Baillon – Cuba *(h)*
	Phyllanthus	*Ph. niruri* L. – Amérique centrale *(h)*
	Urinaria	*Ph. urinaria* L. – Asie, Afrique, Amérique *(h)*
Eriococcus	*Eriococcus*	*Eriococcus gracilis* Hassk. – Asie SE *(l)*
Conami	*Nothoclema*	*Ph. acuminatus* Vahl – Mexique, Amérique S *(l)*
	Apolepis	*Ph. orbiculatus* L. C. Rich. – Amérique S *(h)*
Botryanthus	*Elutanthos*	*Ph. glaucescens* H. B. K. – Amérique S *(l)*
Xylophylla	*Williamia*	*Williamia pruinosa* Baillon – Cuba *(l)*
	Epistylium	*Ph. axillaris* (Sw.) Griseb. – Jamaïque *(l)*
	Asterandra	*Asterandra cornifolia* (H. B. K.) Klotzsch Amérique S *(l)*
	Glyptothamnus	*Ph. chryseus* Howard – Cuba E *(l)*
	Omphacodes	*Ph. subcarnosus* Wright ex Müller Arg. – Cuba, Hispaniola *(l)*
	Orbicularia	*Orbicularia phyllanthoides* Baillon – Cuba *(l)*
	Thamnocharis	*Ph. cinctus* Urban – Cuba *(l)*
	Hemiphyllanthus	*Ph. ovatus* Poiret – Martinique *(l)*
	Xylophylla	*Ph. epiphyllanthus* L. – Indes occidentales *(l)*

Tableau 2. – Synopsis des sections de *Phyllanthus* représentées dans les "West Indies" (d'après Webster 1956-1958); *h* = herbacé, *l* = ligneux.

téristiques du pollen pouvaient constituer un outil de premier choix pour le taxonomiste, il a, depuis lors, en collaboration avec d'autres chercheurs, orienté ses investigations dans cette direction ainsi que vers la cytotaxonomie, et il prépare, à l'heure actuelle, une classification plus détaillée de tout le genre *Phyllanthus.*

Quant à nous, dans notre essai d'analyse systématique des *Phyllanthus,* nous avons, bien entendu, tenu compte de tous les travaux antérieurs et, en priorité, de la monographie de Webster (1956-1958). Nous avons aussi pris en considération les publications plus récentes inspirées par l'œuvre de cet auteur auxquelles, au moins pour les deux premières, il a collaboré plus ou moins étroitement. Il s'agit d'études cytotaxonomiques dans la sous-tribu des Phyllanthinées effectuées par Webster & Ellis (1962), d'observations sur la morphologie du pollen dans le genre *Phyllanthus* réalisées par Punt (1967) et d'un examen des relations existant, dans ce même genre, entre la structure du pollen et les niveaux de ploïdie entrepris par Köhler (1967).

Peut-être, peut-on considérer que l'originalité de notre travail réside dans le fait que nous avons pu obtenir à partir de graines, dans les serres de la Faculté des sciences d'Orsay, une quarantaine d'espèces différentes, pour la plupart, de celles

utilisées par Webster et les auteurs que nous venons de citer[1]. De plus, nous avons eu la chance d'avoir à notre disposition, pour quelques-unes de nos espèces, plusieurs taxons de garniture chromosomique et de provenance différentes (*Ph. odontadenius* Müller Arg., *Ph. niruri* L.) et pour beaucoup d'autres des représentants de diverses régions à même nombre de chromosomes (*Ph. amarus* Schum. & Thonn. en particulier).

Nos apports sont dûs aussi à ce que, avec ce matériel végétal, nous avons réalisé une étude plus large et plus approfondie d'un certain nombre de caractères. Cette étude a été grandement facilitée aussi par le fait que, chez la plupart de nos espèces, pour des conditions écologiques données, l'organisation morphologique de plantes issues de graines produites par un individu présente une grande uniformité. Aussi, de notre essai de monographie découle un certain nombre d'enseignements nous permettant de vérifier mais aussi de discuter les opinions émises en particulier par Webster et ses collaborateurs.

Dans la rédaction de cet article, nous avons choisi de passer successivement en revue les divers critères qui ont servi de base à Webster dans l'établissement de sa classification. Lors de l'examen de chacun d'eux, nous ajouterons certaines de nos observations personnelles. Nous verrons s'il est possible d'en formuler de nouveaux et, en dernier lieu, nous donnerons quelques appréciations d'ensemble.

2. Etude de la fleur et de ses diverses parties

D'après Webster, les *Phyllanthus* sont parmi les genres d'Angiospermes un de ceux qui présentent le plus de variabilité dans leur structure florale, si bien qu'au cours de la première moitié du XIXe siècle, en considérant seulement les caractères de la fleur, on avait élevé au rang de genres diverses espèces que Müller a incluses, plus tard, dans le concept générique des *Phyllanthus.*

Cette diversité florale est encore accrue par le fait que les fleurs mâles ou femelles ont évolué, selon Webster, dans deux voies différentes. Toutefois, toujours selon cet auteur, il s'est produit, au même moment, dans les deux types de fleurs, une tendance vers la réduction du nombre de leurs pièces, tendance qui s'est accompagnée nécessairement d'une diminution de la variabilité.

Nous avons pu constater que les fleurs des *Phyllanthus* sont généralement de petite taille, unisexuées (mâles ou femelles) sans aucune trace, le plus souvent, d'organes du sexe opposé, sauf chez *Ph. acidus* (L.) Skeels, où sur des rameaux plagiotropes bouturés nous avons trouvé, parfois, des fleurs avec staminodes. Cette anomalie a déjà été signalée par Webster dans la section *Cicca,* à laquelle se rattache cette espèce, et sur des individus non traumatisés. Cependant, nous avons observé, exceptionnellement, dans la morphogenèse normale, une fleur hermaphrodite sur un individu de *Ph. sublanatus* Schum. & Thonn. Mais ce qui est plus intéressant, c'est que nous avons pu obtenir, en bouturant des rameaux plagiotropes

[1] Nous tenons à remercier vivement M. le professeur Webster qui a bien voulu assurer la détermination de la grande majorité des *Phyllanthus* analysés dans cet article.

de certaines espèces, des fleurs imparfaites, hermaphrodites, en plus ou moins grand nombre et en position soit axillaire (*Ph. amarus* Schum. & Thonn.) soit terminale (*Ph. sublanatus* Schum. & Thonn., pl. Ia; *Ph. odontadenius* Müller Arg. vel. aff., taxon $2n = 56$, pl. Ib).

Le pédicelle

Selon Webster, le pédicelle de la fleur mâle est généralement à peu près aussi long ou plus long que celui de la fleur femelle, le terme ultime de réduction de ce dernier étant obtenu avec la fleur subsessile de *Ph. urinaria* L. (fig. 4B). Il s'en suit, d'après cet auteur, que la longueur du pédicelle peut constituer un bon caractère de détermination pour séparer le genre *Phyllanthus* de genres affines *(Savia, Securinega)* chez lesquels, à l'inverse, ce sont les fleurs femelles qui sont les plus longuement pédicellées. Mais ce critère n'est pas absolu puisque Webster signale lui-même que, dans quelques espèces de *Phyllanthus,* le pédicelle de la fleur femelle est plus long que celui de la fleur mâle. C'est d'ailleurs à cette dernière constatation que nous avons le plus souvent abouti en examinant cet organe dans les fleurs des espèces à notre disposition. Cela est frappant, en particulier, chez le *Ph. capillaris* Schum. & Thonn. (fig. 2A, 2B) où le pédicelle de la fleur femelle peut atteindre 17 mm alors que celui de la fleur mâle ne mesure que 5-6 mm. Les différences sont encore plus accusées chez le *Ph. cornutus* Baillon où le pédicelle de la fleur femelle compte jusqu'à 13 mm et celui de la fleur mâle 2-3 mm seulement.

En outre, comme l'a indiqué Webster, le pédicelle de la fleur femelle est moins grêle que celui de la fleur mâle et sa portion distale peut graduellement s'élargir en une région torale (fig. 2F).

Pour ce qui a trait à la disposition des fleurs, nos observations concordent, pour la plupart, avec celles faites par Webster, à savoir que le pédicelle des fleurs des deux sexes est fortement incliné vers le sol, ce qui explique que toutes les fleurs soient situées en-dessous du plan des feuilles. Cependant, cette règle n'a pas une portée générale puisque nous avons pu constater, en particulier chez un taxon de *Ph. niruri* L. (fig. 4C, 4D), que si la fleur femelle occupait cette même position, la fleur mâle était, au contraire, dirigée dans le sens inverse. De plus, chez ce taxon, le pédicelle de la fleur femelle est soudé à la tige émettrice sur une certaine longueur (fig. 4D).

Le calice

Les fleurs des *Phyllanthus* sont considérées comme apétales; leur périanthe est réduit au calice dont les pièces sont, suivant les espèces, plus ou moins soudées à la base. Webster a noté d'autres variations dans le calice; il peut être plus ou moins étalé à l'anthèse et il peut différer par la couleur des sépales, leur nombre et leur arrangement, leur taille, leur forme, leur nervation et leur texture. Il a observé aussi que ces divers caractères ne sont pas forcément identiques entre les fleurs mâles et femelles d'une même espèce. Pour lui, le calice de la fleur femelle est très souvent plus volumineux, plus vigoureux, à nervation plus complexe et composé d'un plus grand nombre de pièces que celui de la fleur mâle.

Nous avons, pour notre part, vérifié l'exactitude de toutes ces données sur les espèces et taxons de *Phyllanthus* de notre collection. Ainsi, chez le *Ph. polygonoides* Nutt. ex Spr. (fig. 3A, 3B), nous avons constaté que le calice de la fleur femelle est relativement important et constitué de six sépales de taille inégale, verts et foliacés avec une marge blanche entière, alors que celui de la fleur mâle, s'il comporte dans cet exemple le même nombre de pièces, est beaucoup plus petit, de couleur blanche, à sépales de taille à peu près égale dont les bords sont légèrement déchirés.

Nous pouvons ajouter, en outre, quelques observations personnelles relatives au nombre de pièces du calice. Ce nombre, chez les espèces que nous avons examinées, est, en effet, le plus souvent soit de 5 (ces pièces étant en préfloraison imbriquée), soit de 6 (elles sont disposées alors sur deux verticilles). De plus, il varie encore entre individus d'une même espèce et jusque sur un seul individu, cela non seulement entre fleurs de sexe opposé mais aussi entre fleurs de même sexe. C'est ainsi que, chez certains *Phyllanthus,* en plus du calice typique de l'espèce, on note, plus ou moins fréquemment, la présence de calices soit pleiomères – en particulier chez les fleurs mâles et femelles du *Ph. odontadenius* Müller Arg. (taxon à $2n = 24$ et $2n = 56$) et chez les fleurs femelles du *Ph. niruri* L. subsp. *lathyroides* – soit méiomères – chez les fleurs femelles du *Ph. sublanatus* Schum. & Thonn., chez la fleur mâle du *Ph. urinaria* L. et du *Ph. mimosoides* Sw. (fig. 6F, 6J) par exemple – soit de ces deux types (chez le *Ph. amarus* Schum. & Thonn.).

Le disque

Ce terme est utilisé par Webster pour désigner la masse de tissu, plus ou moins glandulaire, prenant naissance à partir du réceptacle et se situant entre le calice d'une part et le gynécée ou l'androcée d'autre part. L'examen de l'emplacement du disque, d'après ce même auteur, fournit un élément appréciable pour distinguer les *Phyllanthus* d'autres genres de Phyllanthées *(Drypetes, Reverchonia).*

Nos remarques sur la morphologie de cet organe concordent avec celles déjà faites par Webster à savoir que, dans la fleur mâle, il est ordinairement fragmenté en segments égaux, alternant avec les pièces du calice (fig. 2A, 2C, 3A, 3C, 4A, 4C, 4E, 5A et 6), alors que, dans la fleur femelle, il est, le plus souvent, entier ou peu divisé (fig. 2B, 3D, 4D, 5B et 5D). Nous avons, cependant, trouvé des exceptions à cette règle pour ce qui a trait à la fleur mâle, notamment chez le *Ph. virgultiramus* Däniker (fig. 2E) qui ne compte que 3 segments (alors que le périanthe comprend 6 pièces) situés en face des sépales externes et chez le *Ph. juglandifolius* Willd. (fig. 5C) où le disque est continu comme habituellement dans une fleur femelle. Quant au disque de la fleur femelle, il peut présenter, chez le *Ph. polygonoides* Nutt. ex Spr. par exemple (fig. 3B), une structure comparable à celle caractéristique du disque de la fleur mâle, ou bien être réduit et même absent comme chez le *Ph. mimosoides* Sw. (fig. 5F). Cette dernière possibilité a été déjà signalée par Webster dans la fleur mâle du *Ph. emblica* L. et dans les fleurs des deux sexes chez le *Ph. elsiae* Urban.

Signalons aussi, et cela dans la fleur mâle comme dans la fleur femelle, que de nombreux caractères du disque (entre autres sa forme, sa couleur, son épaisseur) montrent des variations non seulement d'une espèce à l'autre, comme l'a décrit

en particulier Webster, mais encore entre taxons de provenances différentes, inclus dans une même espèce. Ainsi le disque de la fleur femelle du *Ph. niruri* L. subsp. *lathyroides,* originaire du Mexique (fig. 4B), est échancré au milieu de chaque sépale, voire séparé parfois en 5 masses, alors que celui d'un taxon à calices rouges, de provenance inconnue[1], est entier (fig. 4D). En ce qui concerne le disque de la fleur mâle, s'il est dans les deux cas composé de cinq fragments indépendants, ces derniers sont de forme irrégulière et papilleuse chez la sous-espèce *lathyroides* (fig. 4A), alors qu'ils ont un contour nettement triangulaire dans l'autre taxon (fig. 4C). Nous avons observé, de même, quelques différences dans le disque de la fleur femelle entre plusieurs taxons de *Ph. odontadenius* Müller Arg.

Webster, ayant observé des stomates dans le disque de beaucoup d'espèces de *Phyllanthus,* en conclut que, chez ces végétaux, cet organe a certainement une nature sécrétrice et joue vraisemblablement un rôle de nectaire.

La nature morphologique de ce disque a été très controversée. Pour un certain nombre d'auteurs, s'appuyant avant tout sur sa formation tardive, il s'agirait d'une partie de l'axe floral, soit d'une expansion du torus (Baillon 1858), soit d'une émergence du réceptacle (Eichler 1875, Bentham & Hooker 1880, Pax 1890, Pax & Hoffmann 1931).

Michaelis (1924) a une conception tout à fait différente: pour lui le disque des Euphorbiacées en général serait, la plupart du temps, d'origine staminale. Son interprétation repose sur plusieurs observations effectuées sur cet organe chez les *Phyllanthus* (en particulier sur le fait qu'on peut assister occasionnellement au remplacement de segments du disque par des étamines) mais aussi sur l'examen de certaines espèces de *Croton* dans lesquelles les segments du disque, alternant avec les pétales, occupent ainsi la position du verticille externe d'étamines.

Webster réfute vigoureusement ce dernier point de vue en se basant sur le fait que, au moins dans les genres les plus primitifs des Phyllanthées, qui sont pourvus d'une corolle *(Andrachne, Astrocasia),* les segments du disque sont opposés aux pétales. Bien plus, chez le *Ph. acidus* (L.) Skeels, où, nous l'avons vu, les staminodes peuvent parfois se produire, ces derniers apparaissent en addition du disque normal hypogyne et n'ont donc pas, chez cette espèce, une origine staminale. Ayant, par ailleurs, constaté que dans le genre *Phyllanthus,* où la corolle est absente, les segments du disque ont la même position que celle qu'auraient occupé les pétales, il émet l'opinion que ces segments pourraient appartenir à la corolle manquante. Mais ne disposant pas de preuves suffisantes pour justifier son hypothèse, il ne peut choisir entre sa théorie et la première émise.

Pour notre part, nos observations faites, non seulement sur des fleurs normales mais surtout sur des fleurs anomales, obtenues chez certaines espèces de *Phyllanthus,* après rupture de corrélations, aux aisselles foliaires de rameaux plagiotropes ou à leur extrémité, nous amènent à penser que ce disque pourrait ne pas avoir la même nature dans la fleur mâle et dans la fleur femelle.

Ainsi, la série de figures que nous allons présenter, montrant des structures observées à l'extrémité de certains rameaux plagiotropes du *Ph. odontadenius* (taxon à $2n = 56$), soustraits à l'influence des portions supérieures du végétal, paraît indiquer que ce disque, dans la fleur femelle, est une production axillaire

[1] Ce taxon se multiplie abondamment, et depuis déjà des années, dans les serres du Jardin des plantes de Montpellier, sans que personne ne sache de quel endroit il provient.

probablement de nature caulinaire. Si cela se révèle exact, il a alors la même origine que les nectaires dans la fleur des Crucifères (Motte 1946).

Pour mieux comprendre les résultats expérimentaux qui vont suivre (pl. IIb, III et IV), nous avons tenu, tout d'abord, à donner le diagramme d'une fleur femelle axillaire normale (pl. IIa), au disque continu. Sur la planche IIb on peut voir, à une certaine distance de la fleur terminale, une feuille, accompagnée de ses deux stipules, abritant, à son aisselle, une masse glanduleuse analogue à un fragment du disque d'une fleur femelle. Dans la planche IIIa, nous observons un ensemble similaire mais plus rapproché de la fleur terminale, et, de plus, la stipule de gauche a une structure très voisine de celle des pièces du calice. Dans la figure suivante (pl. IIIb), un complexe analogue est situé pratiquement au même niveau que la fleur femelle terminale. Enfin, dans les figures de la planche IV, cet ensemble fait maintenant partie de la fleur terminale et le mamelon glanduleux est devenu une portion du disque de cette fleur. Les stipules peuvent alors soit garder leur forme normale (pl. IVa), soit devenir semblables aux pièces du calice (pl. IVb).

Voyons maintenant quelle est la nature de ce disque chez la fleur mâle. Nous avons déjà mentionné que, dans les conditions normales, le disque se présente sous forme de masses glanduleuses séparées, alternant avec les pièces du calice. L'observation de diagrammes, représentant, chez le *Ph. amarus,* des fleurs axillaires normales, montre que, quel que soit le nombre de pièces du calice, les glandes alternent toujours avec ces pièces (fig. 1A, 1B). Dans le diagramme (fig. 1C) d'une fleur axillaire obtenue, chez cette même espèce, après suppression de corrélations, ces glandes occupent la même position mais chacune d'elles est divisée radialement en deux parties égales. Dans ce dernier cas, chaque pièce du calice paraît accompagnée de deux stipules transformées en glandes, ce qui amènerait à penser que, dans les fleurs normales, chaque stipule d'un sépale se souderait avec la stipule du sépale voisin. Par conséquent, chez le *Ph. amarus,* il semble que le disque de la fleur mâle ait une origine stipulaire. On serait alors en présence d'un phénomène comparable à celui que Nozeran (1955) a indiqué pour la fleur des *Euphorbia* où les glandes involucrales du cyathium proviennent de la fusion de deux glandes stipulaires appartenant aux bractées de ce cyathium.

Nous pensons qu'une étude plus approfondie de ces fleurs anormales devrait permettre d'apporter de nouvelles informations sur la vraie nature du disque des fleurs des *Phyllanthus.*

L'androcée

De toutes les parties de la fleur, celle qui présente le plus grand polymorphisme est, sans aucun doute, l'androcée. Aussi, c'est sur ce dernier qu'ont été basées la plupart des premières classifications, celle de Müller en particulier. Cependant, malgré l'utilisation qui en a été faite, les caractéristiques de l'androcée constituent, d'après de nombreux auteurs dont Webster en particulier, de mauvais marqueurs pour saisir les relations de parenté entre espèces. De plus, ce dernier auteur fait remarquer la difficulté qu'il y a à utiliser cet organe pour des fins taxonomiques car, étant donné son développement tardif, on peut être amené à faire des erreurs d'interprétation sur sa structure.

Examinons d'abord les variations de l'androcée en ce qui concerne le nombre des étamines. Pour Webster, dans la grande majorité des espèces de *Phyllanthus,* ce

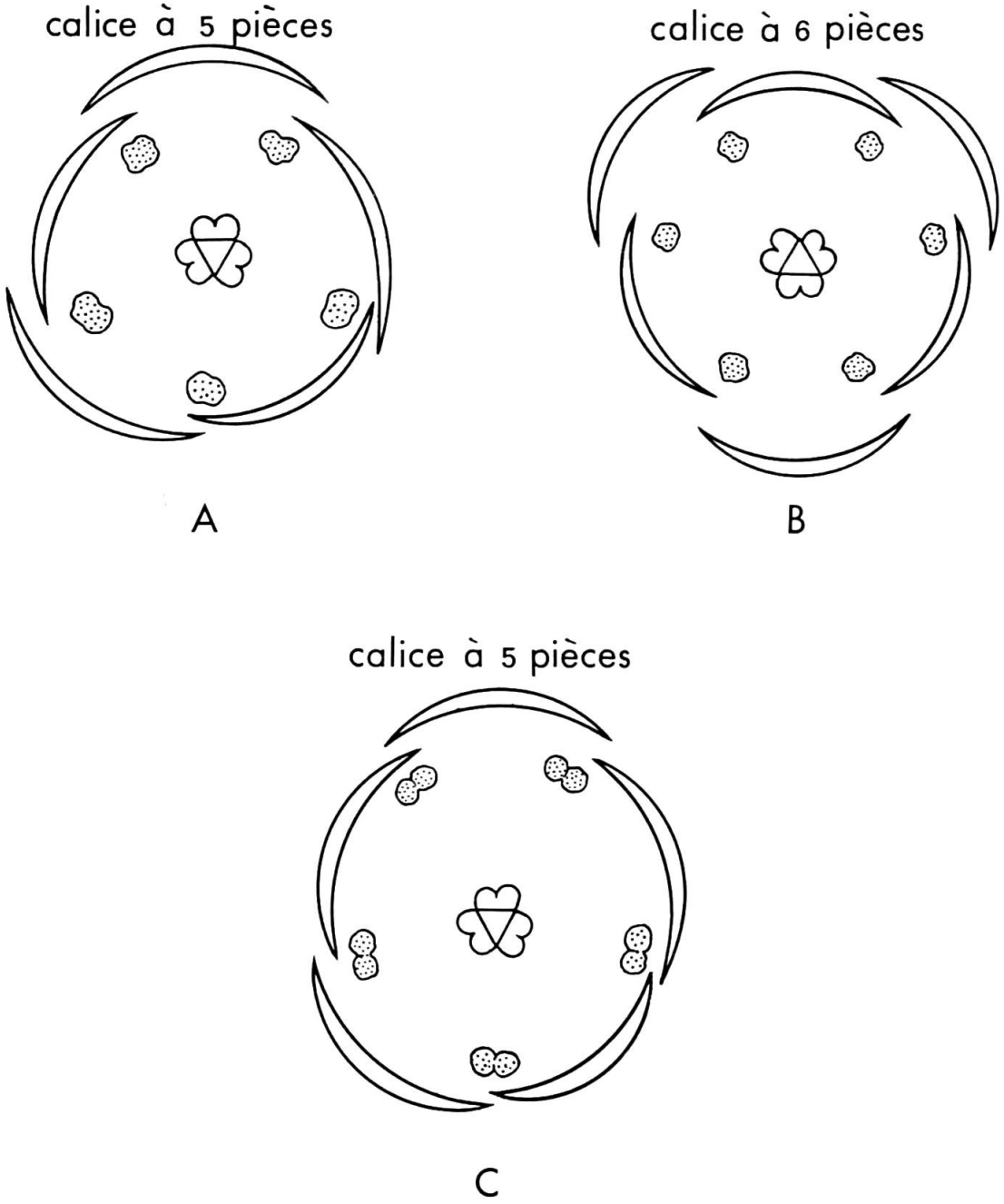


Fig. 1. – *Phyllanthus amarus,* diagrammes de fleurs axillaires mâles:
A, fleur normalement constituée; B, fleur comportant un calice de 6 pièces; C, fleur à glandes divisées radialement en deux parties.

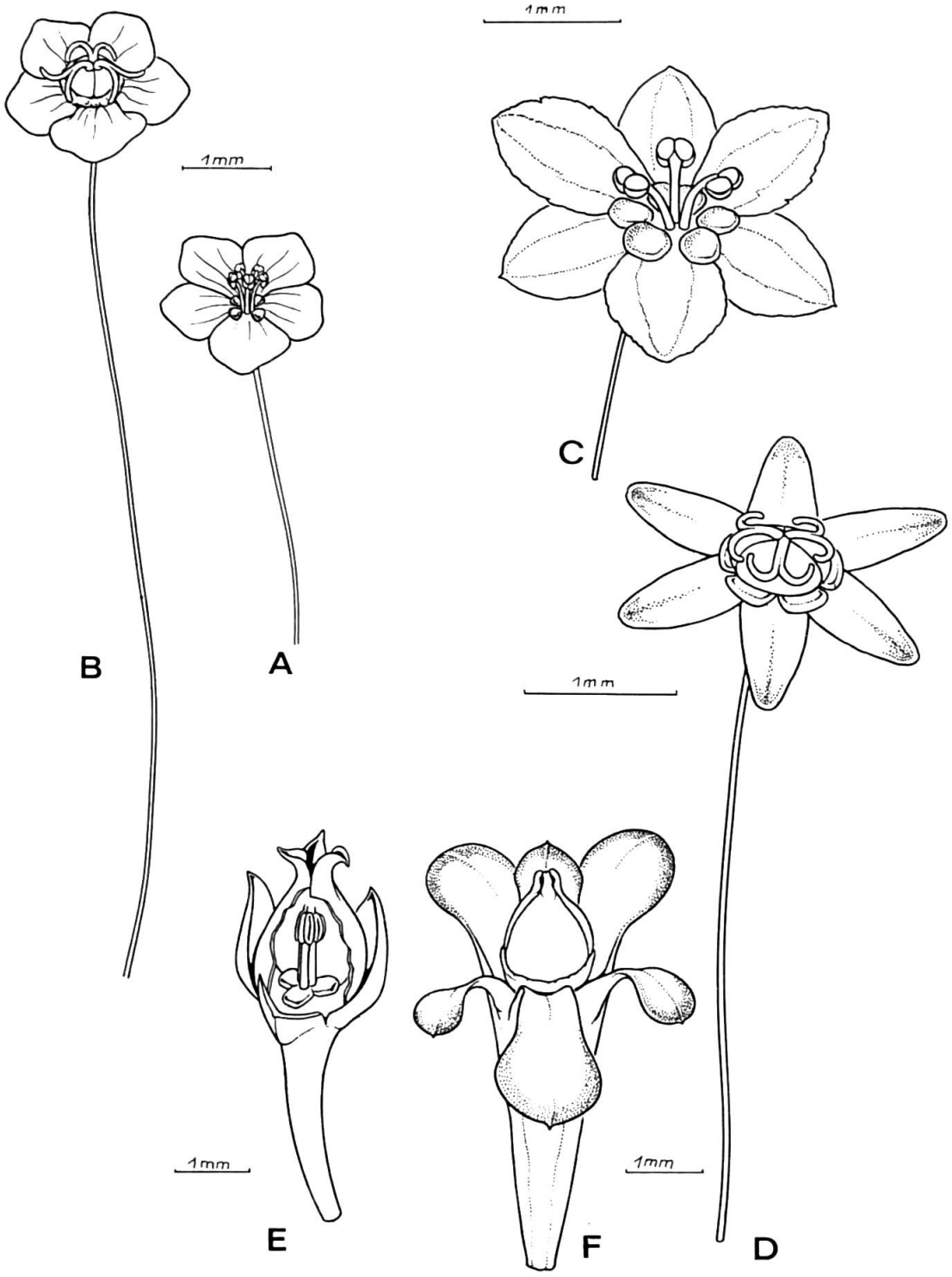


Fig. 2. – Fleurs des *Phyllanthus capillaris* (A, B), *filicaulis* (C, D) et *virgultiramus* (E, F): A, C, E, fleurs mâles; B, D, F, fleurs femelles; en E, une partie du périanthe a été sectionnée pour montrer l'intérieur de la fleur; en F, les sépales antérieurs, tirés vers le bas, laissent apercevoir le disque.

nombre est égal ou inférieur à 6. Quant à nous, nous avons observé un androcée généralement composé de 3 étamines (fig. 2C et 2E, par exemple), parfois de 5 (fig. 2A).

Selon Michaelis (1924), chez les Euphorbiacées, l'androcée primitif serait constitué de nombreuses étamines, disposées en plusieurs verticilles. Webster reprend cette même opinion mais à l'échelle du genre *Phyllanthus* seulement. Son point de vue est basé sur le fait qu'il a pu tracer, à l'intérieur de ce genre, par réduction progressive du nombre des étamines, deux séries évolutives. L'une d'entre elles, en particulier, a été tirée de l'examen de plusieurs espèces de la section *Williamia* et de deux autres sections des "West Indies", dérivées de la première citée.

Toujours pour ce même auteur, en même temps que cette réduction dans le nombre des étamines, deux autres tendances, qui ont été largement utilisées aussi dans les classifications, se sont manifestées. Il s'agit:

– de la coalescence des étamines, d'abord des filets puis des anthères;

– du déplacement de la ligne de déhiscence des sacs polliniques qui, de la position verticale, est passée à la position horizontale.

Pour ce qui a trait à cette deuxième tendance, rappelons ce qu'écrivait déjà Baillon en 1858: "Je ne connais pas chez les Euphorbiacées, quoi qu'en disent quelques descriptions, d'exemples positifs de déhiscence transversale". Webster confirme, en quelque sorte, cette observation en indiquant qu'il existe en réalité très peu d'espèces chez lesquelles la ligne de déhiscence a vraiment subi un certain déplacement par rapport au long axe de l'anthère. Nous avons choisi, à la suite de Webster, de définir la direction des fentes de déhiscence non par rapport à l'anthère elle-même mais par rapport à l'axe qui serait situé dans le prolongement du pédicelle de la fleur. Soulignons, cependant, que de l'examen de nos espèces il est ressorti qu'il existe pratiquement tous les intermédiaires entre la ligne de déhiscence verticale et horizontale et que la distinction entre ces deux types d'ouvertures des sacs polliniques n'est pas toujours aussi aisée qu'il ne paraît. De l'étude de l'androcée dans notre matériel végétal découlent, en outre, les observations ci-jointes qui ont été effectuées sur des fleurs mâles bien épanouies.

Nous avons constaté, chez le *Ph. capillaris* Schum. & Thonn. (fig. 2A) et chez le *Ph. filicaulis* Benth. (fig. 2C) par exemple, des androcées encore assez primitifs puisque composés respectivement de 5 ou 3 étamines tout à fait libres. Les filets sont courts et obliques dans la seconde espèce, plus longs et plus droits dans la première; quant aux anthères, elles sont plus larges que hautes et à déhiscence transversale.

Chez le *Ph. virgultiramus* Däniker (fig. 2E), si les étamines (au nombre de 3) sont encore libres, elles sont, dans ce cas, jointives et groupées en un ensemble situé au centre de la fleur. Les sacs polliniques sont allongés, à déhiscence longitudinale et chaque anthère est surmontée d'un court mucron.

Dans les espèces qui vont suivre, nous allons maintenant assister à la soudure progressive des constituants des étamines. Ainsi, chez le *Ph. polygonoides* Nutt. ex Spr. (fig. 3A) et le *Ph.* x *elongatus* (Jacq.) Steudel (fig. 3C), les filets des trois étamines sont déjà soudés jusqu'à la moitié de leur longueur en une courte colonne, assez mince chez le *Ph. polygonoides* et beaucoup plus massive chez le *Ph.* x *elongatus.* Ensuite, au sommet de cette colonne staminale, les filets se séparent

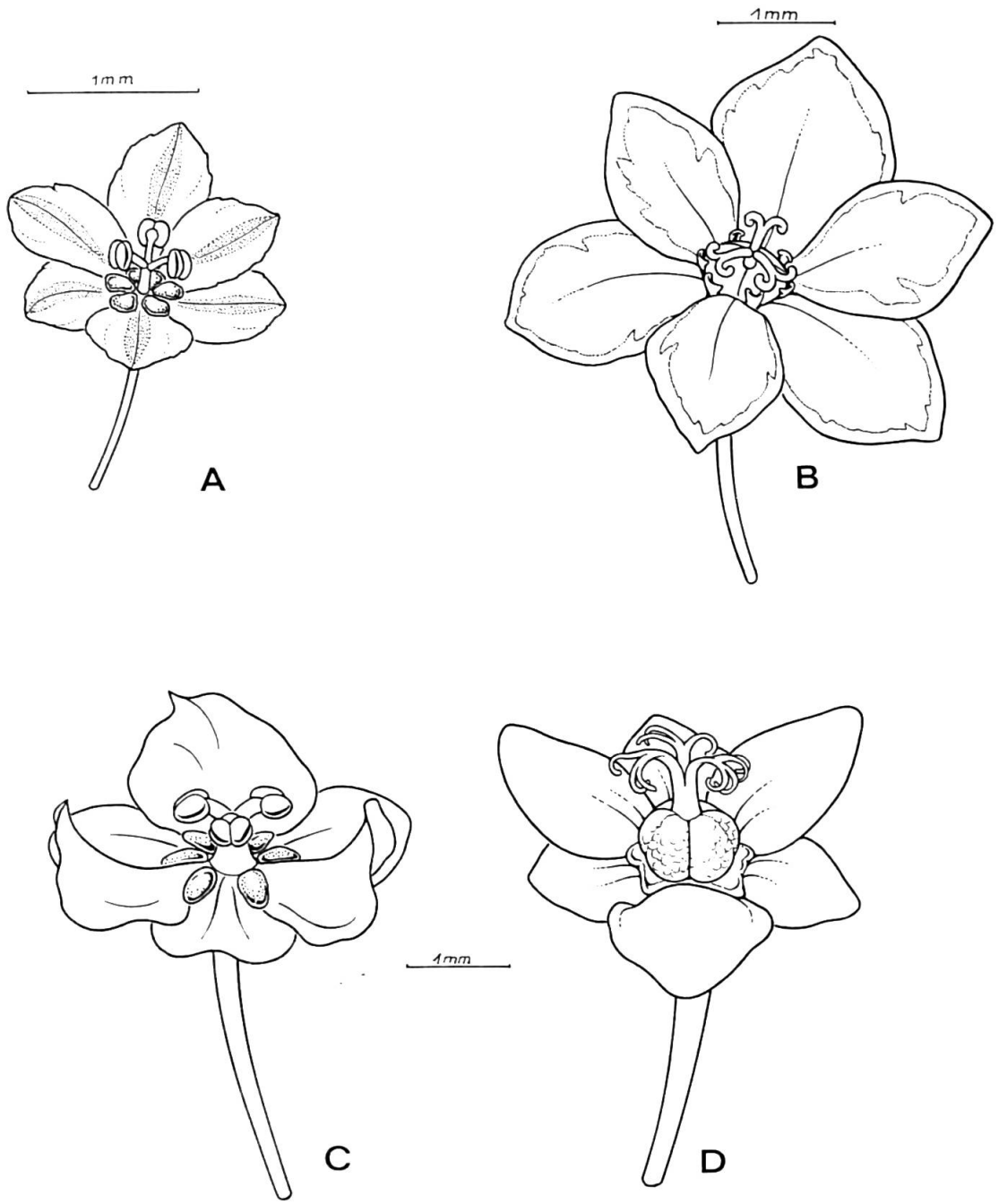


Fig. 3. – Fleurs des *Phyllanthus polygonoides* (A, B) et x *elongatus* (C, D): A, C, fleurs mâles; B, D, fleurs femelles.

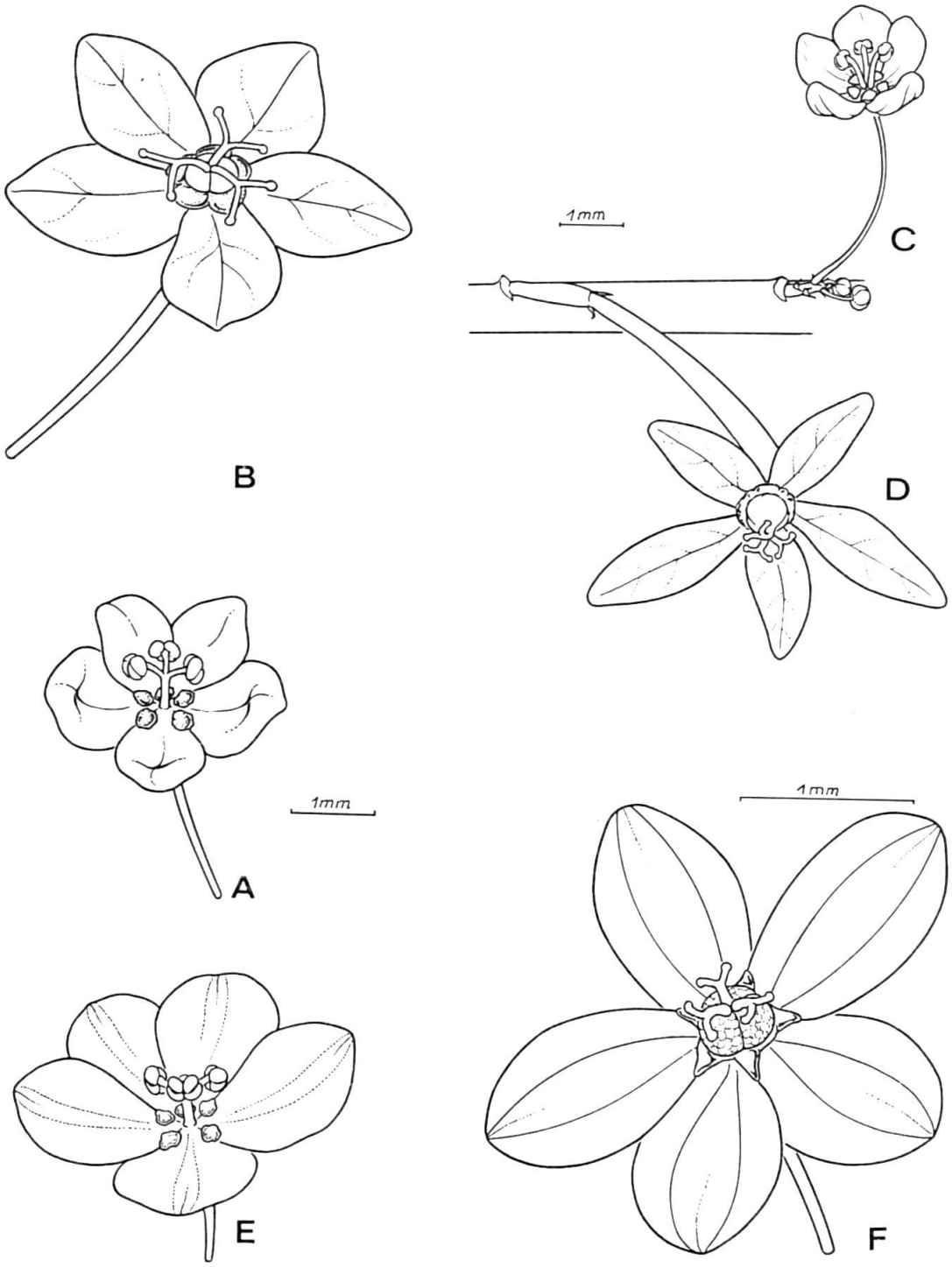


Fig. 4. – Fleurs du *Phyllanthus niruri* subsp. *lathyroides* (A, B), du *Ph. niruri*, taxon à calices femelles rouges (C, D) et du *Ph. niruroides* (E, F):
A, C, E, fleurs mâles; B, D, F, fleurs femelles.

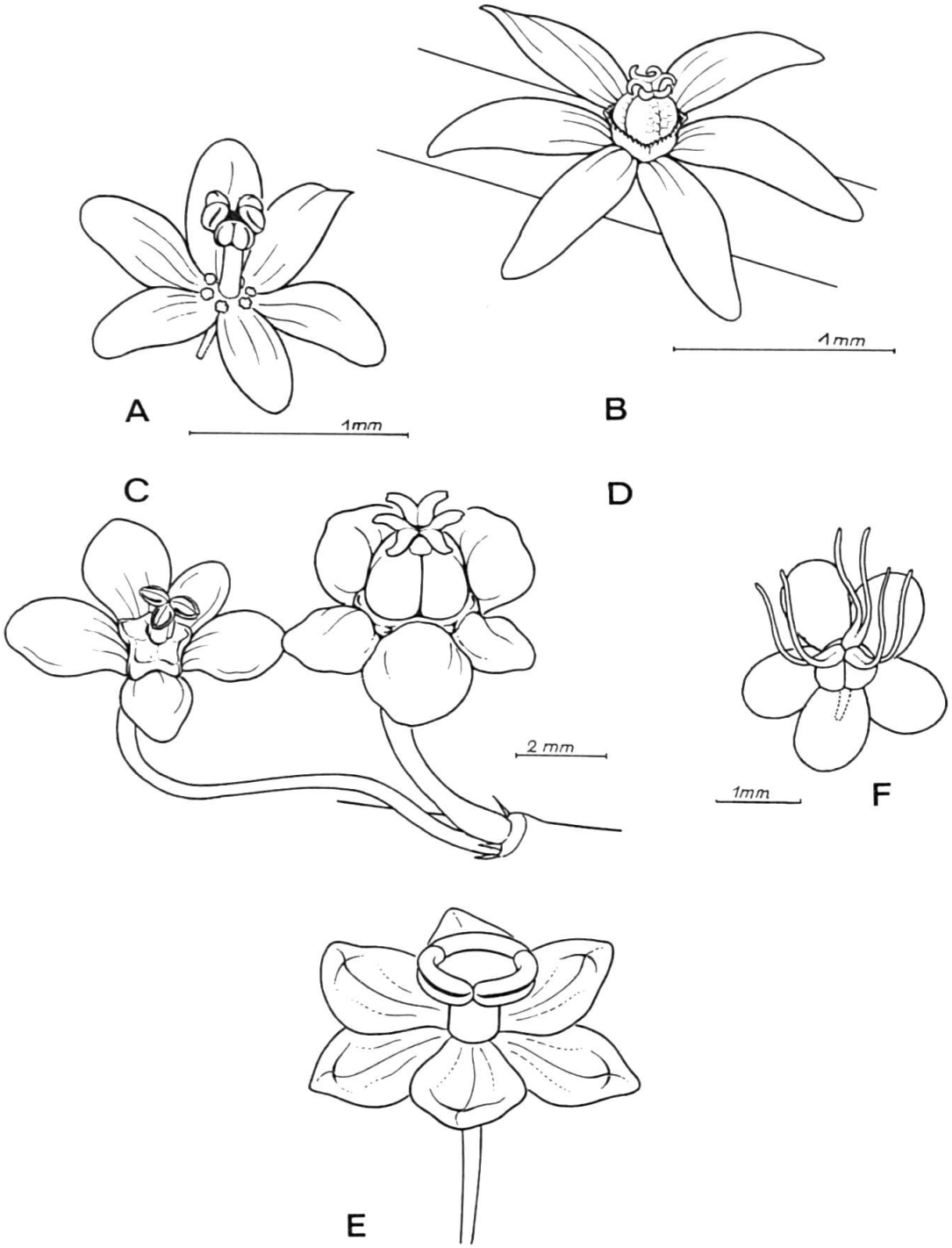


Fig. 5. – Fleurs des *Phyllanthus urinaria* (A, B), *juglandifolius* subsp. *juglandifolius* (C, D), *cyclanthera* (E, d'après Baillon 1891) et *mimosoides* (F):
A, C, E, fleurs mâles; B, D, F, fleurs femelles.

et prennent une position oblique ascendante dans la première espèce et sub-horizontale dans la seconde. Chez ces deux *Phyllanthus,* les anthères sont allongées, mais elles sont situées dans un plan horizontal ainsi que leurs fentes de déhiscence chez le *Ph.* x *elongatus,* alors que chez le *Ph. polygonoides* elles sont à peu près verticales et s'ouvrent dans ce même plan.

Chez le *Ph. niruri* L. subsp. *lathyroides* (fig. 4A), la soudure des filets des trois étamines s'étend, à présent, jusqu'aux deux tiers ou aux trois quarts de leur longueur et, dans cet exemple, la colonne staminale, assez grêle, est plus haute que dans les deux espèces précédemment citées. Une fois libres, les filets épousent la même direction que chez le *Ph. polygonoides* mais les anthères, plus courtes, sont disposées ici obliquement et leurs fentes de déhiscence sont aussi plus ou moins obliques.

La partie libre des filets est très réduite chez le *Ph. niruroides* Müller Arg. et dans une position à peu près horizontale. Les anthères subsessiles sont situées dans un plan proche de la verticale et étirées dans le sens horizontal, avec une déhiscence transversale (fig. 4E).

La soudure des filaments est totale chez le *Ph. urinaria* L. (fig. 5A), où l'on est en présence d'une colonne staminale assez mince d'où se détachent trois anthères sessiles, insérées sur les bords d'un connectif à direction transversale. Ces anthères sont séparées les unes des autres, droites, à sacs polliniques parallèles et fentes de déhiscence verticales non confluentes. Il en est de même chez le *Ph. juglandifolius* Willd. subsp. *juglandifolius* (fig. 5C), mis à part que, dans cette espèce, les trois anthères sont portées par une colonne staminale massive et sont situées dans un plan horizontal ou légèrement incliné vers la base de la fleur, ainsi que leurs fentes de déhiscence.

Nous pouvons citer, comme terme ultime de cette coalescence des étamines, celui déjà décrit par Baillon, en 1891, chez le *Ph. cyclanthera* Müller Arg. où les loges polliniques, au sommet de la colonne staminale, sont complètement conniventes entre elles à l'anthèse et forment une sorte d'anneau s'ouvrant horizontalement sur toute sa circonférence (fig. 5E) comme chez certaines Cucurbitacées. Cette structure remarquable de l'androcée, qualifiée par Webster de "synandrium", caractérise, d'après cet auteur, toutes les espèces des "West Indies" de la section *Cyclanthera* (*Ph. lindenianus* Baillon, *Ph. abditus* Webster, *Ph. berteroanus* Müller Arg., *Ph. tenuicaulis* Müller Arg.). Elle a aussi été signalée dans le *Ph. dimorphus* Britton & P. Wilson de Cuba et dans deux espèces de Madagascar (Leandri 1938).

Il est peut-être intéressant de souligner que les divers caractères de l'androcée que nous venons de considérer n'ont pas forcément évolué de façon concomitante. Par exemple, des fleurs à étamines libres, donc assez primitives à ce point de vue, peuvent présenter des anthères à déhiscence transversale *(Ph. capillaris)* et, à l'inverse, des anthères portées par une colonne staminale peuvent avoir gardé encore une déhiscence longitudinale *(Ph. urinaria).* De même, le *Ph. polygonoides,* espèce que nous classerons plus loin parmi les plus primitives de par sa construction végétative, montre un androcée plus évolué que celle du *Ph. filicaulis, Phyllanthus* qui, pourtant, d'après son type de ramification, sera considéré comme l'un des plus évolués. Des remarques analogues avaient été faites par Webster qui s'était rendu compte que des sections comportant des androcées des plus archaïques (tels qu'ils ont été définis) peuvent paraître plus évoluées sous d'autres rapports (en ce qui concerne leur construction végétative, la morphologie de leur pollen par exemple) et que, au contraire, des sections rangées parmi les plus primitives par

tout un ensemble de caractères peuvent montrer un androcée pourtant assez évolué. Nous citerons, plus loin, d'autres exemples de cette non-concordance dans l'évolution des diverses caractéristiques de ces végétaux.

A propos d'autres parties de la fleur déjà analysées, nous avons montré qu'il existait des variations non seulement entre espèces mais aussi entre taxons appartenant à une même espèce. En ce qui concerne l'androcée, nous avons déjà décrit le polymorphisme interspécifique, il nous reste à voir maintenant la variabilité à l'intérieur même d'une espèce.

Ainsi, par exemple, alors que chez le *Ph. niruri* L. subsp. *lathyroides,* originaire du Mexique (fig. 4A) les filets des étamines sont, comme nous l'avons vu, soudés sur une grande partie de leur longueur et que la déhiscence des anthères est oblique, les étamines sont libres et la déhiscence est transversale chez un taxon de provenance inconnue, à calices femelles colorés en rouge, classé dans cette même espèce (fig. 4C).

Mais les caractères de l'androcée ne varient pas seulement entre espèces ou taxons de la même espèce, ils peuvent présenter aussi des modifications entre individus et jusque sur un même pied. En effet, chez le *Ph. mimosoides* Sw. en particulier, à côté de l'androcée le plus fréquemment rencontré (fig. 6A), composé d'une colonne staminale d'où se détachent trois filets courts et horizontaux, terminés chacun par une anthère plus large que haute et à fentes de déhiscence transversales, nous avons observé toute une série d'autres formes (fig. 6B-6J). Ces dernières dérivent du type par une réduction du nombre des étamines et une soudure des filets. Or, il est intéressant de rappeler que ces deux tendances, que l'on retrouve ici dans les fluctuations de l'androcée sur un individu donné, ont été précisément citées par Webster comme ayant joué un rôle primordial dans l'évolution phylogénétique de cet organe. Nous avons rencontré des exemples analogues d'androcées polymorphes chez le *Ph. amarus* Schum. & Thonn. et le *Ph. angustifolius* Sw.

Nous avons indiqué précédemment que le nombre des pièces du calice n'était pas fixe, lui non plus, chez les individus de certaines espèces et, d'ailleurs, chez le *Ph. mimosoides* (fig. 6), des variations du calice et de l'androcée se produisent à la fois sur un même individu. Mais les fleurs mâles au calice le plus réduit ne sont pas toujours celles qui montrent l'androcée le plus évolué: ceci prouve que les caractères de ces deux organes n'ont pas forcément évolué de façon corrélative.

Il faut signaler que ce manque de constance dans le nombre et la forme des pièces florales jusque sur un même pied avait déjà été noté par Leandri, en 1958, chez certaines espèces de Madagascar.

Le gynécée

Le gynécée, dans son ensemble, est beaucoup plus constant que l'androcée. Dans la majorité des *Phyllanthus,* comme d'ailleurs chez la plupart des Euphorbiacées, il est formé de trois carpelles soudés en un ovaire supère à trois loges. Mis à part quelques espèces isolées telles que le *Ph. acidus* (L.) Skeels, le *Ph. buxifolius* Müller Arg. et le *Ph. ruber* Sprengel, les ovaires comptant plus de trois loges et jusqu'à dix se rencontrent, selon Webster, dans la seule section *Anisonema.* Müller (1866) en a même signalé 12 chez le *Ph. reticulatus* Poiret qui fait encore partie de cette même section.

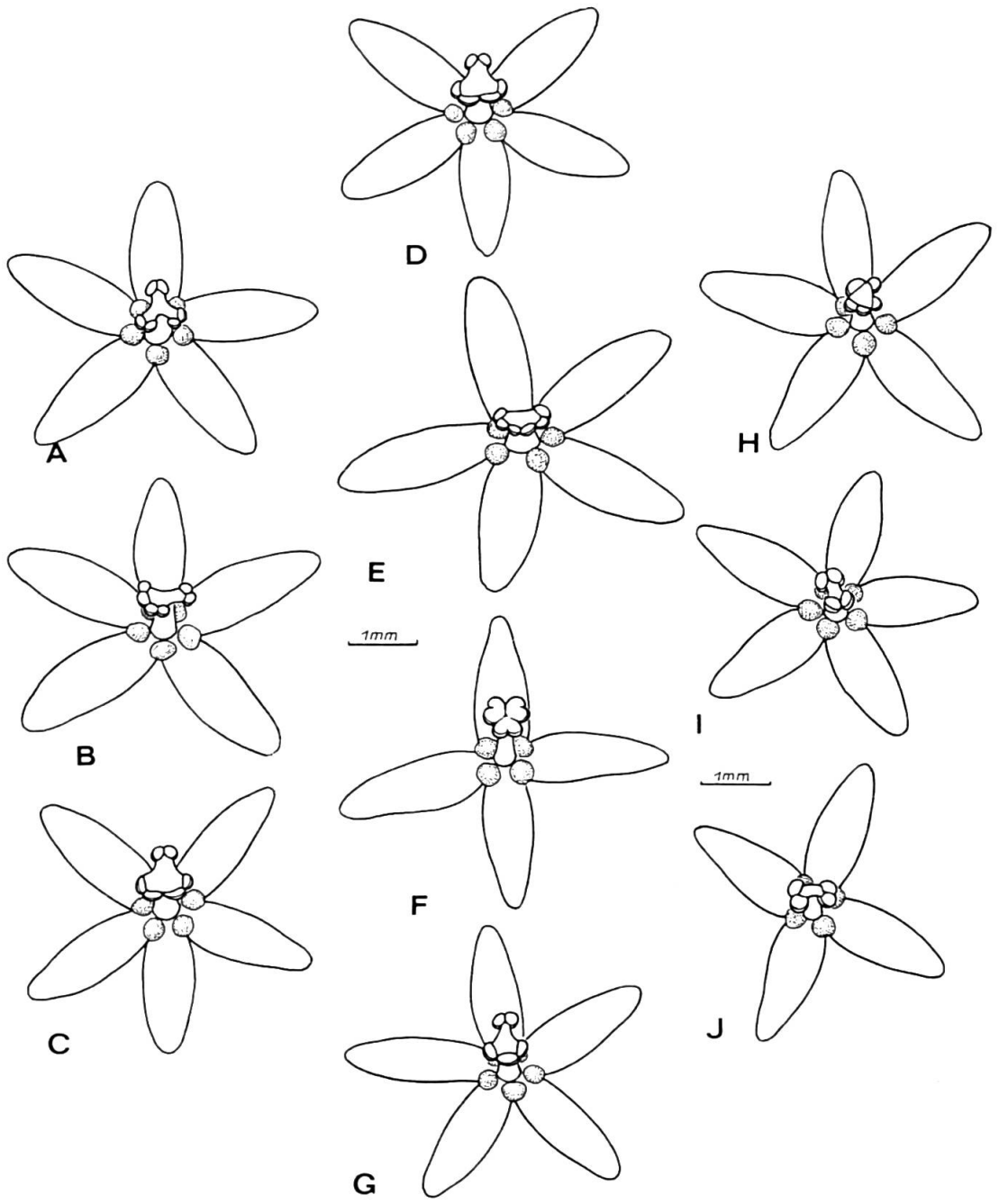


Fig. 6 A-J. – Polymorphisme de la fleur mâle (calice et androcée) observé sur un seul pied de *Phyllanthus mimosoides:*
A, type le plus fréquemment rencontré; B-J, autres structures existant dans la fleur mâle.

Webster, adoptant en cela le point de vue de Michaelis (1924), pense qu'au cours de l'évolution phylogénétique des *Phyllanthus,* il s'est manifesté deux tendances contraires dans le gynécée, aboutissant soit à une augmentation, soit à une diminution du nombre des carpelles, alors que, dans l'androcée, il s'est produit, nous l'avons déjà signalé, seulement une réduction du nombre des étamines.

En compulsant différents ouvrages de taxonomie, on s'aperçoit que la terminologie du gynécée est rendue bien complexe par un emploi abusif de mots auxquels on prête des sens différents. Le terme de style surtout n'a pas toujours été utilisé avec précision et a même, parfois, suivant les auteurs, des significations tout à fait différentes, voire contradictoires.

Gray (1879) le définit comme la portion allongée d'un pistil ou d'un carpelle situé entre l'ovaire d'une part, et le stigmate d'autre part. Pour Fernald (1950), ce terme revêt un sens beaucoup plus étroit puisqu'il s'applique seulement à la portion allongée du pistil reliant le stigmate et l'ovaire. Baillon (1858) et Hanf (1935) lui attribuent le même sens. Müller (1863) et Pax & Hoffmann (1931) qualifient au contraire de style le prolongement d'un carpelle individuel et non du pistil tout entier. Webster adopte entièrement la conception de Müller qu'il trouve parfaitement claire et précise, tout au moins chez les Euphorbiacées. Il propose, en plus, d'appeler "colonne stylaire" ou "style composé" la structure formée par l'union des styles des différents carpelles.

Pour ce même auteur, l'appareil stylaire, arrivé à maturité, est, chez les *Phyllanthus,* de forme très variable selon les espèces, mais que l'on peut classer en deux types reconnaissables très tôt au cours de l'ontogenèse de la fleur: l'un comportant des styles bifides dont les branches sont terminées par un stigmate mal défini, l'autre groupant des styles entiers et généralement dilatés à leur extrémité en une surface stigmatique bien visible. Le polymorphisme de l'appareil stylaire est, d'après Webster, le résultat de l'intéraction de plusieurs processus de croissance pouvant se combiner d'ailleurs de façons diverses et dont les deux principaux sont les suivants:

- la différenciation, déjà notée, de l'apex du carpelle embryonnaire en un style bifide ou entier;
- le degré d'union entre les styles.

Nos observations sur le gynécée ont confirmé celles des auteurs qui ont décrit cet organe, à savoir que c'est la morphologie stylaire qui présente le plus de variations. En effet, en ce qui concerne l'ovaire, ce sont avant tout la forme et l'ornementation qui subissent des changements. Nous avons constaté, par exemple, un ovaire particulièrement aplati chez le *Ph. filicaulis* Bentham (fig. 2D), subsphérique chez le *Ph.* x *elongatus* (Jacq.) Steudel (fig. 3D) et beaucoup plus allongé chez le *Ph. virgultiramus* Däniker (fig. 2F). Alors que les parois de l'ovaire sont souvent assez lisses, nous avons remarqué, chez le *Ph. niruroides* Schum. & Thonn. en particulier (fig. 4F), un ovaire à surface chagriné.

Dans nos espèces, nous avons rencontré divers types de styles. D'abord, chez un grand nombre d'entre elles, ils sont libres et bifides. La division de ces styles en deux branches survient près de leur base (*Ph. mimosoides* Sw. fig. 5F), avant la moitié de leur longueur (*Ph. capillaris* Schum. & Thonn., fig. 2B; *Ph. filicaulis*

Benth., fig. 2D), vers la moitié (*Ph. niruri* L., fig. 4B, 4D) ou, plus loin, vers leur extrémité (*Ph. niruroides* Müller Arg., fig. 4F). De plus, ces styles sont plus ou moins longs (très longs chez le *Ph. mimosoides* Sw., fig. 5F) et diversement inclinés, parfois même appliqués sur la partie supérieure de l'ovaire (*Ph. filicaulis* Bentham, fig. 2D). Les branches stylaires sont plus ou moins écartées l'une de l'autre et diversement recourbées ou enroulées. Les stigmates sont généralement peu apparents sauf chez le *Ph. niruri* L., où ils sont arrondis et bien visibles (fig. 4B, 4D).

Les styles peuvent être aussi libres, mais très courts, dressés, jointifs et seulement échancrés à leur sommet comme chez le *Ph. virgultiramus* Däniker (fig. 2F).

Ils peuvent être soudés sur une partie plus ou moins importante de leur longueur, puis libres et bifides. Ainsi, chez le *Ph. urinaria* L. (fig. 5B), les styles aplatis et étroitement appliqués sur l'ovaire sont d'abord latéralement fusionnés, formant un triangle plat et horizontal, puis séparés et divisés vers leur extrémité en deux branches recourbées. La structure stylaire du *Ph. polygonoides* Nutt. ex Spr. est très voisine de la précédente, mis à part le fait que les styles sont cylindriques et qu'ils sont unis à leur base en une courte colonne verticale (fig. 3B). Chez le *Ph. juglandifolius* Willd. subsp. *juglandifolius* (fig. 5D), de la colonne stylaire plus haute et plus massive se détachent trois styles larges, courts, aplatis et horizontaux, divisés à leur extrémité en deux ou plusieurs parties. Enfin, chez le *Ph.* x *elongatus* (Jacq.) Steudel (fig. 3D), les styles sont unis en une colonne robuste jusque vers la moitié de leur longueur, puis libres et dressés, se divisant bientôt en deux branches horizontales, chacune d'elles pouvant, à son tour, se ramifier en deux ou plusieurs parties.

Nous n'avons pas trouvé, dans nos espèces, de fleurs à styles complètement soudés, mais Webster a signalé cette construction chez le *Ph. ovatus* Poiret.

Nous ne traiterons pas, à propos du gynécée, le polymorphisme à l'échelon intraspécifique et individuel car il a déjà été longuement décrit pour d'autres parties de la fleur où il était d'ailleurs plus important.

Webster a noté dans le gynécée d'un grand nombre de *Phyllanthus* une autre structure polymorphe. Il s'agit d'un prolongement du tissu conducteur stylaire, appelé obturateur (ce terme a été donné par Baillon, en 1858), qui pénètre à l'intérieur de chaque loge carpellaire et vient coiffer l'extrémité micropylaire des ovules. Ayant remarqué que cet organe transitoire (il disparaît durant la maturation du fruit) présente un développement et une orientation susceptibles de varier beaucoup d'une espèce à l'autre, cet auteur a mis ainsi en évidence un critère supplémentaire, ayant trait au gynécée, pour la détermination des espèces.

Dans chacune des loges carpellaires existe, en effet, comme chez toutes les Phyllanthoidées, une paire d'ovules collatéraux qui sont, chez les *Phyllanthus,* pendants et anatropes. Baillon (1858) a cependant affirmé que, dans la section *Anisonema,* les ovules étaient superposés obliquement par suite d'un déplacement tardif.

Sur le côté de chaque ovule et vers le centre de l'ovaire, on distingue le hile. L'extrémité nucellaire fait plus ou moins saillie hors du micropyle, constituant la caroncule qui est recouverte par l'obturateur tant que cet organe est présent.

3. Divers groupements de fleurs observés

Chez les *Phyllanthus,* les fleurs peuvent être soit solitaires, soit, plus fréquemment, groupées en inflorescences unisexuées ou bisexuées, à nombre de fleurs plus ou moins important et de complexité variable. Aussi des auteurs, Pax & Hoffmann (1931) en particulier, ont utilisé entre autres dans leur classification, pour séparer les différentes espèces, les divers arrangements de fleurs existant chez ces végétaux.

Quels sont donc ces divers groupements de fleurs? Déjà Baillon (1858) affirmait que chez les Euphorbiacées (et même chez les Angiospermes en général) la cyme était à la fois le type d'inflorescence fondamental et le plus répandu. Ce point de vue, d'après Webster, s'applique parfaitement à l'inflorescence des *Phyllanthus* qui présente, selon cet auteur, une gamme étendue de structures parmi lesquelles on peut mettre en évidence plusieurs lignes évolutives:

- simplification de l'inflorescence qui, d'abord formée d'un axe à croissance indéfinie portant plusieurs cymes, devient définie et composée d'une seule cyme; en outre la cyme, bipare d'abord, devient unipare ensuite;

- passage des cymes bisexuées ou hermaphrodites (alors terminées par une fleur femelle) à des cymes unisexuées;

- tendance des fleurs femelles à se localiser dans la portion distale des rameaux florifères.

Croizat (1943, 1944), cependant, n'est pas d'accord avec cette interprétation de l'évolution phylogénétique de l'inflorescence dans le genre *Phyllanthus.* Il pense qu'à l'inverse la fleur axillaire solitaire représente le type primitif d'inflorescence.

En tous cas, pour Webster, les inflorescences les plus complexes qu'il ait rencontrées – donc, selon lui, les plus primitives – appartiennent à la section *Elutanthos* et, dans cette section, les moins évoluées sont celles de l'espèce ligneuse mexicaine: *Ph. grandifolius* L. Chez ce *Phyllanthus,* Webster observe, en effet, des "thyrses"[1] de fleurs, c'est-à-dire des structures comportant un certain nombre de cymules disposées de part et d'autre d'un axe flexueux et unipares sauf à la base. Webster signale des groupement de fleurs déjà beaucoup plus simples chez les espèces des sections *Paraphyllanthus* et *Loxopodium* où les cymes sont réduites à l'état de "bouquets"[1] axillaires et denses. Enfin, pour cet auteur, le terme ultime de réduction de la cyme se rencontre chez les végétaux ne présentant que des fleurs solitaires. Cette situation est courante chez les espèces herbacées des sections *Callitrichoides* et *Cyclanthera* et dans plusieurs espèces arbustives de la section *Orbicularia.*

---

[1] Ces termes utilisés par Webster doivent être pris dans un sens descriptif, "physionomique", et n'ont aucune valeur morphologique, ces inflorescences étant toutes de type cymeux plus ou moins réduit.

En ce qui concerne la tendance vers l'unisexualité de la cyme, elle est surtout évidente chez les espèces herbacées à rameaux végétatifs dimorphes, comme il sera décrit plus loin. Bien entendu, elle atteint son maximum chez les plantes dioïques. Parmi celles-ci Webster cite, dans les "West Indies", un bon nombre d'espèces herbacées de la section *Phyllanthus,* où d'ailleurs la condition dioïque n'est pas absolue, et un seul végétal ligneux: le *Ph. elsiae* Urban (arbre mesurant de 7 à 15 m de haut). Leandri (1958), dans la "Flore de Madagascar et des Comores", ne signale au contraire comme dioïques que des arbres ou des arbustes.

Enfin, Webster indique que dans la plupart des espèces herbacées de la section *Phyllanthus,* la combinaison des deux dernières tendances citées aboutit à la localisation, sur les rameaux florifères, de cymules mâles pauciflores dans leur partie proximale et de fleurs femelles solitaires dans la portion distale. Nous n'insistons pas sur les diverses dispositions de fleurs rencontrées sur les rameaux émetteurs car nous pensons qu'il est plus logique de les traiter dans la suite de cet article, lorsque nous examinerons le mode de ramification de ces végétaux.

Parmi les différentes espèces ou taxons que nous avons étudiés, les inflorescences les plus compliquées ont été observées chez le *Ph.* x *elongatus* (Jacq.) Steudel où elles comptent de nombreuses fleurs (15-25), groupées en une cyme bipare très contractée. Le schéma inflorescentiel est encore le même chez le *Ph. angustifolius* Sw., mis à part que le nombre des fleurs est moins important (6 à 7 seulement).

Chez plusieurs espèces ligneuses (*Ph. capillaris* Schum. & Thonn., *Ph. tenellus* Roxb., *Ph. cornutus* Baillon en particulier), nous avons rencontré, le long des rameaux plagiotropes florifères, d'abord des cymes complètement bipares ou déjà seulement bipares à leur base. Ensuite, en allant vers l'extrémité des rameaux, les cymes tendent graduellement à devenir unipares scorpioïdes en même temps que le nombre de leurs fleurs diminue.

Chez la grande majorité des espèces, nous avons vu uniquement des cymes unipares scorpioïdes mais différant par le nombre de leurs fleurs et la position de leur première préfeuille qui, sur un même individu, peut se trouver toujours du même côté ou bien alterner régulièrement d'une aisselle à l'autre. Ainsi, chez le taxon de *Ph. niruri* L. à calices femelles colorés en rouge, les cymes sont composées de 7 à 8 fleurs; le plus souvent de plus de 5 fleurs chez les divers taxons de *Ph. odontadenius* Müller Arg.; de 4 à 6 fleurs chez le *Ph. niruroides* Müller Arg., le *Ph. sublanatus* Schum. & Thonn. et le *Ph. niruri* L. subsp. *lathyroides;* de 3 à 4 fleurs chez le *Ph. debilis* Klein; de 2 à 3 fleurs chez le *Ph. fraternus* Webster et même de 1 à 2 fleurs chez le *Ph. amarus* Schum. & Thonn. Quant à la première préfeuille, elle est généralement située du même côté chez le *Ph. odontadenius,* chez le *Ph. debilis,* chez le *Ph. niruroides,* chez le *Ph. amarus,* tandis qu'elle est soit à droite, soit à gauche chez le *Ph. niruri* et le *Ph. virgultiramus* Däniker par exemple.

Chez des *Phyllanthus* à construction spéciale que nous décrirons plus loin, on est en présence de cymes qui ne sont plus uniquement florifères. Elles sont composées d'une fleur centrale, flanquée d'un côté d'une inflorescence et de l'autre d'un bourgeon végétatif pouvant se développer ou non en un rameau. Là encore, comme précédemment, la première préfeuille peut avoir un emplacement fixe sur un individu donné (*Ph. polygonoides* Nutt. ex Spr.) ou bien changer de côté d'une aisselle à l'autre (*Ph. caroliniensis* Walter subsp. *caroliniensis*).

4. Caractéristiques des fruits et des graines

Le fruit

Le type de fruit le plus répandu chez les *Phyllanthus*, et chez les Euphorbiacées en général, est une capsule à paroi mince qui, à maturité, éclate souvent brusquement. Les 3 carpelles (dans ce cas appelés coques) s'isolent, alors, les uns des autres et de la partie centrale de l'ovaire par des fentes septifrages et septicides, puis s'ouvrent chacun suivant leur nervure dorsale, libérant ainsi la paire de graines qu'ils renferment. Parfois, la capsule se détache et tombe accompagnée du calice et du pédicelle tout en restant close (*Ph. discoideus* Müller Arg.). Entre ce dernier type de capsule et celle qui éclate très vite, on rencontre, en réalité, suivant les espèces, toute une série de termes de transition.

A côté de ces fruits secs, tricoques, à déhiscence plus ou moins tardive, il existe, chez certaines espèces, d'autres sortes de fruits. Ainsi, chez le *Ph. muelleranus* (Kuntze) Exell, où l'endocarpe et l'exocarpe restent toujours charnus, on a une baie. Ce type de fruit a été aussi signalé par Webster, en particulier chez le *Ph. reticulatus* Poiret, qui appartient au sous-genre *Kirganelia* comme le *Ph. muelleranus.* Quant à un exocarpe charnu succède un endocarpe massif et lignifié, on a affaire à une vraie drupe. C'est ce que nous avons observé, comme Webster d'ailleurs, chez le *Ph. acidus* Skeels où les carpelles solidement unis ne se séparent jamais. Ce même auteur a noté une structure du fruit très voisine de la drupe chez le *Ph. emblica* L. et le *Ph. elsiae* Urban.

D'après Webster, le type de fruit est, d'une façon générale, étroitement relié au type biologique de l'espèce considérée. En effet, chez tous les *Phyllanthus* herbacés annuels, le fruit est une capsule à déhiscence précoce. Les espèces arbustives sont dotées d'une capsule dont la déhiscence est plus tardive et qui, chez certaines d'entre elles, devient plus ou moins charnue. Enfin, chez les arbres, par suite d'une lignification plus ou moins poussée de l'endocarpe, on peut avoir une vraie drupe ou quelque chose de très voisin.

Il serait peut-être intéressant de pousser plus loin l'étude des fruits, en particulier des structures intermédiaires entre les trois catégories principales (capsule déhiscente, baie, drupe). On trouverait peut-être, de cette façon, des caractéristiques du fruit, autres que sa taille, sa forme et sa couleur, qui pourraient se révéler être d'une aide précieuse pour différencier certains taxons les uns des autres. Selon l'avis de Webster, cependant, étant donné que le type de fruit est en corrélation nette avec la durée de vie de ces végétaux, il en découle que cet organe est de peu de valeur comme critère taxonomique.

La graine

Dans chaque loge du fruit, il y a ordinairement une paire de graines égales, appliquées l'une contre l'autre et formées d'une face convexe et de deux faces planes convergeant en une arête aiguë. Quelquefois, cependant, il arrive que, dans le fruit mûr, l'une des deux graines soit de plus petite taille (c'est d'ailleurs la règle

chez le *Ph. emblica* L.) ou bien qu'elle ait avorté (ce qui est très fréquent chez de nombreuses espèces de la section *Epistylium*). D'après Webster, c'est la section *Cicca* qui, à ce point de vue, présente le plus de variabilité puisque, même dans un seul fruit, les loges peuvent être occupées soit par deux graines égales, soit par deux graines inégales, soit par une seule graine. Selon ce même auteur, la suppression du second ovule se produirait tard au cours de l'ontogenèse de l'ovaire, et cette réduction marquerait une tendance vers la condition uniovulée des Crotonoidées.

On peut noter, dans l'ornementation de l'enveloppe de la graine, une très grande diversité, provenant de modification survenues au cours de la maturation, en particulier dans l'assise superficielle. Par suite, la graine est susceptible de fournir des éléments commodes et pratiques pour la reconnaissance des différentes espèces. L'examen du tégument externe des graines que nous possédions nous a permis de faire les observations suivantes.

L'enveloppe de la graine est quelquefois presque lisse et alors, soit uniformément colorée (*Ph. distichus* Müller Arg.), soit tachetée (*Ph. juglandifolius* Willd. subsp. *juglandifolius*).

Chez la majorité des espèces, au contraire, la testa de la graine est ornée, le plus souvent de deux façons: elle présente, distribuées régulièrement ou irrégulièrement, soit des ponctuations plus ou moins importantes et plus ou moins en saillie, soit des côtes plus ou moins larges et plus ou moins apparentes. Parmi les graines appartenant à la première catégorie et qualifiées de "verruqueuses" par Webster, nous avons rencontré soit des petits points, soit des points plus en relief, arrangés de façon régulière ou irrégulière, Chez le *Ph. mimosoides* Sw. (pl. Va, b), par exemple, ils sont fins et dispersés sans aucun ordre sur toute la surface de la graine; chez le *Ph. filicaulis* Bentham (pl. Vc, d), ils sont plus gros et disposés régulièrement suivant des lignes courbes, parallèles entre elles et dans le sens du long axe de la graine. Cette dernière, dans cette espèce, montre, en outre, une arête tortueuse avec à sa base une caroncule blanche. Le tégument externe de la deuxième catégorie de graines apparaît, sous la loupe, pourvu de côtes longitudinales courbes, parallèles entre elles et reliées par des lignes transverses beaucoup plus fines. Cet aspect est dû, d'après Webster, à ce que les cellules de la couche sous-épidermique, qui ont leur long axe parallèle à celui de la graine, sont vues à travers celles de la couche épidermique, transparentes et orientées dans une direction perpendiculaire. Ces côtes sont rectilignes, peu apparentes et assez larges chez le *Ph. fraternus* Webster (pl. VIa, b), plus marquées et plus fines chez le *Ph. odontadenius* Müller Arg. (pl. IX) et chez le *Ph. sublanatus* Schum. & Thonn., (pl. VIc, d) où elles sont en outre tortueuses, beaucoup plus nombreuses et reserrées chez le *Ph. niruroides* Müller Arg. (pl. VIe, f).

Les graines du *Ph. lacunarius* F. Müller (pl. VIIa-c) et du *Ph. gunnii* Hooker (pl. VIId, e) ont une ornementation qui se rapproche du dernier type décrit par la présence de crêtes encore distribuées dans le sens du long axe de la graine mais maintenant irrégulières et discontinues. Ces crêtes, bien que peu en relief chez le *Ph. lacunarius,* sont d'une couleur qui contraste fortement avec la teinte uniforme du reste de la testa. En outre, chez le *Ph. gunnii,* les deux faces aplaties de la graine sont légèrement assymétriques; chez le *Ph. lacunarius,* l'asymétrie est encore plus poussée et l'une de ces deux faces présente une excavation importante.

Chez le *Ph. angustifolius* Sw. (pl. VIIf, g) il existe, à la surface de la graine, des rangées de fines côtes transversales orientées longitudinalement sur la face convexe et en direction du hile sur les deux autres faces.

La graine du *Ph. muelleranus* (Kuntze) Exell (pl. IXa, b) est pourvue d'un réticulum à mailles très fines. Elle possède aussi un hile à bords très renflés.

Enfin, la graine du *Ph. urinaria* L. (pl. VIIIa, b) a une enveloppe tout à fait curieuse et originale: elle montre sur la face convexe des rides transverses terminées par une arête vive et de profondes cavités sur ses parois latérales.

L'ornementation de la graine est variable non seulement entre espèces mais aussi entre taxons d'une même espèce. Ainsi, chez le *Ph. niruri* L., la graine "verruqueuse" est pourvue de taches brunes dans la sous-espèce *lathyroides* (pl. VIIIc, d) alors qu'elle est de teinte parfaitement uniforme chez le taxon à calices femelles colorés en rouge (pl. VIIIe, f).

D'autres caractéristiques de la graine (forme, taille, couleur, etc.) peuvent être utilisées pour la distinction des espèces ou taxons entre eux. Par exemple, chez le *Ph. odontadenius* Müller Arg., taxon à $2n = 12$ (pl. IXe, f), la graine est de plus petite taille que chez les taxons à $2n = 24$ et à $2n = 56$ (pl. IXc, d). Nous avons rencontré de même des différences dans la taille des graines chez deux taxons de *Ph. muelleranus* (pl. IXa, b).

De plus, dans la graine, l'embryon arrivé à maturité est enveloppé d'un albumen oléagineux et comprend, suivant les cas, des cotylédons plus larges que la radicule ou des cotylédons à peine plus larges que celle-ci. Ce caractère a été utilisé, en particulier, dans la classification de Pax & Hoffmann, pour diviser la famille des Euphorbiacées en deux sous-familles (platylobées et sténolobées).

En conclusion, les caractères examinés jusqu'à présent ne permettent pas de diviser le genre *Phyllanthus* en sections naturelles, cela à cause de la trop grande variabilité existant entre les différentes pièces de la fleur, entre les fruits et les graines et aussi à cause du manque de constance des pièces florales jusque sur un même pied. Ceci explique, pour une part, les imperfections des classifications basées avant tout sur les caractères de l'appareil reproducteur. Cette constatation n'est pas originale. Webster, en effet, s'en est rendu compte. Aussi, comme nous l'avons déjà mentionné, pour établir la classification qu'il propose dans "A monographic study of the West Indian species of *Phyllanthus*", il s'est servi d'autres critères et, en particulier, de la morphologie du pollen que nous allons maintenant étudier.

5. Analyse du pollen

Résumé des travaux antérieurs

L'analyse du pollen d'environ un tiers des espèces du genre *Phyllanthus,* selon la technique préconisée par Wodehouse (1933), a permis à Webster de mettre en évidence, pour la première fois, une extraordinaire diversité dans la morphologie des pollens appartenant à ces végétaux. Avant lui, seul Erdtman (1952) avait amorcé cette étude mais n'avait observé que quatre espèces appartenant au sous-genre *Xylophylla,* sans se rendre compte de tout le polymorphisme intragénérique, beaucoup plus important, des grains de pollen. Webster pense que si la structure de ces organes est restée pendant si longtemps ignorée, cela est dû, en grande partie, à leur petite taille.

Malgré la grande diversité de structure des grains de pollen qu'il a examinés, cet auteur est arrivé à les classer en plusieurs types (en adoptant, le plus souvent, la terminologie de Faegri & Iversen 1950) et a constaté qu'ils appartenaient à des groupes de *Phyllanthus* bien déterminés.

– Grains subsphériques ou ellipsoïdaux, colporés, à 3 ou 4 sillons méridiens et ores médians, ronds ou elliptiques. Leur exine est mince, réticulée. Ils se rencontrent dans des genres primitifs de Phyllanthées *(Andrachne, Savia)* et dans des genres apétales plus rapprochés des *Phyllanthus (Securinega, Fluggea).* Dans les *Phyllanthus,* on le trouve dans les sections *Paraphyllanthus, Phyllanthus, Urinaria* et *Loxopodium.* Webster pense que ce grain de pollen, qui est le plus commun chez les Phyllanthoïdées, constitue probablement le type de base de cette sous-famille.

– Grains qu'Erdtman (1952) a caractérisé comme suit: "grain sphéroïdal, 'synrugoïdoré', pourvu de rayures entourant des aréoles angulaires (généralement 5 angulaires). Aux angles de ces dernières, de petites ores circulaires se rencontrent". Pour Webster, ces grains sont "aréolés". L'ectexine, aussi épaisse que l'endexine, est pourvue de clavules dont la coalescence distale forme une fine côte qui borde les dépressions "rugoïdes". Dans la partie centrale des aréoles l'exine est réticulée, muritectée (simplicolumellée). D'après Webster, ces grains ont une ornementation tout à fait similaire; ils diffèrent surtout par la taille et le nombre de leurs aréoles. Ce type de grain de pollen est connu seulement chez les espèces de *Phyllanthus* du Nouveau-Monde (en particulier, il est très fréquent chez celles originaires des "West Indies").

Cependant, des pollens, à première vue similaires, ont été observés dans des espèces de l'Ancien-Monde de la section *Macraea;* dans ce cas, les pores sont localisés au milieu des côtés des "aréoles" et non à leurs angles.

Un autre type de pollen "aréolé" a été noté dans la section *Cyclanthera* des "West Indies". Il se distingue de ceux déjà décrits par la structure des "aréoles" qui semblent ne comporter qu'une maille. Webster l'a nommé "fovéolé" et, considérant comme évident que la section *Cyclanthera* est dérivée de la section *Callitrichoides,* il en déduit que ce grain "fovéolé" doit provenir du grain caractéristique de cette dernière section qualifié de "banded" parce que présentant des aréoles en forme de ruban qui donnent à son exine une apparence striée.

De nombreuses autres structures du grain de pollen et, en particulier, celles qui suivent, ne peuvent être rangées dans aucun des deux grands groupes, colporé et "aréolé", précédemment cités.

– Grains à sillons raccourcis, en forme de croissant, avec un pore à chaque extrémité et une exine remarquablement échinuleuse. Ce pollen est caractéristique de la section *Nothoclema.*

– Grains sphériques, sans sillons évidents ni aréoles, avec un réticulum seulement interrompu par des pores équidistants. Cette structure pollinique a été signalée par Webster chez le *Ph. pulcher* Wall. (section *Eriococcus*)[1].

---

[1] Nous avons observé, chez le *Ph. orbiculatus* L. C. Rich., des grains stéphanoporés et non périporés, à exine baculée, qui constituent un type certainement autonome.

– Grains plus ou moins bréviaxes, avec plusieurs (7-10) sillons méridiens, combinés chacun à deux pores. Trouvé chez *Breynia,* ce type de pollen a été qualifié de "breynioid" par Erdtman. Chez les *Phyllanthus,* il a été observé seulement dans des espèces sud-américaines de la section *Microglochidion.*

Webster pense que si de son étude, bien qu'incomplète, sur le pollen des *Phyllanthus,* on peut dégager, malgré la diversité de structure de ces organes, les grandes lignes de leur morphologie, il est beaucoup plus difficile d'interpréter les relations phylogénétiques entre les différentes sortes de pollen qui sont ainsi reconnues. Il confirme cependant les relations morphologiques, à l'intérieur des Phyllanthinées, entre grains "breynioid", "colporés" et "aréolés", déjà proposées par Erdtman, et conclut que le grain "aréolé" n'est rien d'autre qu'un grain "breynioid" avec des connections latérales aux extrémités des sillons. Au contraire, il réfute l'opinion d'Erdtman selon laquelle la structure pollinique des *Croton* est dérivée de celle des *Phyllanthus* et insiste sur le danger qu'il y a à relier, d'après la configuration de leur pollen, des genres aussi éloignés dans une famille telle que les Euphorbiacées où des grains de pollen très différents peuvent appartenir à des groupes pourtant très proches par ailleurs.

Malgré ces réserves et le fait qu'on ne peut pas utiliser couramment les caractéristiques du pollen dans les déterminations, Webster est convaincu que la structure fine de cet organe est un élément de tout premier ordre pour assigner aux espèces la place qui leur revient à l'intérieur de ce genre.

Aussi, comme nous l'avons déjà mentionné, en vue d'établir sa classification générale du genre *Phyllanthus,* Webster continue-t-il, en collaboration avec Punt, à exploiter cette direction de recherches. Déjà, ce dernier chercheur a cru pouvoir mettre en évidence sept "tendances évolutionnelles" qui portent sur autant de caractères polliniques (Punt 1967: 148, fig. 1) et qui seraient susceptibles de se manifester dans un ordre tout à fait quelconque et d'intervenir à n'importe quel moment dans une série évolutive. Ainsi, comme le souligne cet auteur, en partant toujours du même point, on peut construire plusieurs schémas de séries: il donne l'exemple de deux séries différentes issues du *Ph. maderaspatensis* L. Punt a toujours pris comme début de série le pollen "tricolporé", à ornementation réticulée et pore allongé, trouvé en particulier chez le *Ph. maderaspatensis,* car il estimait que ce type de pollen, qui ressemblait beaucoup à ceux de genres de Phyllanthées dits primitifs par Webster, pouvait, lui aussi, être considéré comme primitif.

Punt pense que les séries qu'il a ainsi tracées peuvent avoir une valeur phylogénétique, mais pour pouvoir les qualifier ainsi, il faudrait, d'après lui, confirmer ces évolutions par d'autres voies (paléobotanique, cytotaxonomique, morphologique), ce qui n'a pas encore été fait.

Les apports découlant de l'étude d'autres espèces

L'étude morphologique et l'interprétation des pollens appartenant aux espèces étudiées dans cet article sont, pour la plus large part, dues à MM. A. Pons et M. Reille qui ont bien voulu nous aider dans ce domaine.

Il n'a pas été découvert de nouveaux types de pollen, mais des observations faites il ressort que les conclusions émises par les auteurs précédemment cités doivent être accompagnées de quelques correctifs.

Structure de l'exine

C'est ainsi que la structure de l'exine qualifiée de lisse, scabre, rugulée ou réticulée s'est avérée différente suivant les taxons. En particulier, chez certains d'entre eux, elle s'est révélée être scabre, tectée, à columelles en bâtonnets et non réticulée (*Ph. amarus* Schum. & Thonn., (pl. Xa) et *Ph. urinaria* L. par exemple). Dans d'autres cas, l'exine est simplement baculée: chez le *Ph. orbiculatus* L. C. Rich. (pl. XIa) ces bacules, souvent supportés par des pieds, sont pleins; chez le *Ph. odontadenius* Müller Arg. surtout (pl. XIc), mais aussi chez le *Ph. fraternus* Webster (pl. XIb) et le *Ph. debilis* Klein, ces bacules sont creux et supportés par des pieds (du moins chez le *Ph. odontadenius*), ce qui constitue une structure assez originale et assez rare qui n'a guère d'équivalent à ce jour que chez les *Tilia.*

Enfin, il y a lieu de préciser que les réticules sont de deux sortes. Certains (chez le *Ph. caroliniensis* Walter subsp. *caroliniensis,* pl. Xb, et le *Ph. polygonoides* Nutt. ex Spr., en particulier) ont un mur massif, tandis que d'autres, rencontrés fréquemment dans le pollen des espèces que nous avons examinées (chez le *Ph. juglandifolius* Willd., pl. Xc, le *Ph. filicaulis* Bentham, pl. Xd, et le *Ph. cornutus* Baillon, pl. Xe, par exemple) sont muritectées (Pons 1963). Il convient d'ajouter que les réticules à mur massif sont des microréticules tandis que la lumière des autres est de diamètre nettement supérieur.

Si l'on considère l'ensemble des structures et des sculptures de l'exine des *Phyllanthus* ainsi esquissé, on doit souligner qu'il est difficile d'établir une relation entre les columelles des réticules muritectés et les bacules isolés dont la conformation est beaucoup plus complexe, ce qui réduit la portée de la "tendance évolutionnelle" concernant la structure et l'ornementation de l'exine tracée par Punt (1967: fig. 1, nº 7).

Corrélations existant entre certains caractères polliniques

Par ailleurs, il faut noter que parmi les 18 espèces colporées que nous avions à notre disposition (dont plusieurs représentées par des prélèvements de provenances variées), on observe une corrélation stricte (à quelques exceptions près) entre certains caractères polliniques. C'est ainsi que chez le *Ph. cornutus* Baillon, le *Ph. virgultiramus* Däniker et le *Ph. lacunarius* F. Müller on observe des grains à la fois bréviaxes, à ores isodiamétriques ou allongés en direction méridienne, à exine réticulée muritectée à grande maille et à côte du sillon continue. Au contraire, dans les autres espèces (*Ph. amarus* Schum. & Thonn., *Ph. caroliniensis* Walter subsp. *caroliniensis, Ph. debilis* Klein, *Ph. niruroides* Müller Arg., *Ph. odontadenius* Müller Arg., *Ph. polygonoides* Nutt. ex Spr., *Ph. urinaria* L., *Ph. fraternus* Webster, *Ph. sublanatus* Schum. & Thonn.[1]), on observe des grains à la fois longiaxes, à ores allongés selon l'équateur, à exine scabre tectée, réticulo-rugulée, baculée ou microréticulée et à côte du sillon absente ou constituée par un épaississement

[1] Il faut ajouter à cette liste trois espèces des environs de Brazzaville qui n'ont pas encore pu être déterminées.

massif de l'exine. Ceci conduit à penser que l'indépendance des "tendances évolutionnelles" dégagées par Punt n'est pas générale.

Relations entre palynologie et systématique

Enfin, l'étude du pollen d'un certain nombre de taxons que nous avons analysés fournit quelques indications sur le plan des relations palynologie-taxonomie.

Chez le *Ph. niruri* L., il existe une différence incontestable entre le pollen de la sous-espèce *lathyroides* et celui d'un taxon à calices femelles colorés en rouge (voir tableau 3).

	P		*E*		*P/E*
	moyenne	*extrêmes*	*moyenne*	*extrêmes*	
subsp. *lathyroides* (Mexique)	39μ	$34\mu \leqslant P \leqslant 42\mu$	22μ	$16\mu \leqslant E \leqslant 24\mu$	1.77
taxon à calices femelles rouges (provenance inconnue)	38μ	$35\mu \leqslant P \leqslant 41\mu$	18μ	$16\mu \leqslant E \leqslant 19\mu$	2.11

Tableau 3. – Taille du pollen chez deux taxons de *Ph. niruri* L.
P = longueur de l'axe polaire; E = longueur du diamètre équatorial (valeurs calculées d'après l'observation de 30 grains de pollen).

Ces dissemblances dans le pollen vont de pair, comme nous l'avons déjà mentionné, avec des différences dans la structure de la fleur et dans celle de la graine. Elles seront confirmées aussi, dans les pages qui vont suivre, par des divergences dans l'analyse morphologique et cytologique de ces deux *Phyllanthus*. Aussi semble-t-il, devant la concordance de tous ces résultats, qu'on puisse élever cette "variété" à calices rouges au rang de "taxon autonome".

Avec différents taxons de *Ph. odontadenius* Müller Arg. n'ayant pas le même nombre de chromosomes, nous pouvons fournir un exemple du concours que la palynologie peut apporter à la caryosystématique. Ainsi, de l'examen des grains de pollen de ces divers taxons, et, en particulier, des mesures effectuées sur la longueur de leur axe polaire P et de leur diamètre équatorial E (voir tableau 4) il ressort les faits suivants.

Tout d'abord le pollen de la variété *braunii* apparaît nettement différent de celui des autres taxons (rapport P/E plus important, bacules plus réduits) si bien que, d'après la morphologie de cet organe, cette "variété" semblerait constituer un "taxon à part". Là encore, comme chez le *Ph. niruri* L., taxon à calices rouges, nous verrons plus loin que les différences dans le pollen vont de pair avec des différences dans la morphologie et la cytologie.

Pour les autres échantillons des divers niveaux de "ploïdie" étudiés, on n'observe pas d'accroissement de taille ni du nombre des apertures avec l'augmentation du nombre de chromosomes et le rapport P/E ne décroît pas avec les niveaux de ploïdie. Il apparaîtrait donc que les règles observées fréquemment (Maurizio 1956, Bronckers

2n	*Provenance*	*P (μ)*	*E (μ)*	*P/E*
12	Abidjan (Côte-d'Ivoire)[1]	26.00	17.50	1.48
12	Dans un semis de la variété *braunii*[2]	20.00	18.00	1.11
12	Dans un semis de la variété *braunii*[3]	22.75	19.10	1.19
24	Cameroun	24.50	18.43	1.28
24	Bouaflé (Côte-d'Ivoire)	29.05	22.64	1.28
28	Serre d'Orsay (provenance inconnue)	28.00	21.50	1.30
56	Bouaké (Côte-d'Ivoire)	26.56	19.52	1.35

Tableau 4. – Mesures effectuées sur le pollen de divers taxons de *Ph. odontadenius* Müller Arg. Les chiffres représentent les moyennes de 30 mensurations en ce qui concerne les individus originaires de Bouaflé et de Bouaké où respectivement 36 et 60 grains de pollens ont été examinés.

[1] Taxon correspondant au var. *braunii.*

[2] Diffère du var. *braunii* par son feuillage marron.

[3] Diffère du var. *braunii* par ses rameaux plagiotropes très longs.

1963) dans les séries d'autopolyploïdies ne sont pas suivies dans la gamme des *Ph. odontadenius* à nombre de chromosomes croissant que nous avons étudiée.

Très curieusement, d'autres caractéristiques du pollen, elles, montrent des changements graduels avec le niveau de ploïdie. C'est ainsi qu'on observe une accentuation très nette de l'épaississement endexinique qui marque les bords latitudinaux de l'ore lorsqu'on passe du *Ph. odontadenius* à $2n = 12$ aux taxons à $2n = 24$ et à $2n = 28$ (dans ce dernier, seuls les bords latitudinaux sont visibles), tandis que chez le *Ph. odontadenius* à $2n = 56$ cet épaississement enveloppe complètement l'ore qui paraît, alors, circulaire. Du point de vue de la structure de l'endoaperture on a donc, dans cet ensemble, quatre catégories qui correspondent aux quatre niveaux de "ploïdie" (fig. 7, pl. XId-f).

L'ensemble de ces observations permet de conclure que tout au moins chez les *Phyllanthus* examinés de ce point de vue, les relations entre la taille du pollen et le nombre d'apertures, d'une part, et le nombre de chromosomes, d'autre part, ne sont pas évidentes, tandis qu'une particularité de la morphologie présente des modifications, en relation avec le degré de ploïdie, qui n'avaient pas encore été signalées.

Ceci peut être rapproché des conclusions de Köhler (1967) qui, étudiant les relations entre la morphologie pollinique et les degrés de "ploïdie" dans les genres *Phyllanthus, Breynia, Fluggea* et *Margaritaria,* a noté, pour des espèces différentes de ces genres voisins, une corrélation entre le nombre des apertures et les degrés de "ploïdie"[1].

Enfin, chez une espèce de *Phyllanthus* originaire de Brazzaville à $2n = 72$ – ce qui relie, comme nous le verrons plus loin, au problème du nombre de base chez les *Phyllanthus* – a été observé un pollen irrégulier rassemblant, à côté de pollens tricolporés normaux, à contour méridien curieusement losangique et à exine baculée, comme chez le *Ph. odontadenius* (pl. XIIa), des grains anormaux de

[1] Au passage, on peut s'étonner que les formes polliniques considérées comme "primitives" par Köhler soient sphéroïdales, alors que la première des "tendances évolutionnelles" postulées par Punt part de pollens longiaxes pour aller vers des pollens sphériques puis bréviaxes.

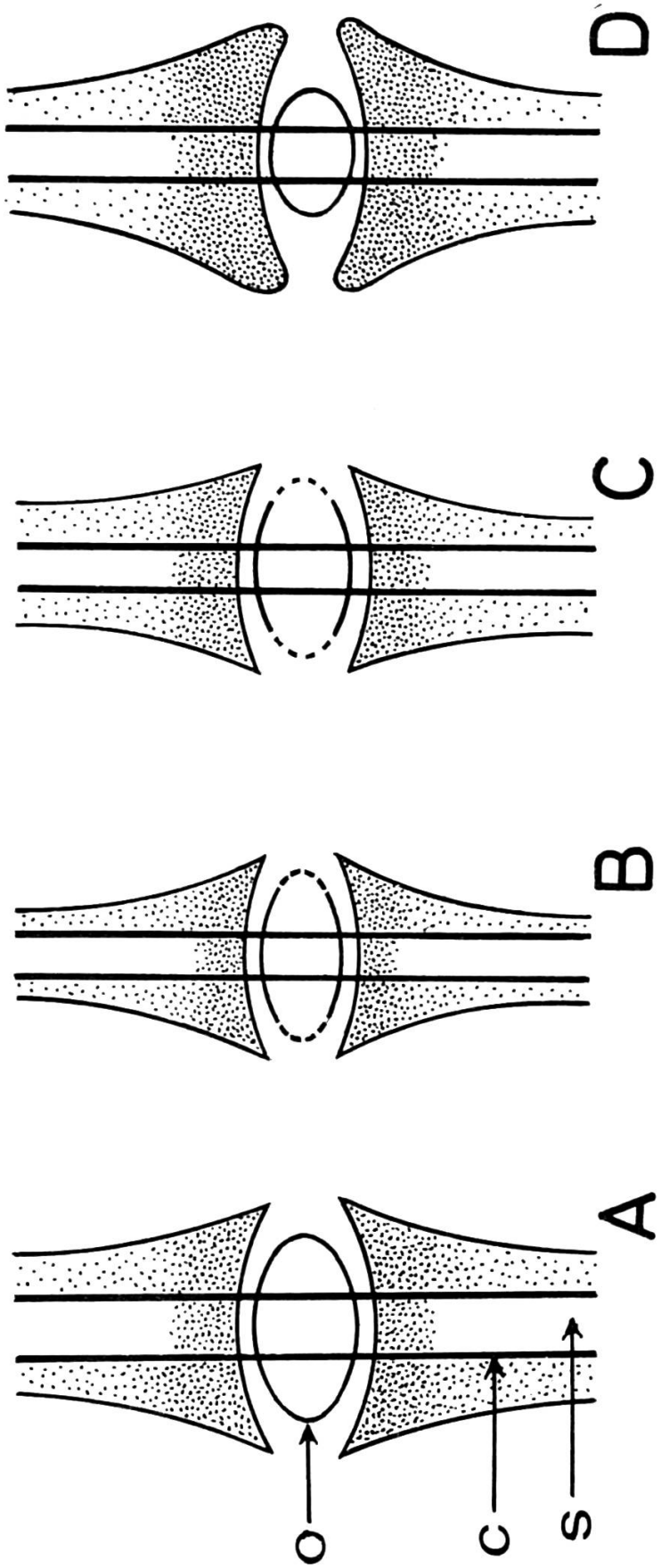


Fig. 7. – Schéma de quatre catégories de structures d'endoaperture reconnues dans divers taxons de *Phyllanthus odontadenius*: **a**, var. *braunii*, à $2n = 12$ (Abidjan); **b**, taxon à $2n = 24$ (Bouaflé); **c**, taxon à $2n = 28$ (serre Orsay); **d**, taxon à $2n = 56$ (Bouaké); *o* = ore; *s* = sillon; *c* = côte du sillon; en pointillé, l'épaississement de l'endexine qui souligne la limite équatoriale de l'ore et suit les bords du sillon.

plusieurs types et généralement hétéropolaires, qui indiquent des méioses anormales (pl. XIIb, c).

Au total, des observations palynologiques concernant les taxons analysés dans la présente note montrent que, dans le cadre d'une structure de l'exine plus diverse que ne le pensent les auteurs, les schémas évolutifs proposés par ces derniers méritent d'être précises pour pouvoir être retenus dans tous les cas et que les corrélations entre caractères morphopolliniques et autres caractères sont complexes. Ces mêmes observations font penser que les particularités du caryotype n'expriment, chez les *Phyllanthus,* qu'une faible partie de la différenciation génétique.

6. Différentes formes observées dans l'architecture des Phyllanthus

Résumé des observations faites par les auteurs et par Webster en particulier

Dingler (1885) est le premier auteur à avoir présenté une analyse claire et précise des diverses constructions végétatives existantddans le genre *Phyllanthus,* mais ses résultats sont largement dépassés par ceux des morphologistes et des systématiciens actuels. Avant lui, Müller avait utilisé seulement le mode de ramification pour séparer quelques espèces appartenant aux sections *Phyllanthus* et *Paraphyllanthus.*

Dans la dernière classification complète du genre *Phyllanthus,* Pax & Hoffmann (1931) ne se sont pour ainsi dire pas préoccupés de l'architecture de ces végétaux. Webster, au contraire, pense qu'un grand nombre des difficultés rencontrées dans la systématique des Phyllanthinées provient du manque de connaissance de leur structure végétative. Aussi, il a analysé, sous ce rapport. principalement les espèces de *Phyllanthus* des "West Indies", qui montrent, d'après lui, une collection extraordinaire de formes, et a divisé le genre *Phyllanthus* en quatre groupes en se basant sur le mode de ramification.

Dans un premier groupe, Webster range un nombre relativement faible d'espèces, parmi lesquelles il cite deux *Phyllanthus* nord-américains (*Ph. polygonoides* Nutt. ex Spr. et *Ph. platylepis* Small) et deux australiens (*Ph. calycinus* Labill. et *Ph. thymoides* Müller Arg.), construites selon un mode de ramification qu'il qualifie de non-spécialisé. Ces espèces sont composées d'axes tous équivalents, portant des feuilles assimilatrices disposées suivant une phyllotaxie spiralée. Sur ces axes, chaque nœud possède la potentialité de porter des fleurs (excepté les nœuds les plus bas de la plantule) et une même aisselle peut être pourvue, à la fois, d'un bourgeon ou d'un rameau végétatif et d'une inflorescence. A ce groupe, Webster rattache aussi un certain nombre d'espèces herbacées ou ligneuses dont la construction végétative apparaît comme intermédiaire entre celle que nous venons de décrire et celle du groupe suivant. Ces *Phyllanthus* ont, par rapport aux précédents, des feuilles en phyllotaxie spiralée seulement à la base des tiges: au-dessus, la phyllotaxie devient distique. C'est, par exemple, le cas du *Ph. maderaspatensis* L., répandu dans l'Ancien-Monde.

Le deuxième groupe comprend. d'après Webster, des espèces telles que le *Ph. caroliniensis* Walter (section *Loxopodium*) et le *Ph. virgatus* Forster (section *Macraea*), à phyllotaxie complètement distique (à l'exceptoin peut-être des quelques premiers nœuds au-dessus des cotylédons) et présentant corrélativement un aplatis-

sement plus ou moins marqué de leurs axes. Ces derniers n'ont toujours que des feuilles chlorophylliennes et la disposition des fleurs et des ramifications végétatives est la même que dans le type précédent avec, cependant, un dispositif inflorescentiel plus constant à la fois dans le sexe des fleurs (cymes toujours hermaphrodites), dans leur nombre et leur position.

Le *Ph. grandifolius* L. illustre bien le mode de ramification d'un certain nombre d'espèces ligneuses de la section *Elutanthos,* classées par Webster dans un troisième groupe. Chez ce *Phyllanthus,* la phyllotaxie est spiralée sur l'axe principal issu de la graine, mais les axes latéraux ont une phyllotaxie distique, excepté occasionnellement aux premiers nœuds. Les feuilles sont toujours chlorophylliennes à l'exception généralement de celles qui occupent l'extrémité des rameaux latéraux et qui sont réduites à de simples écailles. Seuls les axes latéraux portent des fleurs, au moins potentiellement, à chaque nœud et donnent des ramifications, indistinctement, aux mêmes aisselles que les fleurs ou à d'autres aisselles. Les sexes sont plus ou moins complètement séparés, les fleurs mâles occupant la partie proximale des rameaux, les femelles se situant dans la partie distale. Webster signale que dans toutes les espèces de la section *Elutanthos,* les limites entre les zones végétative et fertile sont mal définies et que le type de construction que nous venons de décrire se retrouve dans les plantules de nombreux arbres très communs dans la zone tempérée *(Celtis, Quercus, Fagus, Tilia).*

La grande majorité des espèces herbacées ou ligneuses du genre *Phyllanthus* (550 environ) appartiennent à un quatrième groupe, caractérisé, d'après Webster, par une organisation bien plus régulière, avec deux types d'axes fondamentalement différents:

- un axe principal, à croissance illimitée, pourvu, en général, à l'exception des nœuds de la base, de feuilles en écaille ou "cataphylls", disposées suivant une phyllotaxie spiralée;

- des axes latéraux, à croissance limitée, caducs, à feuilles chlorophylliennes, placées de façon distique et qui seuls peuvent porter des fleurs. En outre, la ramification, chez ces végétaux, est assumée par des bourgeons situés à la même aisselle que les axes latéraux et qui peuvent évoluer, sous certaines conditions, en axes du premier type cité. Signalons, cependant, que Webster a mal interprété les relations existant entre ce bourgeon supplémentaire et l'axe latéral puisqu'il considère qu'ils font tous deux partie d'un même ensemble caulinaire.

Ce même auteur qualifie de "phyllanthoid branching" cette structure de l'appareil végétatif et emploie les termes de "permanent branch" (branche permanente) pour les axes à phyllotaxie spiralée et de "deciduous branchlet" (rameau caduc) pour ceux à phyllotaxie distique.

Dans ce quatrième groupe, qui renferme un si grand nombre d'espèces, il n'est pas étonnant qu'on rencontre des modifications plus ou moins importantes du schéma fondamental décrit ci-dessus.

Ainsi, Webster note que certaines espèces pérennes (*Ph. abnormis* Baillon) ou ligneuses (*Ph. orbicularis* Humb., Bonpl. & Kunth) et beaucoup d'espèces herbacées de la section *Phyllanthus* deviennent très ramifiées par suite du développement en "permanent branches" des bourgeons situés aux mêmes aisselles que

les "deciduous branchlets". Chez le *Ph. pentaphyllus* Wright, un groupe d'axes secondaires issus de ces bourgeons remplace très tôt l'axe primaire qui avorte juste au-dessus des cotylédons. Aussi, pour Webster, c'est chez ce *Phyllanthus* que la tendance phylogénétique vers la perte de dominance du méristème apical atteint son stade ultime.

A l'inverse, chez beaucoup d'espèces arbustives telles que le *Ph. juglandifolius* Willd. de la section *Asterandra,* Webster constate que ces bourgeons ne se développent pas. On a alors un tronc non ramifié, terminé par un bouquet de "deciduous branchlets", ce qui donne à ces végétaux un port de palmier ou de fougère arborescente.

Une autre modification signalée par Webster est la production de rameaux courts, secondaires, en adjonction aux deux catégories d'axes déjà mentionnées. Ces rameaux courts sont en réalité des "permanent branches" mais à entre-nœuds plus ou moins réduits, parfois si réduits que, chez le *Ph. emblica* L. par exemple, les quelques "deciduous branchlets" qu'ils ont produits semblent partir d'un même point. D'après Webster, le phénomène de cauliflorie, observé chez certains *Phyllanthus* (en particulier chez le *Ph. acidus* Skeels et le *Ph. cauliflorus* (Sw.) Griseb.), est dû à la formation de rameaux courts aux nœuds des "permanent branches" de l'année précédente et à la différenciation des "deciduous branchlets" portés par ces rameaux en branches florifères avec des feuilles transformées en écailles.

Chez 25 à 30 espèces appartenant à trois sections différentes, Webster mentionne la présence de "deciduous branchlets" d'un type particulier qu'il appelle "bipinnatiform branchlets". Ils sont composés, en effet, chez le *Ph. ovatus* Poiret (section *Hemiphyllanthus*) par exemple, d'un axe principal pourvu de feuilles écailleuses en position distique, avec, à l'aisselle de ces feuilles, une ramification latérale qui seule peut porter des fleurs et qui ressemble donc étrangement au "deciduous branchlet" simple, tel qu'il a été déjà décrit. Les "bipinnatiform branchlets" des espèces de la section *Nothoclema* sont, d'après Webster, moins spécialisés car il peut exister des feuilles assimilatrices à toutes les aisselles de leur axe primaire et des ramifications secondaires. Les fleurs peuvent alors être localisées soit à tous les nœuds (*Ph. subglomeratus* Poiret), soit à peu près exclusivement à ceux des axes latéraux (*Ph. acuminatus* Vahl). Pour cet auteur, les "pinnatiform branchlets" ne dérivent pas forcément tous des "bipinnatiform branchlets" par réduction. En effet, on trouve ces derniers dans des sections plutôt évoluées du genre, alors que les espèces qui paraissent avoir la construction végétative la plus primitive sont dotées de "rameaux caducs" de type courant.

Webster considère que la "ramification phyllanthoïde" la plus spécialisée se rencontre dans les espèces de la section *Xylophylla,* où les "rameaux caducs" sont transformés en cladodes simples ou composés à feuilles écailleuses. Il pense, à la suite de Dingler, que ces cladodes sont issus de deux sources ancestrales différentes, soit d'individus à "rameaux pennés" de la section *Phyllanthus,* soit de représentants à "rameaux bipennés" de la section *Hemiphyllanthus.*

Webster a utilisé, en particulier, la "ramification phyllanthoïde" pour montrer les liens de parenté entre certains *Phyllanthus* (par exemple entre le *Ph. amarus* Schum. & Thonn. et le *Ph. tenellus* Roxb.); mais, à son avis, il ne faut pas la considérer comme un guide exact et infaillible dans la détermination des affinités entre espèces. Pour lui, l'évolution de la "ramification phyllanthoïde" s'est faite en deux étapes. Dans un premier temps, à partir de végétaux composés d'axes

tous équivalents, il y a eu différenciation d'un axe principal à phyllotaxie spiralée et de rameaux latéraux à phyllotaxie distique. Ensuite, la floraison s'est concentrée uniquement sur ces rameaux qui ont acquis corrélativement une croissance limitée. Webster signale encore qu'une approche de la "ramification phyllanthoïde" se rencontre parmi d'autres groupes d'Angiospermes et qu'elle est typique chez des Flacourtiacées du genre *Casearia.*

Nous avons essayé de pousser plus loin que ne l'a fait Webster l'analyse de l'ontogenèse comparée des différentes espèces de *Phyllanthus* que nous possédions. En outre, la succession des structures adoptée par cet auteur nous paraît critiquable puisqu'il place dans deux groupes voisins celles composées uniquement d'axes à phyllotaxie spiralée et celles comprenant seulement des rameaux distiques. Pour nous, ces dernières semblent représenter la construction morphologique la plus évoluée et, de ce fait, seront considérée en dernier lieu.

Aussi, à partir des espèces de notre collection, cultivées dans des conditions écologiques bien définies[1], nous avons pu tracer la classification phylogénétique suivante.

Notre conception de l'évolution phylogénétique de l'architecture dans le genre Phyllanthus

Phyllanthus exclusivement constitués de tiges orthotropes

A notre avis, les *Phyllanthus* dont l'architecture est la plus primitive sont ceux qui sont construits comme le *Ph. polygonoides* Nutt. ex Spr. (fig. 7A). Chez cette espèce herbacée, originaire du Mexique et du sud-ouest des Etats-Unis, il n'y a qu'une seule catégorie de tiges, des tiges orthotropes au port dressé et aux feuilles assimilatrices, disposées en phyllotaxie spiralée.

Sur la tige principale issue de la graine, chaque aisselle n'est occupée que par un seul bourgeon. A l'aisselle des cotylédons et d'un certain nombre (7-13) des feuilles suivantes, ce bourgeon est végétatif et peut évoluer en un rameau plus ou moins développé. Plus haut, l'axe principal de ce bourgeon est floral et terminé soit par une fleur mâle, soit par une fleur femelle. Dans ce cas, il est ramifié aussi à l'aisselle de ses préfeuilles. Le plus souvent, l'une de ces ramifications est végétative et a le même devenir que le bourgeon des nœuds inférieurs tandis que l'autre est une cyme unipare scorpioïde mâle pouvant compter jusqu'à 5 fleurs (fig. 8a). Parfois, ces ramifications sont toutes deux reproductrices: on a alors une cyme, au début au moins, bipare (fig. 8b). Enfin, beaucoup plus rarement, elles peuvent être toutes deux végétatives (fig. 8c).

Les rameaux latéraux, provenant du développement des bourgeons végétatifs, ont une organisation comparable à celle de la tige principale, mais présentent, à leur base, un nombre d'aisselles exclusivement végétatives qui diminue avec leur rang et devient nul sur les axes de niveau élevé.

---

[1] Toutes nos plantes se sont développées à une température comprise entre 25°C et 30°C, avec 70 à 80% d'humidité, sous lumière naturelle en été, augmentée, le plus souvent, en hiver, d'un appoint de lumière artificielle.

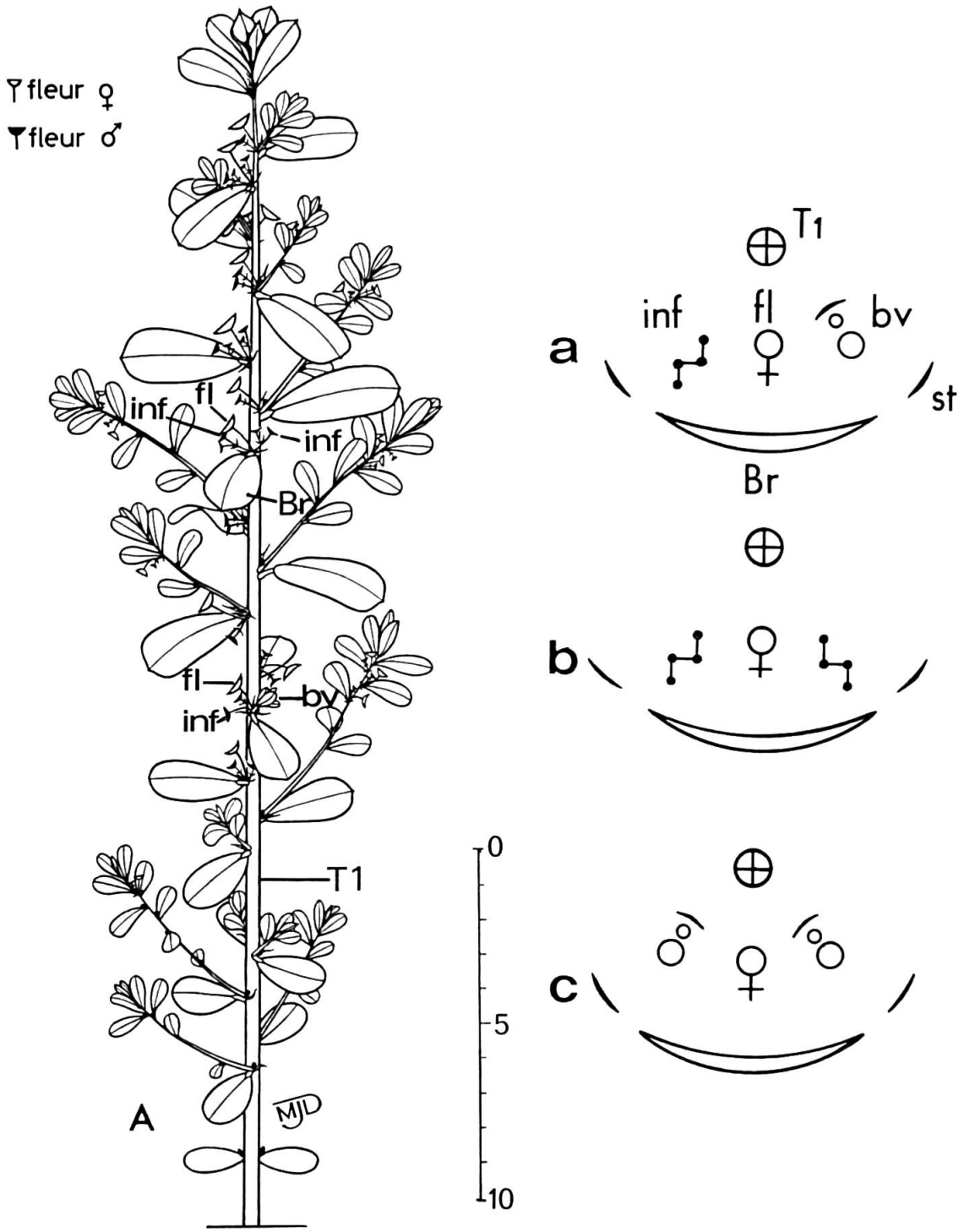


Fig. 8. – *Phyllanthus polygonoides* (espèce ne comprenant que des tiges orthotropes): A, schéma d'ensemble d'un jeune individu (les stipules n'ont pas été figurées); a, b, c: diagrammes des trois types d'aisselles rencontrées. *Br,* feuille bractée; *bv,* bourgeon végétatif pouvant être développé en un rameau plus ou moins long avec, à la base, une première préfeuille écailleuse abritant un bourgeon végétatif; *fl,* fleur; *inf,* inflorescence; *st,* stipules; T_1, tige principale.

Sur toutes ces tiges, à mesure que l'on examine des parties de plus en plus hautes, les cymes ont de plus en plus de chances d'être bisexuées (avec une fleur femelle centrale). En outre, on peut voir réapparaître, de façon sporadique et à des endroits variés, quelques aisselles semblables à celles des nœuds inférieurs.

La structure que nous venons de décrire se retrouve, à quelques détails près, chez le *Ph. lacunarius* F. Müller de l'Australie (fig. 9). Ainsi, cette espèce herbacée montre seulement 1 à 3 nœuds entièrement végétatifs au-dessus des cotylédons et les cymes sont, le plus souvent, exclusivement florifères avec une fleur femelle centrale. Dans une autre espèce australienne mais ligneuse, le *Ph. calycinus* Labill. (pl. XIII), nous retrouvons encore le même schéma architectural. Seulement, dans nos serres, ce *Phyllanthus* n'a jamais fleuri: aux aisselles foliaires de ses diverses tiges, nous avons observé uniquement des bourgeons végétatifs.

Chez ces deux derniers *Phyllanthus,* la tige principale, au bout d'un certain temps, est déjetée sur le côté et, à ses nœuds inférieurs, se développent d'autres tiges qui prennent le relais et dont certaines, à leur tour, pourront être déjetées. Chez le *Ph. polygonoides,* par contre, où l'axe principal reste dressé, ces tiges basales ont un développement beaucoup moins important.

Ph. maderaspatensis

Une construction un peu plus évoluée est celle du *Ph. maderaspatensis* L. (pl. XIV), espèce herbacée ou subligneuse très répandue dans l'Ancien-Monde. Les feuilles sont encore toutes assimilatrices mais on note, chez ce végétal, une tendance vers la différenciation des axes en axe principal et rameaux latéraux, tendance qui n'est pas encore bien marquée. En effet, l'axe principal porte, d'abord, un assez grand nombre de feuilles disposées suivant un indice au $^2/_5$, puis la phyllotaxie devient très variable, spiralée mais à indice non constant et enfin intermédiaire entre distique et spiralée. A partir de ce niveau cet axe quitte la position verticale et s'incline légèrement. Quant aux axes latéraux ils présentent, dès le début, une phyllotaxie hésitante comme celle de la partie supérieure de l'axe principal et montrent une tendance plus marquée vers la construction plagiotrope.

En ce qui concerne les productions axillaires, elles sont du même type que celles des *Phyllanthus* déjà examinés. Cependant, à la base de l'axe principal, il existe un nombre beaucoup plus important de feuilles pourvues d'un seul bourgeon végétatif dont le développement, lorsqu'il se produit, est aussi plus tardif. De plus, sur cet axe, à des niveaux plus élevés, des aisselles comportant un seul bourgeon ou rameau végétatif alternent irrégulièrement avec des aisselles abritant un complexe tripartite. Sur les rameaux latéraux, au contraire, ces aisselles à un seul bourgeon végétatif n'apparaissent que sporadiquement, comme cela se produisait sur tous les axes du *Ph. polygonoides.*

Ph. discoideus

La distinction entre deux catégories d'axes est beaucoup plus visible chez le *Ph. discoideus* (Baillon) Müller Arg. (pl. XV), à aire de distribution très vaste, puisqu'il se rencontre dans toute l'Afrique tropicale. C'est un arbuste dans les

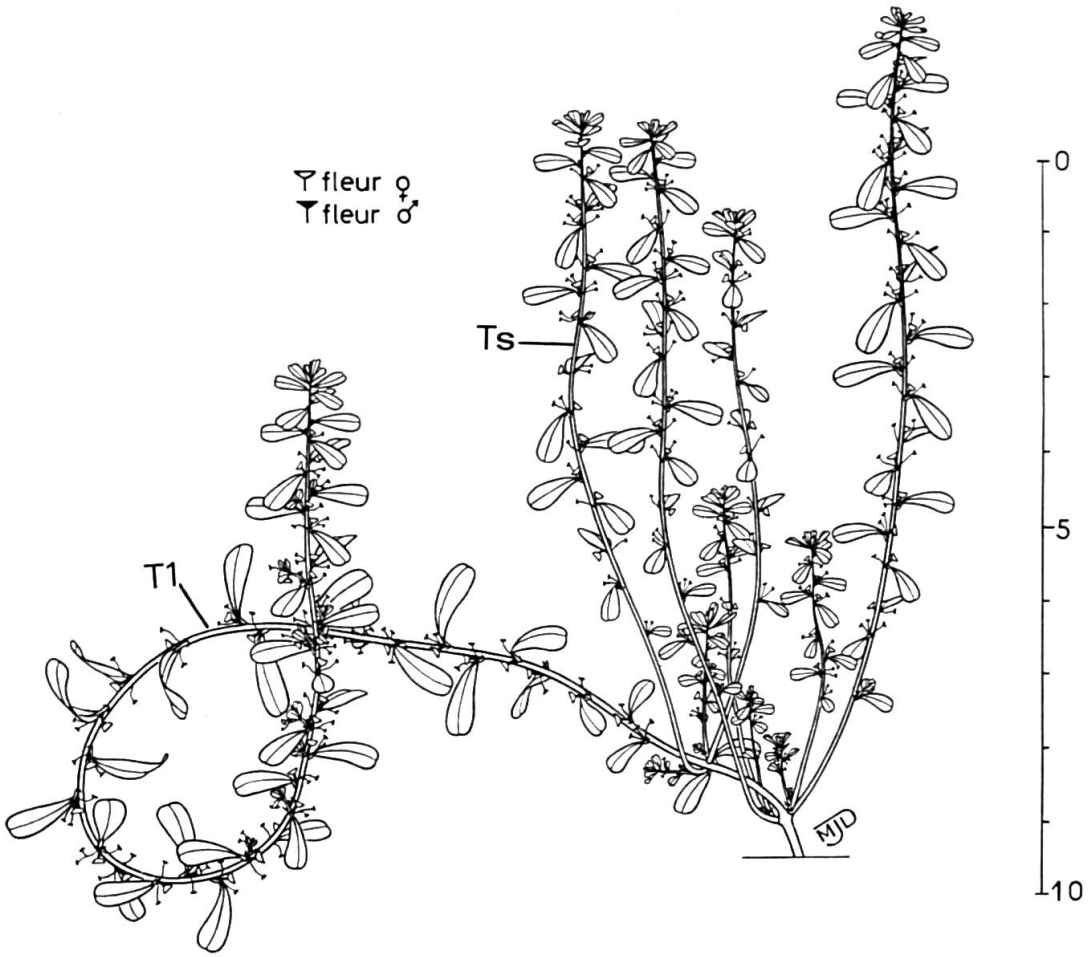


Fig. 9. – *Phyllanthus lacunarius*, jeune individu:
La tige principale orthotrope (T_1) est déjetée sur le côté et relayée par de nombreuses tiges secondaires orthotropes *(Ts)* issues de sa partie basale.

fourrés et les savanes, un arbre dans les formations secondaires de la forêt dense. Avec cette espèce, on peut commencer à parler d'axe orthotrope principal et de rameaux plagiotropes secondaires. En effet, l'axe principal dressé, orthotrope, est encore pourvu de feuilles assimilatrices, insérées en phyllotaxie rayonnante, mais ces dernières, à partir d'un niveau relativement élevé, d'ailleurs assez variable (compris le plus souvent entre la dix-neuvième et la vingt-quatrième feuille au-dessus des cotylédons), peuvent servir de bractées à une série de deux bourgeons. Le supérieur est, alors, latent et de nature orthotrope, tandis que l'inférieur a un développement immédiat et donne naissance à un rameau plagiotrope. Ce rameau à un port sub-horizontal et porte des feuilles assimilatrices, insérées selon deux génératrices, ayant à leur aisselle un seul bourgeon d'abord latent puis évoluant en un rameau plagiotrope de deuxième ordre qui peut, à son tour, se ramifier et ainsi de suite.

Aubréville (1936) signale que la floraison a lieu à l'époque de la défeuillaison et que les fleurs mâles et femelles, groupées en petits ensembles (l'ensemble

femelle ne comptant que deux à trois fleurs), s'insèrent sur les petits rameaux plagiotropes de l'année précedente, à l'aisselle des feuilles tombées.

En outre, et suivant une périodicité très irrégulière, d'ailleurs augmentée par les conditions de cultures défavorables, on peut noter, sur l'axe principal, la présence d'aisselles n'abritant qu'un seul bourgeon, à destinée orthotrope comme celui des nœuds inférieurs.

Ph. gunnii

Le *Ph. gunnii* Hooker (pl. XVI), espèce ligneuse originaire d'Australie, possède deux types d'axes désormais bien distincts: un axe orthotrope et des rameaux plagiotropes. L'axe orthotrope principal issu de la graine porte, comme chez les espèces précédentes, des feuilles chlorophylliennes mais qui sont maintenant disposées suivant une phyllotaxie toujours au $^2/_5$. Quant au mode de ramification de cet axe, il est semblable à celui décrit ci-dessus chez le *Ph. discoideus,* mis à part que les aisselles basales à un seul bourgeon latent sont moins nombreuses (10 à 12 seulement) et que les suivantes sont toutes pourvues d'une série de deux bourgeons dont l'inférieur évolue, bien entendu, en un rameau plagiotrope mais non ramifié et à croissance beaucoup plus vite limitée.

Les Phyllanthus à rameaux dimorphes

A. *Caractéristiques de leur première phase de développement*

Le type le plus commun de construction rencontré chez les *Phyllanthus* que nous avons étudiés est très voisin de celui du *Ph. gunnii,* sauf que l'axe principal porte, à partir d'un certain niveau, des feuilles réduites à des écailles. Cette régression de l'appareil foliaire se produit relativement tard chez le *Ph. debilis* Klein ex Willd., par exemple (pl. XVII), où l'on compte encore le plus souvent de 9 à 12 feuilles assimilatrices au-dessus des cotylédons; beaucoup plus précocement chez le *Ph. urinaria* L. (fig. 10), où l'on n'en trouve généralement que 5 à 6; et encore plus tôt chez le *Ph. odontadenius* Müller Arg. (fig. 11) et chez le *Ph. niruri* L. où il n'y en a respectivement que 4 ou 3. De plus, chez la grande majorité de ces espèces, ces feuilles assimilatrices sont échelonnées sur l'axe orthotrope et les plus hautes ont déjà, à leur aisselle, une série de deux bourgeons. Par contre, chez le *Ph. urinaria,* ces feuilles sont très rapprochées les unes des autres et la différenciation de type plagiotrope coïncide presque toujours avec l'apparition des feuilles en écaille.

Notons que chez les *Phyllanthus* de ce type, sur la jeune tige issue de la graine, le nombre de feuilles assimilatrices, d'aisselles unigemmées, le niveau d'apparition du premier rameau plagiotrope, varient relativement peu ou pas du tout à l'intérieur d'une même espèce, dans des conditions écologiques données. Ils constituent donc d'excellents critères qui peuvent être mis à profit pour l'identification taxonomique précoce des individus.

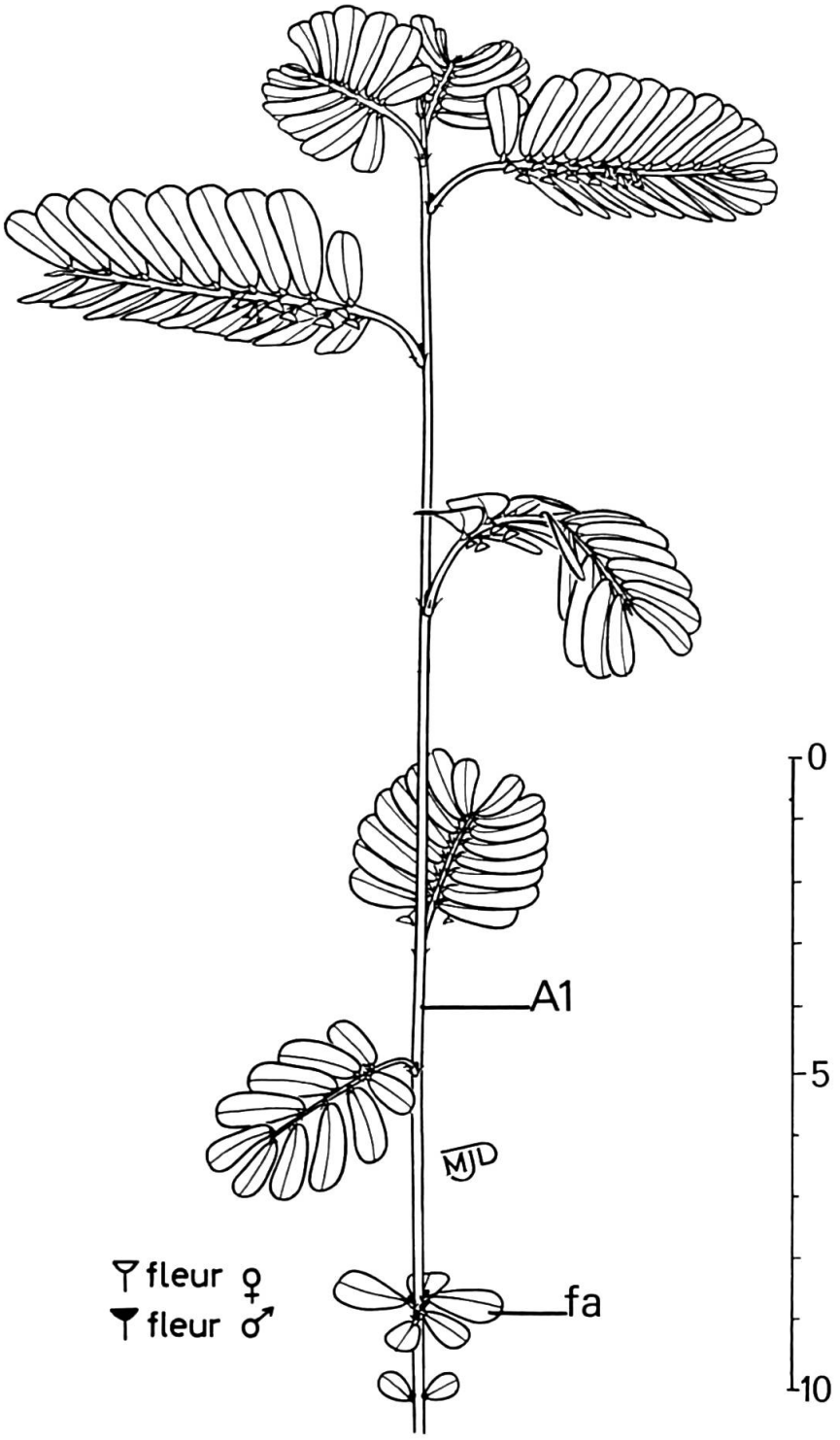


Fig. 10. – *Phyllanthus urinaria:*
Schéma d'ensemble d'un jeune individu où les feuilles assimilatrices *(fa)* sont groupées en rosette à la base de l'axe orthotrope principal *(A_1)*. Les rameaux plagiotropes ont, dans leur portion proximale, des fleurs femelles solitaires, puis des inflorescences mâles et enfin des aisselles stériles.

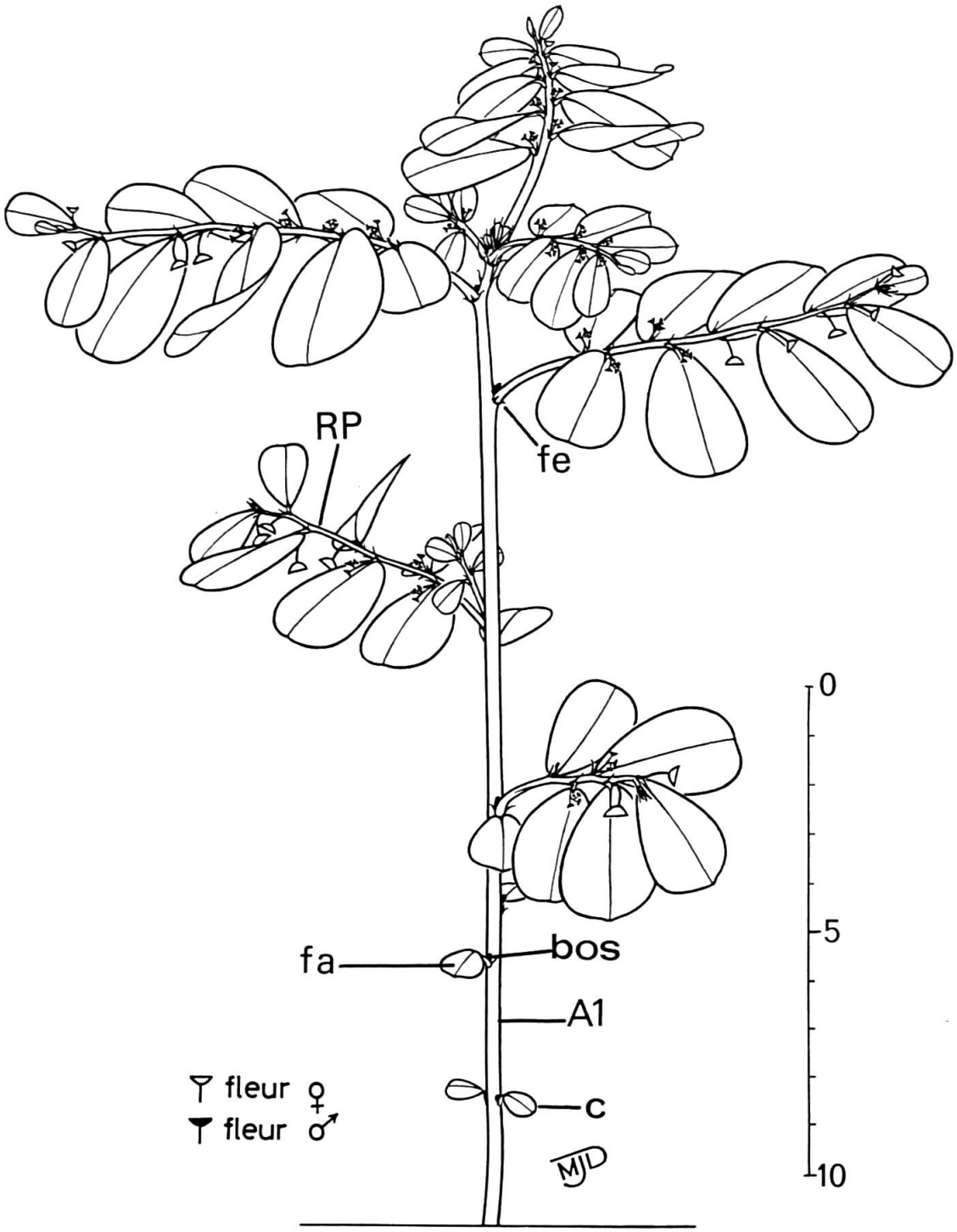


Fig. 11. – *Phyllanthus odontadenius*, taxon à $2n = 56$:
Schéma d'ensemble d'un jeune individu montrant quatre feuilles assimilatrices au-dessus des cotylédons (les stipules foliaires n'ont pas été figurées). A_1, axe orthotrope; *bos*, bourgeon orthotrope secondaire; *c*, cotylédon; *fa*, feuille assimilatrice; *fe*, feuille écailleuse; *rp*, rameau plagiotrope. Remarquer que les rameaux plagiotropes portent, d'abord, des inflorescences mâles, puis des fleurs femelles solitaires.

B. *Répartition des aisselles stériles et florales sur les rameaux plagiotropes de rang peu élevé*

Chez ces végétaux, dans la normogenèse, seuls les rameaux plagiotropes peuvent porter des fleurs. Sur ces rameaux, il existe une répartition des aisselles stériles et florales ainsi que du sexe des fleurs qui, variant d'une espèce à l'autre, peut aussi être utilisée dans la diagnose des *Phyllanthus*.

De plus, suivant la position des rameaux plagiotropes sur l'axe orthotrope principal, on peut distinguer des variations progressives dans leur degré de floraison et dans la nature de leurs fleurs, auxquelles on pourrait se référer pour une classification complète du genre. Soulignons, cependant, que cette évolution des zones stériles et florales, rencontrée chez la plupart des espèces que nous avons analysés, ne se produit que sur les premiers rameaux plagiotropes émis et qu'ensuite ces zones restent constantes, du moins sur un certain nombre de rameaux suivants. Nous nous bornerons à signaler, dans cet article, les transformations que nous avons relevées en observant les dix premiers rameaux plagiotropes formés d'une cinquantaine d'individus environ de certains taxons de notre collection.

Nous allons d'abord passer en revue six de ces taxons, chez lesquels les rameaux plagiotropes présentent une zone à inflorescences mâles, précédée ou non, suivant les taxons, d'aisselles stériles en nombre plus ou moins important, et toujours suivie, jusqu'à l'apex, par des axillums femelles uniflores.

Ainsi, chez le *Ph. debilis* Klein ex Willd. (Antilles), les premiers rameaux sont entièrement florifères et l'étendue des zones mâles et femelles augmente progressivement jusque vers le dixième rameau plagiotrope environ où elle se stabilise (fig. 12A).

Chez le *Ph. odontadenius* Müller Arg., taxon à $2n = 56$ (Bouaké, Côte-d'Ivoire), la zone stérile n'est représentée que sur les rameaux plagiotropes de la base (fig. 12B). A partir du premier de ces rameaux, et à mesure que le rang augmente, on assiste à la diminution puis à la disparition de cette zone. Les zones mâle et femelle suivent, au contraire, une progression analogue à celle de l'espèce précédente mais l'augmentation est ici plus rapide pour la zone mâle.

La zone stérile est toujours présente sur les rameaux plagiotropes du *Ph. niruri* L., taxon à calices femelles colorés en rouge. Sur les premiers formés, cependant, on assiste encore à une diminution de cette zone qui garde ensuite une valeur constante (fig. 12C). Quant à la zone mâle, elle augmente lentement et régulièrement du premier au cinquième rameau plagiotrope, puis ne varie plus.

Chez le *Ph. niruri* subsp. *lathyroides*, en provenance du Mexique, la zone stérile a le même comportement que dans le taxon précédant et la même importance, sauf sur les deux premiers rameaux plagiotropes où elle occupe un nombre d'aisselles légèrement supérieur (fig. 12D). La zone mâle suit, au contraire, un schéma bien particulier. Elle est moins étendue sur le premier rameau plagiotrope que précédemment, augmente sur les deux rameaux suivants mais diminue graduellement jusqu'au neuvième et ensuite reste stationnaire.

La zone stérile s'étend généralement sur la totalité du premier rameau plagiotrope chez le *Ph. sublanatus* Schum. & Thonn. (Man, Côte-d'Ivoire). Ensuite, elle diminue brusquement pour ne couvrir que 6 à 7 aisselles en moyenne à partir du troisième rameau plagiotrope (fig. 13A). La zone mâle, très restreinte, voire inexistante, sur le premier rameau plagiotrope, augmente rapidement, puis garde la même valeur (6 à 8 aisselles en moyenne). Notons, en outre, qu'il existe,

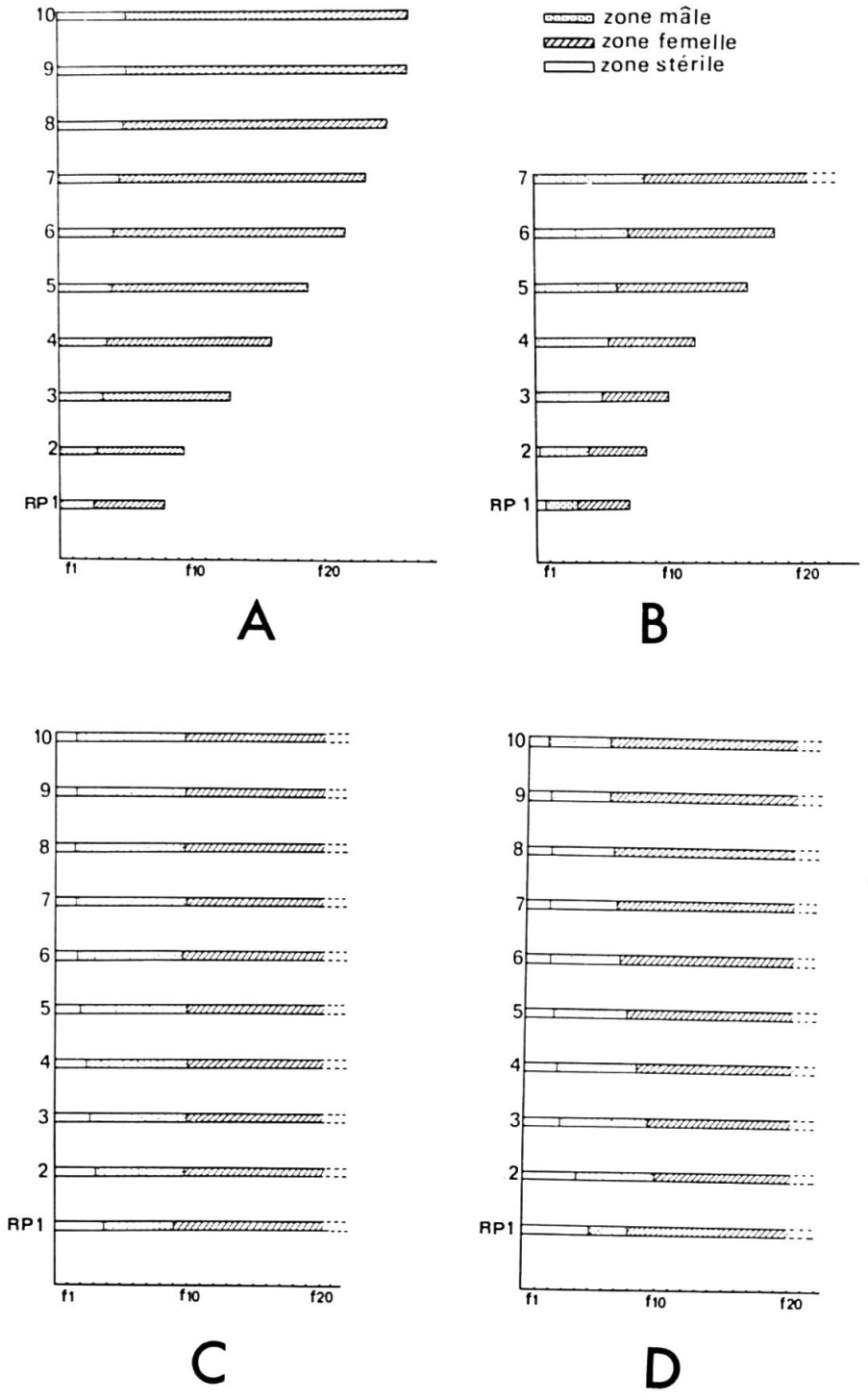


Fig. 12. – Répartition des segments stériles, mâles et femelles sur les premiers rameaux plagiotropes de quatre espèces de *Phyllanthus* à rameaux dimorphes:
A, *Ph. debilis;* B, *Ph. odontadenius,* taxon à $2n = 56$; C, *Ph. niruri,* taxon à calices femelles colorés en rouge; D, *Ph. niruri* subsp. *lathyroides.*

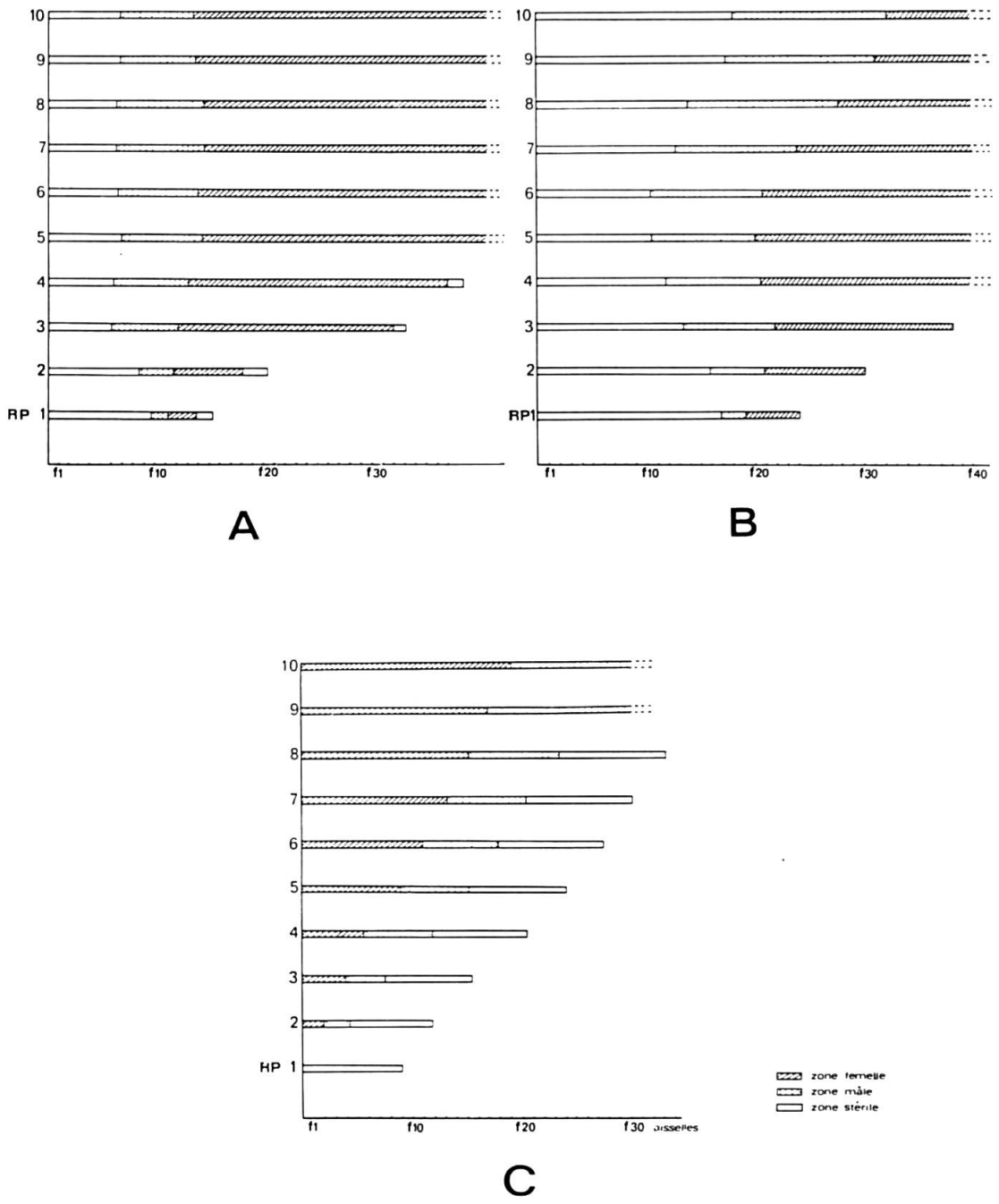


Fig. 13. – Répartition des segments stériles, mâles et femelles sur les premiers rameaux plagiotropes de trois espèces de *Phyllanthus* à rameaux dimorphes: A, *Ph. sublanatus;* B, *Ph. niruroides;* C, *Ph. urinaria.*

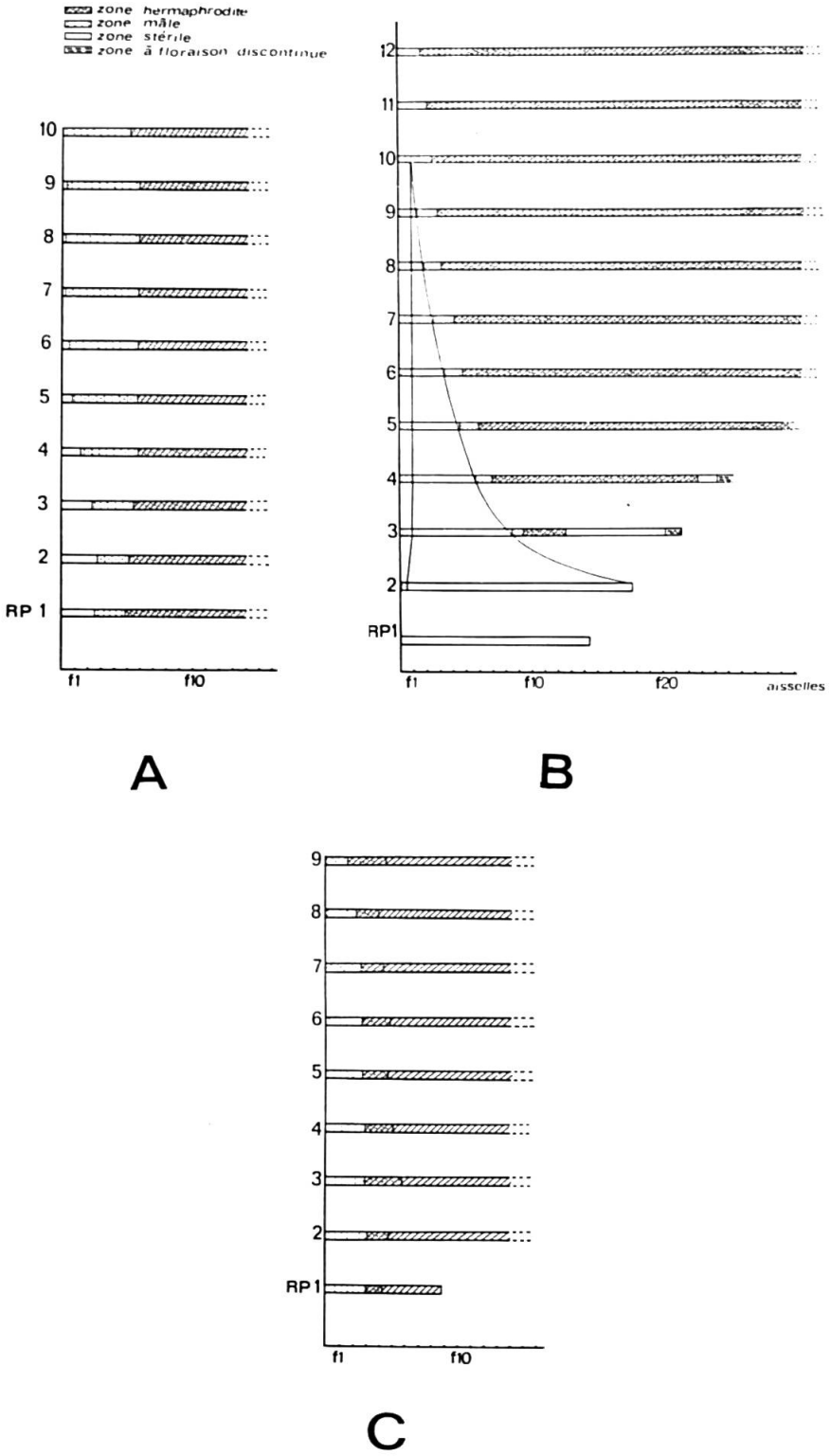


Fig. 14. – Répartition de la zone stérile et des zones florifères sur les premiers rameaux plagiotropes de trois espèces de *Phyllanthus* à rameaux dimorphes: A, *Ph. orbiculatus;* B, *Ph. amarus;* C, *Ph. tenellus.*

à l'extrémité des quatre premiers rameaux plagiotropes, quelques aisselles végétatives.

Chez le *Ph. niruroides* Müller Arg. (Cocody, Côte-d'Ivoire; fig. 13B), l'évolution des diverses zones est très voisine de celle décrite chez le *Ph. sublanatus.* Toutefois, la partie stérile est ici plus étendue sur tous les rameaux et subit des oscillations revêtant un caractère cyclique. En ce qui concerne la zone mâle, elle augmente jusqu'à un niveau plus élevé et, par suite, arrive à occuper un plus long segment sur le rameau.

Les rameaux plagiotropes du *Ph. urinaria* L. (fig. 13C), mis à part le premier, généralement entièrement végétatif, présentent d'abord des aisselles occupées par des fleurs femelles solitaires, puis une zone à inflorescences mâles et se terminent tous par une portion stérile. L'étendue moyenne de chacune de ces zones augmente progressivement jusqu'au dixième rameau plagiotrope environ, où elle atteint sa valeur maximum; toutefois, pour la zone femelle, la progression est plus rapide que pour les deux autres zones. Si le comportement axillaire des rameaux plagiotropes est analogue sur des individus ayant pour origine des graines récoltées dans les environs de Cayenne, nous avons constaté, par contre, dans une population d'Abidjan (nouveau barrage de la Bia), de légères modifications dans l'étendue de ces diverses zones. Ces modifications vont d'ailleurs de pair, sur les rameaux, avec d'autres différences morphologiques telles que, par exemple, leur longueur, le nombre et la taille de leurs feuilles. Chez ce *Phyllanthus,* on a donc, par rapport à ceux déjà examinés, une disposition totalement inverse des zones mâle, femelle, et stérile.

Chez les *Phyllanthus* où les zones mâles et femelles sont juxtaposées sur les rameaux plagiotropes, on peut trouver, au point de contact entre ces deux zones, un petit nombre de cymes hermaphrodites. La fréquence de ces dernières dépend surtout de l'espèce considérée mais aussi, dans une certaine mesure, du rang occupé par le rameau.

Mais les sexes ne sont pas toujours séparés chez les *Phyllanthus* constitués de deux types d'axes bien définis; les fleurs mâles et femelles peuvent aussi, chez certaines espèces, être groupées en inflorescences bisexuées et cela sur une partie plus ou moins importante des rameaux plagiotropes, rarement sur leur totalité.

Les premiers rameaux plagiotropes émis du *Ph. orbiculatus* L. C. Rich. (village d'Iracoubo, Cayenne), montrent d'abord comme chez le *Ph. odontadenius* par exemple, une courte zone stérile qui diminue, suivie d'une zone mâle qui augmente avec le rang du rameau, mais toute la partie distale est occupée par des inflorescences hermaphrodites, non par des fleurs femelles solitaires (fig. 14A). A partir du dixième rameau plagiotrope, la partie stérile proximale a complètement disparu. Ce rameau et un certain nombre des suivants présentent, alors, une zone mâle peu étendue mais constante, suivie d'aisselles hermaphrodites jusqu'à leur extrémité.

De tous les *Phyllanthus* herbacés déjà décrits, le *Ph. amarus* Schum. & Thonn. est celui où le schéma d'installation de la floraison est à la fois le plus complexe et le plus original. Parmi toutes les populations de différentes provenances que nous avons observées, c'est celle de Raviart (Côte-d'Ivoire) qui a montré le plus de régularité dans la répartition des aisselles stériles et florales (fig. 14B). Chez ce taxon, en effet, le premier rameau plagiotrope est entièrement végétatif. Dès le deuxième, il peut y avoir une fleur mâle, mais seulement à l'aisselle de la première préfeuille. Sur le troisième rameau plagiotrope, après la fleur mâle de

la première aisselle et une zone stérile importante, la floraison peut réapparaître mais de façon très discontinue et irrégulière selon les rameaux. Malgré cette hétérogénéité, sur l'ensemble des rameaux plagiotropes de ce rang que nous avons examinés, on remarque, après une zone médiane fleurie où diverses structures florales interfèrent, une nouvelle zone végétative et, à l'extrémité du rameau, quelques aisselles florales. Sur les rameaux suivants, les zones stériles diminuent peu à peu, puis disparaissent. A partir du cinquième rameau plagiotrope, on ne retrouve plus la zone stérile distale et la floraison s'étend jusqu'à l'extrémité du rameau avec quelques aisselles mâles, puis uniquement des cymes hermaphrodites. La zone végétative proximale, après la fleur de la première aisselle, existe toujours mais son étendue est moins importante et deviendra de plus en plus réduite pour disparaître au onzième rameau plagiotrope.

Les rameaux plagiotropes de rang élevé de certaines populations de *Ph. amarus* peuvent ne présenter que des inflorescences hermaphrodites ou, parfois, n'être pourvus, dans leur région distale, que de fleurs femelles solitaires. Ce passage d'une zone à inflorescences bisexuées à des fleurs femelles solitaires se produit habituellement sur tous les rameaux du *Ph. tenellus* Roxb. de la population des Antilles. Chez ce *Phyllanthus* (fig. 14C), il n'y a jamais d'aisselles stériles. Chacun des rameaux comprend une courte zone à inflorescences mâles diminuant légèrement avec le rang, puis une zone à inflorescences hermaphrodites encore plus réduite et dont l'étendue subit des oscillations très irrégulières, enfin jusqu'à l'extrémité une zone importante de fleurs femelles solitaires.

C. *Comportement apical et axillaire des rameaux plagiotropes bouturés*

Pour la détermination des divers *Phyllanthus* à rameaux dimorphes, on pourrait utiliser encore le comportement apical ou axillaire de leurs rameaux plagiotropes bouturés. En effet, ces derniers montrent, suivant les taxons, des devenirs différents, une réactivité des aisselles plus ou moins forte et une gamme plus ou moins étendue de productions axillaires. Ainsi, chez le *Ph. amarus,* ils continuent indéfiniment leur croissance sur le mode plagiotrope, tandis que chez le *Ph. odontadenius,* taxon à $2n = 56$, ils peuvent, au bout d'un certain temps, se terminer par une fleur et que, chez le *Ph. urinaria,* ils arrêtent leur développement lorsqu'ils ont atteint une longueur voisine de celle qu'ils auraient eue sur la plante mère. De même, aux aisselles foliaires du premier rameau plagiotrope du *Ph. amarus,* isolé des influences du reste de la plante, on observe (Roux 1968) une succession constante de réponses bien localisées en liaison avec leur nature (cals, axes orthotropes, ramifications plagiotropes ainsi que toute une série de structures intermédiaires entre axe orthotrope et axe plagiotrope et entre axe plagiotrope et fleur), alors que les aisselles de ce rameau, chez le *Ph. odontadenius,* restent à peu près toujours inertes. Il est intéressant d'ajouter que les réactions apicales et axillaires des rameaux ainsi traités varient non seulement entre taxons mais aussi, à l'intérieur d'un même taxon, avec le rang du rameau considéré.

D. *Phyllanthus à rameaux plagiotropes ramifiés*

Parmi les *Phyllanthus* caractérisés par un dimorphisme caulinaire très net, on trouve des espèces dont les rameaux plagiotropes sont ramifiés. Rappelons que,

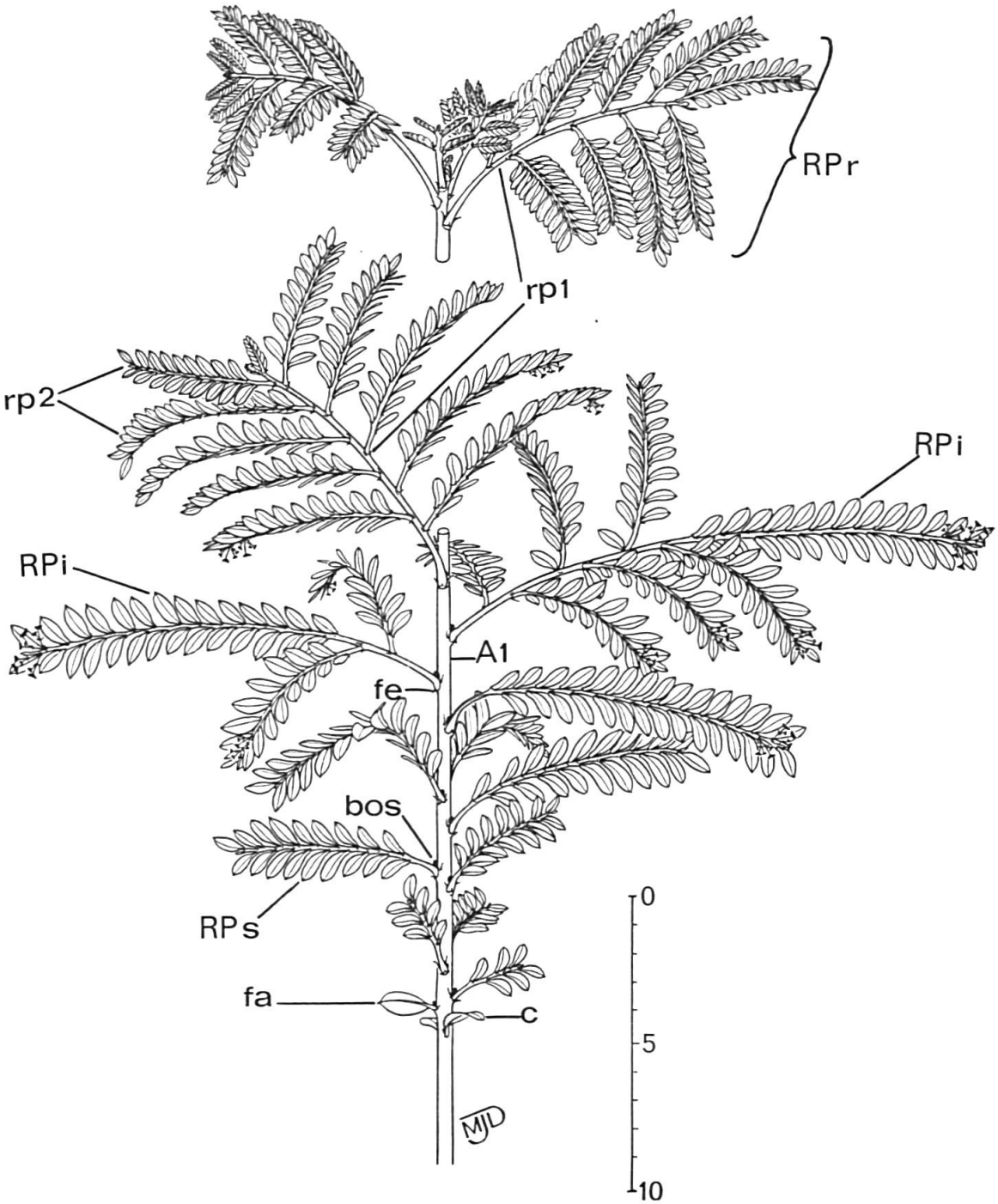


Fig. 15. – *Phyllanthus mimosoides:*
Schéma d'ensemble de cette espèce à rameaux plagiotropes ramifiés; A_1, axe orthotrope principal; *bos,* bourgeon orthotrope secondaire; *c,* cotylédon; *fa,* feuille assimilatrice; *fe,* feuille écailleuse; *RPi,* rameau plagiotrope intermédiaire; *RPr,* rameau plagiotrope ramifié avec axe de premier ordre *(rp_1)* et ramification de deuxième ordre *(rp_2)*; *RPs,* rameau plagiotrope simple.

chez le *Ph. discoideus,* certains bourgeons des rameaux plagiotropes, au lieu de se développer en structures florales, peuvent donner, après un certain temps de latence, des ramifications plagiotropes. Ces dernières existent toujours, à partir d'un certain niveau, et n'ont plus un développement différé mais immédiat chez d'autres espèces. Ce mode de ramification très régulier se rencontre, en particulier, sur les rameaux plagiotropes de rang élevé du *Ph. mimosoides* Sw., espèce ligneuse originaire de la Guadeloupe (fig. 15).

Cependant, dans sa première phase de développement, ce *Phyllanthus* présente, à la base de l'axe orthotrope principal, 1 à 2 feuilles assimilatrices seulement, et 6 à 9 rameaux plagiotropes simples, le premier étant généralement situé à l'aisselle de la deuxième feuille assimilatrice. Plus haut, ces rameaux sont constitués d'un axe de premier ordre portant des feuilles réduites à des écailles et disposées en position distique. A l'aisselle de chacune de ces feuilles (à l'exception des deux préfeuilles) se développe une ramification latérale, donc de deuxième ordre, à feuilles assimilatrices (hormis la première, écailleuse), insérées selon deux génératrices, qui est tout à fait comparable à un rameau plagiotrope non ramifié des espèces herbacées déjà citées. Entre ces rameaux et les rameaux simples de la base existent un certain nombre de rameaux plagiotropes à structure intermédiaire où les ramifications latérales sont de plus en plus nombreuses et ou, corrélativement, la régression de l'appareil foliaire tend à s'étendre sur l'ensemble de l'axe plagiotrope de premier ordre. Ces rameaux plagiotropes, plus ou moins ramifiés, possèdent la plupart des propriétés des rameaux plagiotropes simples; ils sont caducs, à croissance limitée et interviennent seuls dans la floraison. Chez cette espèce, il y a, à la base de l'axe orthotrope principal, 7 à 11 rameaux plagiotropes complètement végétatifs. La floraison, lorsqu'elle apparaît sur les rameaux plagiotropes de transition, est d'abord localisée à l'extrémité des axes plagiotropes de premier et de second ordre, puis elle envahit progressivement l'ensemble du rameau à mesure que le rang de ce dernier augmente. Sur les rameaux plagiotropes ramifiés jusqu'à leur extrémité, les appareils reproducteurs sont situés uniquement sur les ramifications plagiotropes secondaires. Sur celles-ci, à un certain nombre d'aisselles stériles, succèdent des inflorescences mâles. Les fleurs femelles, lorsqu'elles se produisent, se rencontrent dans la partie médiane de ces ramifications. En outre, ces dernières ont, le plus souvent, leur apex qui donne naissance à une fleur.

E. *Tentatives de réalisation de la feuille à partir du rameau plagiotrope*

A partir des structures caulinaires plagiotropes du *Ph. mimosoides* et du *Ph. urinaria,* qui représentent un terme ultime de spécialisation, respectivement, du rameau plagiotrope ramifié et du rameau plagiotrope simple, on peut comprendre comment, au cours de la phylogenèse, s'est effectué le passage de la feuille composée bipennée à la feuille composée pennée. On peut même suivre plus loin, dans le genre *Phyllanthus,* la phylogenèse de la feuille et arriver jusqu'à la feuille simple. En effet, chez le *Ph. pancheranus* Baillon (pl. XVIII), espèce ligneuse de la Nouvelle-Calédonie, les rameaux plagiotropes ont une croissance encore plus limitée que ceux du *Ph. urinaria* puisqu'ils arrêtent leur développement au bout de 2 à 4 feuilles seulement. Chez le *Ph. aeneus* Baillon (fig. 16), espèce ligneuse provenant aussi de la Nouvelle-Calédonie, ils peuvent avoir même l'aspect d'une feuille simple. Chez ce *Phyllanthus,* les cotylédons et les deux feuilles assimilatrices

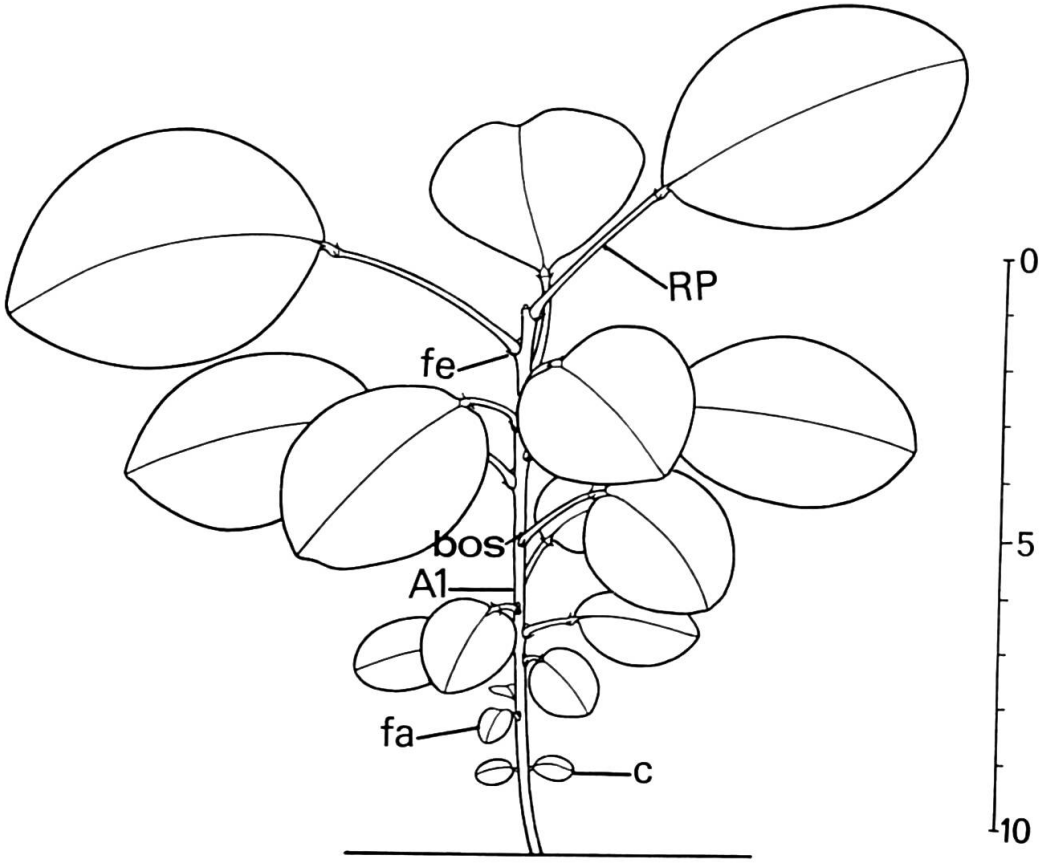


Fig. 16. – *Phyllanthus aeneus:*
Schéma d'ensemble d'un jeune individu présentant seulement des rameaux plagiotropes à aspect de feuille simple. A_1, axe orthotrope principal; *bos,* bourgeon orthotrope secondaire; *c,* cotylédons; *fa,* feuille assimilatrice; *fe,* feuille écailleuse; *RP,* rameau plagiotrope.

situées au-dessus abritent un seul bourgeon orthotrope latent. Les feuilles suivantes sont écailleuses et ont, à leur aisselle, la série bigemmée normale avec un bourgeon inférieur évoluant immédiatement en rameau plagiotrope. Ce rameau qui, nous l'avons vu, pourrait être confondu avec une feuille est, en réalité, formé d'un axe dont la première préfeuille a pris secondairement une position terminale, mais cet axe se rapproche tout de même d'un pétiole de feuille par sa symétrie bilatérale.

Signalons que, chez cette espèce, à partir d'un certain niveau sur l'axe principal, le rameau plagiotrope change de structure et porte alors plusieurs feuilles pouvant présenter une inflorescence à leur aisselle.

Ce n'est d'ailleurs pas là l'unique tentative vers la réalisation de la feuille que l'on puisse observer dans le genre *Phyllanthus.* D'autres essais de foliarisation de leurs axes horizontaux se marquent par la transformation de ces derniers, chez certaines espèces, en cladodes assimilateurs où se réfugie la fonction chlorophyllienne.

Ainsi, chez le *Ph. angustifolius* Sw. du Vénézuela (fig. 17), l'axe orthotrope principal porte de 1 à 3 feuilles assimilatrices et le premier rameau plagiotrope situé à l'aisselle de la deuxième ou troisième de ces feuilles, est déjà transformé en cladode. Les deux premiers cladodes sont simples et pourvus de feuilles assimilatrices. Ensuite, sur un certain nombre de cladodes suivants, on assiste à la transformation des feuilles assimilatrices en feuilles écailleuses. Ce phénomène débute dans la partie proximale et, à mesure que le rang du cladode augmente, gagne progressivement l'extrémité distale. Le dixième cladode, chez certains individus, peut ne comporter que des feuilles écailleuses; sur certains échantillons, cependant, il faut atteindre le vingtième pour que cette transformation soit complètement réalisée. Les six premiers cladodes ne sont jamais ramifiés. A partir du septième, ils peuvent l'être à leur base. Puis les cladodes secondaires sont de plus en plus nombreux à mesure que le cladode intermédiaire est de rang plus élevé et on arrive ainsi graduellement à des cladodes entièrement ramifiés.

La première phase de développement du *Ph. angustifolius* montre, par conséquent, de nombreux points de ressemblance avec celle déjà décrite du *Ph. mimosoides.* De plus, le schéma de construction des axes plagiotropes est identique chez ces deux *Phyllanthus* si ce n'est que, chez le *Ph. angustifolius,* ces axes sont plus spécialisés et modifiés en cladodes.

Chez cette dernière espèce, il faut noter, cependant, une grande diversité dans l'organisation morphologique des plantes issues de graines, ce qui contraste beaucoup avec ce que l'on peut observer chez les jeunes individus de la plupart des espèces étudiées, où l'on remarque à l'inverse, comme nous l'avions déjà mentionné, une grande uniformité. Cette diversité, très vraisemblablement liée à des phénomènes d'hybridation, affecte la durée de la première phase de développement, mais aussi la longueur des entre-nœuds, la forme générale des cladodes, le nombre et l'emplacement de leurs ramifications secondaires, la concentration en pigments anthocyaniques, etc. Ce grand polymorphisme nous a permis de mettre en évidence un phénotype assez spécial, reconnaissable, en particulier, par ses cladodes excessivement réduits en largeur, pratiquement linéaires (pl. XIX). Il est intéressant de remarquer que cet individu de *Ph. angustifolius* se rapproche beaucoup, par son port et sa morphologie externe, des arbustes à feuilles en écaille et à l'aspect de genêts classés par Pax & Hoffmann (1931) dans la section *Choretropsis,* tels que le *Ph. choretroides* Müller Arg. et le *Ph. spartioides* Pax & Hoffm., tous deux originaires du Brésil. Cette ressemblance ne dénote pas, à notre avis, des affinités très proches mais résulte vraisemblablement d'une évolution convergente dans les deux cas.

De même que la plupart des *Phyllanthus* à rameaux dimorphes sont pourvus de rameaux plagiotropes non ramifiés, il existe des espèces possédant uniquement des cladodes simples. Soulignons, à ce sujet, que le *Ph. elongatus* (Jacq.) Steudel (Antilles), considéré comme une espèce hybride provenant du croisement des *Ph. epiphyllanthus* L. à cladodes simples et *Ph. arbuscula* (Sw.) Gmel. à cladodes composés, présente parfois, au cours de sa croissance, des termes de transition entre les deux types de cladodes parentaux (fig. 18). Toutefois, d'après Webster, cet hybride ne porte normalement que des cladodes composés.

Chez toutes ces espèces, les fleurs sont localisées à l'aisselle des petites écailles bordant les cladodes (pl. XX). Les cladodes simples montrent, après une zone végétative et quelques aisselles occupées par des inflorescences mâles, des cymes hermaphrodites (avec une fleur femelle centrale) sur tout le reste du rameau.

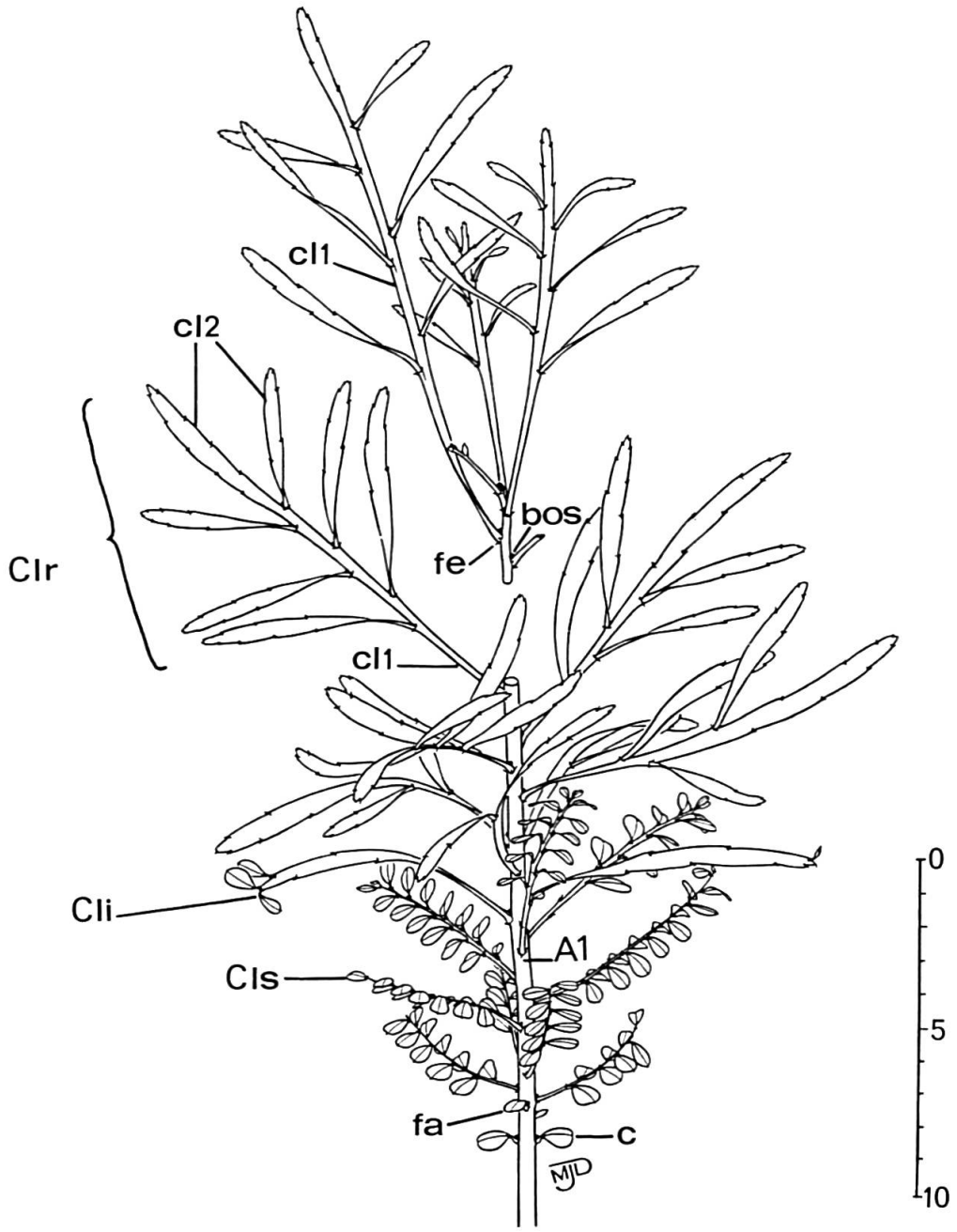


Fig. 17. – *Phyllanthus angustifolius:*
Schéma d'ensemble de cette espèce à cladodes ramifiés. A_1, axe orthotrope principal; *bos*, bourgeon orthotrope secondaire; *c*, cotylédon; *Cli*, cladode à structure intermédiaire; *Clr*, cladode ramifié avec cladode de premier ordre *(cl_1)* et de deuxième ordre *(cl_2)*; *Cls*, cladode simple; *fa*, feuille assimilatrice; *fe*, feuille écailleuse.

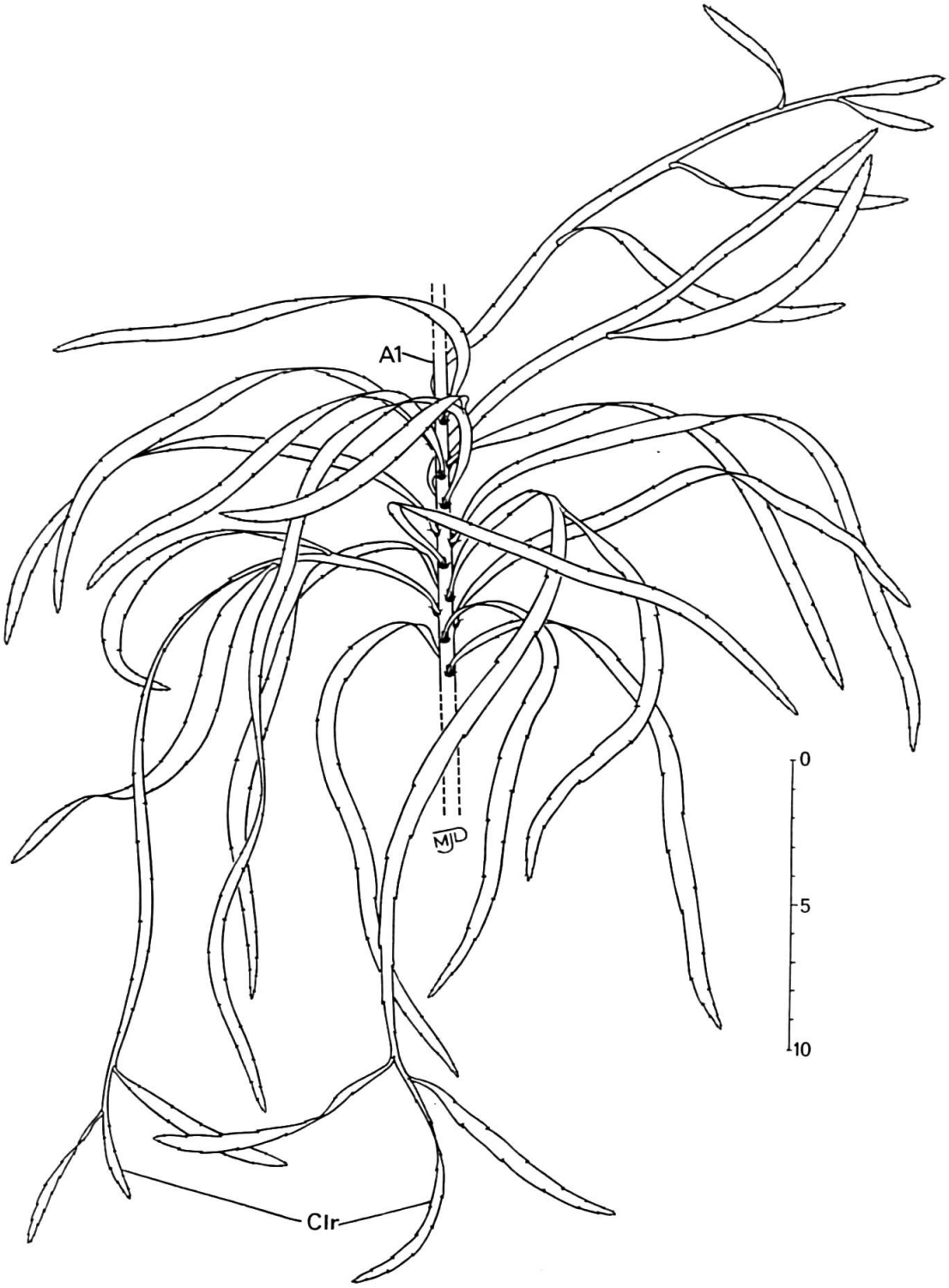


Fig. 18. – *Phyllanthus* x *elongatus:*
Représentation schématique d'une portion d'axe principal *(A_1)* montrant des cladodes partiellement ramifiés *(Clr)*.

Cette zonation se rencontre aussi sur les cladodes composés mais seulement, alors, sur les cladodes secondaires et l'extrémité du cladode principal lorsque ce dernier ne porte pas de ramifications sur toute sa longueur. Seul fait exception à cette règle, le *Ph. angustifolius* à cladodes linéaires qui ne possède que des inflorescences unisexuées mâles et qui fleurit tout au long de l'année alors que les autres espèces à cladodes ont des époques de floraison bien déterminées.

Ph. emblica

L'évolution du genre *Phyllanthus* ne s'arrête pas aux espèces à rameaux dimorphes et un type de construction tel que celui rencontré chez le *Ph. emblica* L. (= *Emblica officinalis* Gaertner, Asie tropicale) montre qu'une autre étape a été franchie. Chez ce *Phyllanthus,* le jeune individu présente, au début de son développement, une structure analogue à celle des espèces que nous venons d'étudier (fig. 19). Son axe principal porte, disposées suivant une phyllotaxie plus ou moins rayonnante, un petit nombre de feuilles assimilatrices (2 à 4, généralement 3) et l'apparition des rameaux plagiotropes précède de peu celle des feuilles écailleuses puisqu'elle a lieu, le plus souvent, à l'aisselle de la troisième feuille assimilatrice. Mais, à partir d'un certain niveau, la phyllotaxie sur l'axe principal devient distique et cet axe s'incurve. Sa construction rappelle alors celle d'un rameau plagiotrope ramifié du *Ph. mimosoides.* Elle en diffère seulement par le bourgeon orthotrope présent à toutes les aisselles foliaires alors que, sur le rameau plagiotrope du *Ph. mimosoides,* les écailles de son axe principal n'abritent qu'une ramification plagiotrope. On est cependant arrivé, en bouturant ce rameau, à faire apparaître, au niveau de certaines de ses aisselles, un deuxième bourgeon (pl. XXI), ce qui renforce l'homologie entre l'axe principal du *Ph. emblica,* à un stade avancé de son développement, et le rameau plagiotrope ramifié du *Ph. mimosoides.*

Toutefois, le méristème apical de l'axe principal du *Ph. emblica* a une croissance théoriquement illimitée alors que le rameau plagiotrope du *Ph. mimosoides* a, comme nous l'avons déjà mentionné, un développement limité; même bouturé son extrémité s'arrête de fonctionner par transformation de l'apex en une fleur mâle, après avoir atteint une longueur légèrement supérieure à celle qu'il aurait eue sur la plante-mère.

Nous avons observé sur l'axe principal de plusieurs espèces de *Breynia* un passage analogue de la construction orthotrope à la structure plagiotrope, notamment chez une variété de *Breynia patens* (Roxb.) Bentham.

Phyllanthus à axes presque uniquement plagiotropes

Un terme de l'évolution des *Phyllanthus* est atteint, nous semble-t-il, chez ceux où le passage à la construction plagiotrope se produit dès les premiers stades du développement. C'est ce que nous avons noté chez deux espèces harbacées, le *Ph. caroliniensis* Walt. subsp. *caroliniensis* du Vénézuela et des Antilles (fig. 20) et le *Ph. filicaulis* Bentham de l'Australie, ainsi que chez une espèce ligneuse, le *Ph. petraeus* Chev. ex Beille de Casamance, Sénégal (pl. XXII).

Nous avons pu constater, chez tous ces *Phyllanthus,* que l'axe principal issu de la graine porte toujours des feuilles assimilatrices. Ainsi, le *Ph. caroliniensis,*

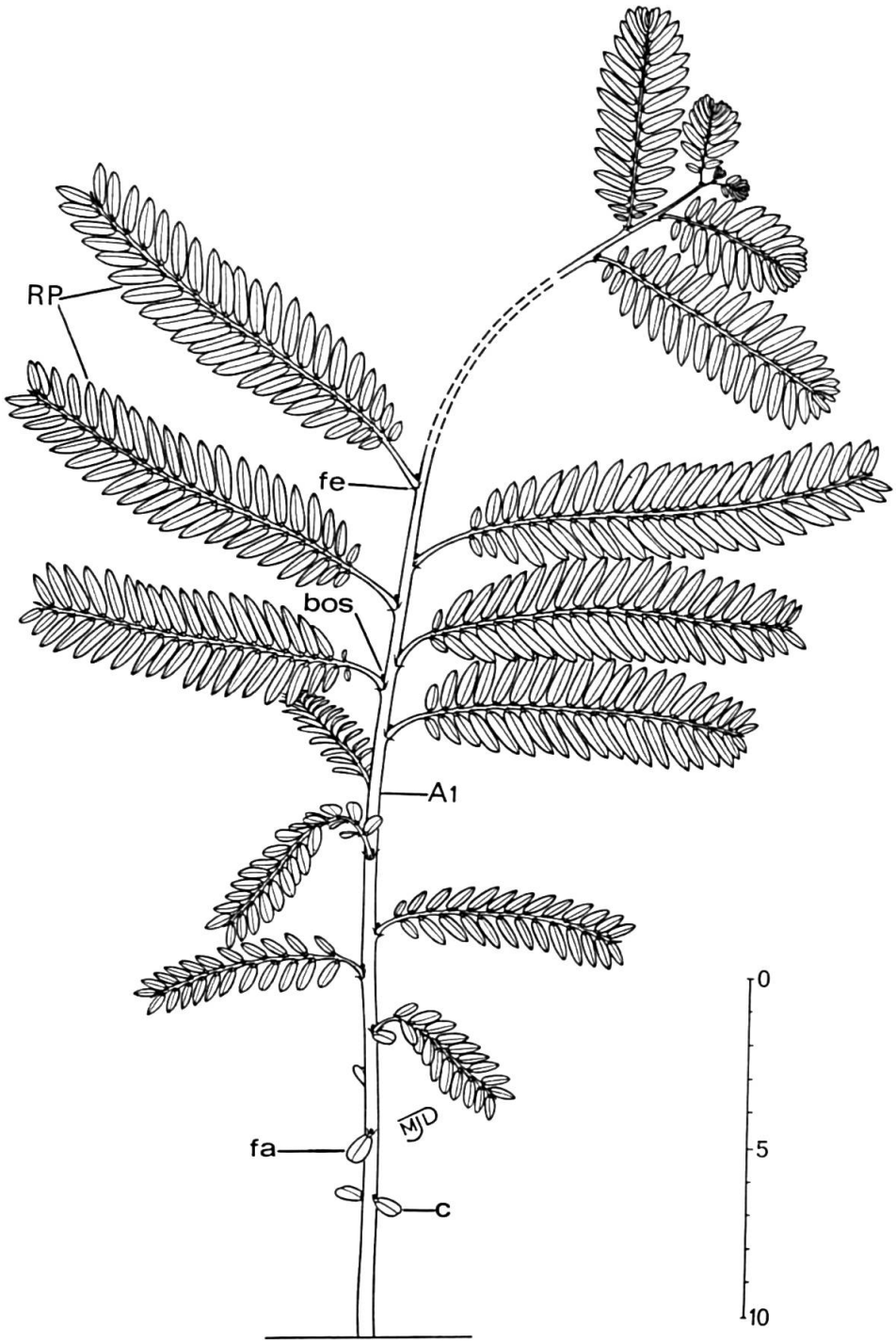


Fig. 19. – *Phyllanthus emblica:*
Schéma d'ensemble de cette espèce où l'axe orthotrope principal passe tardivement à la construction plagiotrope. A_1, axe orthotrope principal; *bos*, bourgeon orthotrope secondaire; *c*, cotylédon; *fa*, feuille assimilatrice; *fe*, feuille écailleuse; *RP*, rameau plagiotrope.

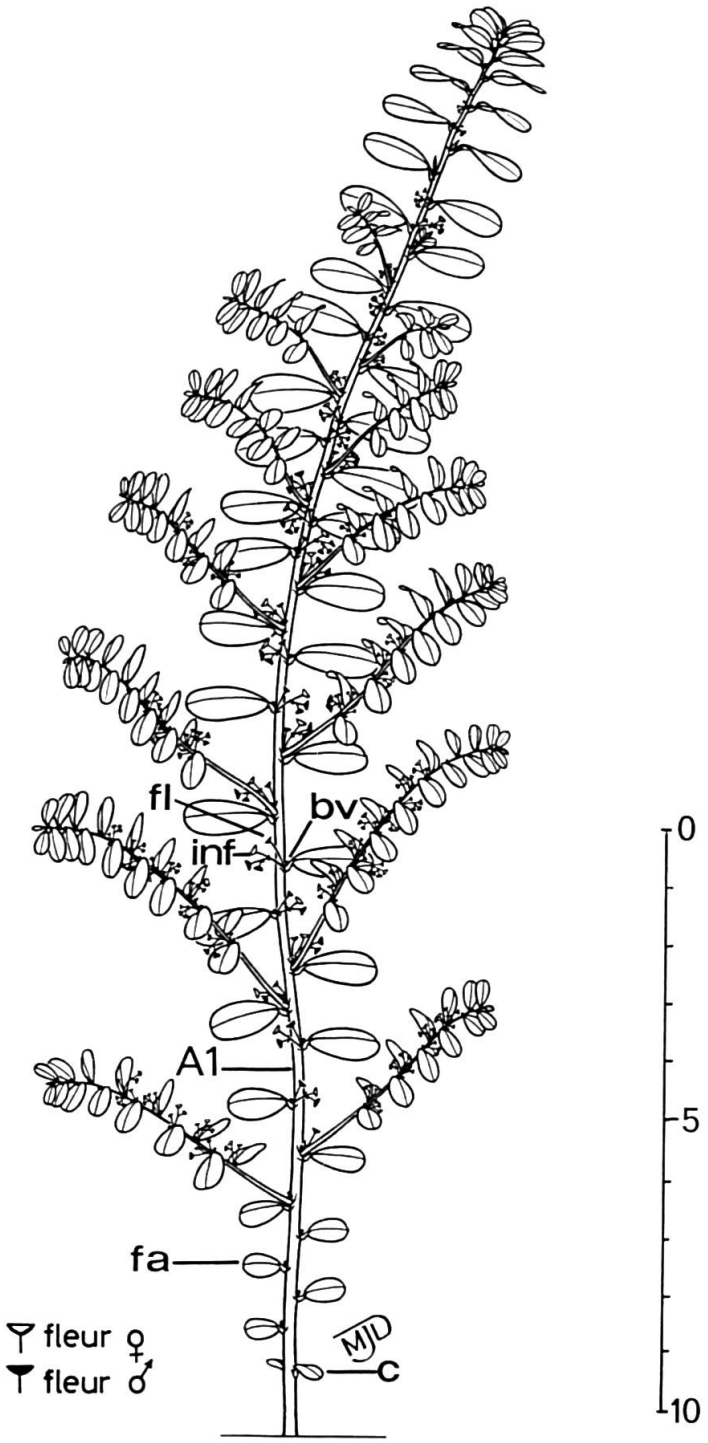


Fig. 20. – *Phyllanthus caroliniensis* subsp. *caroliniensis:*
Schéma d'ensemble de cette espèce dont l'axe principal passe très tôt à la construction plagiotrope. A_1, axe principal; *bv*, bourgeon végétatif; *c*, cotylédon; *fa*, feuille assimilatrice; *fl*, fleur mâle; *inf*, inflorescence hermaphrodite.

après quelques feuilles placées en phyllotaxie spiralée (1 à 5), passe très tôt à la phyllotaxie distique et prend alors une direction oblique. Les productions axillaires de cet axe sont très voisines de celles déjà notées chez les *Phyllanthus* composés uniquement d'axes orthotropes. Chaque aisselle est pourvue d'un seul bourgeon. Mais ce bourgeon est entièrement végétatif aux 6 à 10 premiers nœuds au-dessus des cotylédons, alors que, plus haut, il est en partie floral. On a, alors, un axillum avec, au centre, une fleur mâle flanquée, d'un côté, d'une inflorescence hermaphrodite en cyme unipare scorpioïde, de l'autre d'un bourgeon végétatif. On peut observer, chez cette espèce, commeœchez le *Ph. polygonoides,* des aisselles entièrement florifères ou bien le remplacement de l'inflorescence hermaphrodite par un deuxième bourgeon végétatif. Ce bourgeon, à certains niveaux, a un développement immédiat et donne une ramification plagiotrope, construite comme l'axe principal, tandis qu'à d'autres niveaux, il reste latent.

Donc, nous avons montré, avec peut-être un peu plus de précision que les autres auteurs, la très grande variabilité qui existe chez les divers organes de ces végétaux. En effet, cette variabilité ressort, en particulier de l'étude de la fleur et de ses différentes parties, du groupement des fleurs en inflorescences, des caractéristiques du fruit et de la graine, de l'ornementation des grains de pollen et de la construction de l'appareil végétatif. En outre, dans ce dernier cas, on a pu repérer un certain nombre de structures que l'on a enchaînées parfaitement les unes aux autres et que l'on peut considérer, par conséquent, comme jalonnant différentes étapes, placées sur divers phylums d'évolution de ce genre extrêmement polymorphe.

Au cours de cette évolution polyphylétique, on peut penser que les modifications déjà observées sur les rameaux plagiotropes sont dues à l'intervention de plusieurs phénomènes. Quant aux transformations subies par l'axe orthotrope principal, elles résultent aussi de plusieurs processus parmi lesquels on peut citer, en particulier, une différenciation de plus en plus importante du méristème terminal de cet axe.

7. Numérations chromosomiques

Un des derniers critères que nous envisagerons dans notre essai d'étude taxonomique du genre *Phyllanthus* est la cytologie. Soulignons, cependant, que les résultats obtenus dans ce domaine ont été, jusqu'à présent, très peu nombreux.

Examen des résultats des numérations chromosomiques effectuées dans le genre Phyllanthus (voir tableau 5)

Sous-genre Isocladus, section Isocladus

Le *Ph. polygonoides* a comme nombre de base $x = 8$ et est une espèce diploïde. Pour le *Ph. maderaspatensis,* malgré le comptage fait par Raghavan qui donne $2n = 52$, donc un nombre de base égal à 13, Webster pense que ce nombre est

Tableau 5. – Relevé de tous les comptages chromosomiques effectués dans le genre *Phyllanthus*. Ce tableau, qui suit la classification dressée par Webster, rassemble les données rapportées par Webster & Ellis (1962), Raman & Kesavan (1963), Chuang & al. (1963) et les comptages effectués à Orsay par S. Mangenot et par J. Roux (ces comptages, inédits, apparaissent en italique).

Taxon (h = herbacé, l = ligneux)	$2n$	Provenance	Comptage effectué par:
Ph. subgen. **Isocladus**			
sect. **Isocladus** (x = 8, 13)			
Ph. polygonoides Nutt ex Spr. *(h)* . . .	16	Texas	Johnston
	16	Austin, Texas; Nuevo León, Mexique	S. Mangenot
Ph. lacunarius F. Müller *(h)*	*26*	Morgan, Australie	S. Mangenot
Ph. maderaspatensis L. (h ou l)	52		Ganaki Ammal & Raghavan
	52	Almadies, Dakar	S. Mangenot
	26		Raman & Kesavan
sect. **Loxopodium** (x = ?7, 9, 13)			
Ph. caroliniensis Walter subsp. *caroliniensis (h)*	28(?)	Virginie	Perry
	18	Caracas, Vénézuela	S. Mangenot
Ph. caroliniensis Walter subsp. *guianensis* (Klotzsch) Webster *(h)* .	36	Martinique	Webster
Ph. filicaulis Bentham *(h)*.	*26*	Sydney, Australie	S. Mangenot
Ph. petraeus Chev. ex Beille *(l)*	*26*	Vallée de la Casamance, Sénégal	S. Mangenot
Ph. subgen. **Kirganelia** (x = 13)			
Ph. reticulatus Poiret *(l)*	26		Webster & Wilson
	26	Congo	S. Mangenot

Taxon (*h* = herbacé, *l* = ligneux)	2*n*	Provenance	Comptage effectué par:
Ph. tenellus Roxb. *(h)*	*26*	Gainesville, Floride; Antilles	S. Mangenot
Ph. capillaris Schum. & Thonn. *(l)*	*26*	Tiemclekro, Côte-d'Ivoire; chute de la Bouenza, Congo	S. Mangenot
Ph. floribundus Müller Arg. = *Ph. muelleranus* Exell *(l)*	*26*	Côte-d'Ivoire; Peni, Haute-Volta	S. Mangenot
Ph. muelleranus Exell, individu aberrant *(l)*	*52*	Côte-d'Ivoire	S. Mangenot
Ph. subgen. **Cicca**			
sect. **Cicca**((*x* = ?7, 13)			
Ph. distichus (L.) Müller Arg. = *Ph. acidus* (L.) Skeels *(l)*	26	Jamaïque	Webster
	28(?)		Thombre
	26	Sud Viêt-nam; Côte-d'Ivoire; Brésil	S. Mangenot
Ph. discoideus Müller Arg. *(l)*	*26*	2 populations de Côte-d'Ivoire	S. Mangenot
Ph. subgen. **Phyllanthus**			
sect. **Emblica** (*x* = ?7, 13)			
Ph. emblica L. *(l)*	28(?)	Virginie	Perry
	98		Raghavan
	98-104		Ganaki Ammal & Raghavan
	104	Sud Viêt-nam	S. Mangenot
sect. **Urinaria** (*x* = ?6 ou ?8, 7, 13)			
Ph. urinaria L. *(h)*	52	Jamaïque	Webster
	52		Raghavan & Arora
	14		Chuang
	52	Adiopodoumé, Côte-d'Ivoire	J. Roux

Taxon (*h* = herbacé, *l* = ligneux)	2*n*	Provenance	Comptage effectué par:
Ph. urinaria L. *(h)*	*48*	Barrage de la Bia, Côte-d'Ivoire; Cayenne; Antilles	S. Mangenot
sect. **Phyllanthus** (x = 6, 7, 9, 13)			
Ph. amarus Schum. & Thonn. *(h)* . . .	52	Jamaïque	Webster
	26	Côte-d'Ivoire; Vénézuela; Congo; Australie	S. Mangenot
Ph. niruri L. *(h)*	26		Raghavan
	26		Chuang
Ph. niruri L. subsp. *lathyroides (h)* . .	*36*	Mexique; Caracas, Vénézuela	S. Mangenot
Ph. niruri L., taxon à petites feuilles *(h)*.	*28*	Caracas, Vénézuela	S. Mangenot
Ph. niruri L., taxon à calices rouges *(h)*	*14*	Par le Jardin botanique de Montpellier (provenance inconnue)	S. Mangenot
Ph. pentaphyllus Wright ex Griseb. *(h)*	52	Floride	Webster
Ph. fraternus Webster *(h)*	*24*	Antilles	S. Mangenot
Ph. debilis Klein ex Willd. *(h)*	*24*	2 populations des Antilles	S. Mangenot
Ph. odontadenius Müller Arg. var. *braunii,* population polymorphe *(h)*	*12*	Abidjan, Côte-d'Ivoire	S. Mangenot
Ph. odontadenius Müller Arg. *(h)* . . .	*24*	Bouaflé, Côte-d'Ivoire; Cameroun	S. Mangenot
Ph. odontadenius Müller Arg. vel aff. *(h)*	*28*	D'une serre à Orsay	S. Mangenot
Ph. odontadenius Müller Arg. vel aff. *(h)*	*56*	Bouaké, Côte-d'Ivoire	S. Mangenot
Ph. niruroides Müller Arg. *(h)*	*26*	Adiopodoumé, Côte-d'Ivoire	J. Roux
Ph. sublanatus Schum. & Thonn. *(h)* .	*26*	2 populations de Côte-d'Ivoire (Man et Seguala)	S. Mangenot
Ph. spec. *(h)*	*72*	Environs de Brazzaville, Congo	S. Mangenot
Ph. subgen. **Conami**			
sect. **Conami** (x = ?6 ou ?15, 13)			
Ph. acuminatus Vahl *(l)*.	52	Porto-Rico	Webster

Taxon (*h* = herbacé, *l* = ligneux)	2*n*	Provenance	Comptage effectué par:
Ph. subglomeratus Poiret *(l)*	52	Guadeloupe	Webster
Ph. orbiculatus L. C. Rich. *(h)*	*30*	Village d'Iracoubo, Cayenne	S. Mangenot
Ph. spec. *(h)*	*30*	Brazzaville, Congo	S. Mangenot
sect. **Eriococcus**			
Ph. pulcher Wall. ex Müller Arg. *(l)*	c. 78	Trinité	Webster
Ph. subgen. **Botryanthus**			
sect. **Botryanthus** (x = 13)			
Ph. nutans Sw. subsp. *nutans (l)*	52	Jamaïque	Webster
Ph. subgen. **Xylophylla**			
sect. **Asterandra** (x = ?13)			
Ph. juglandifolius Willd. subsp. *juglandifolius (l)*	c. 156	Porto-Rico	Webster
	c. 100	Amérique du Sud, par le Jardin botanique de Vacratót, Hongrie	S. Mangenot
sect. **Epistylium** (x = 13)			
Ph. axillaris Sw. *(l)*	52	Jamaïque	Webster
sect. **Hemiphyllanthus** (x = 13)			
Ph. mimosoides Sw. *(l)*	52	Guadeloupe	Webster
	52	Guadeloupe	S. Mangenot
Ph. ovatus Poiret *(l)*	52	Martinique	Webster
Ph. angustifolius Sw. *(l)*	*c. 96*	Vénézuela	S. Mangenot
	c. 88	Vénézuela	S. Mangenot
	c. 80	Vénézuela	S. Mangenot

8 comme dans l'espèce précédente et que le *Ph. maderaspatensis* pourrait être un hexaploïde avec $2n = 48$. Il fonde son opinion sur ce qui a été observé chez le *Ph. polygonoides* où il y a une paire de chromosomes à gros satellites et ces derniers, à certaines étapes de la mitose, peuvent être confondus avec de petits chromosomes. L'erreur de Raghavan pourrait être expliquée par la présence de satellites comparables chez le *Ph. maderaspatensis* et, pour Webster, ce comptage devrait être vérifié. C'est ce qui a été fait par Raman & Kesavan (1963) et par S. Mangenot, qui ont trouvé respectivement $2n = 26$ et $2n = 52$. Donc, cette espèce paraît bien avoir $x = 13$ comme nombre de base et elle est diploïde ou tétraploïde.

Dans cette même section, le *Ph. lacunarius* a aussi comme nombre de base $x = 13$.

Sous-genre Isocladus, section Loxopodium

Chez le *Ph. caroliniensis,* Webster met en doute le nombre donné par Perry $2n = 28$ pour la sous-espèce *caroliniensis* car lui-même obtient $2n = 36$ pour la sous-espèce *guianensis,* donc un nombre de base égal à 9. Le comptage de Perry semble bien être faux puisque S. Mangenot a trouvé pour la même sous-espèce $2n = 18$. Par la suite, chez le *Ph. caroliniensis,* le nombre de base serait $x = 9$, la sous-espèce *caroliniensis* serait diploïde et la sous-espèce *guianensis,* tétraploïde.

Soulignons que dans cette même section se trouvent d'autres *Phyllanthus* dont le nombre de base est $x = 13$.

Sous-genres Kirganelia et Cicca

Dans ces sous-genres, les espèces dont l'étude caryologique a été faite ont toutes comme nombre de base $x = 13$ et la grande majorité d'entre elles sont diploïdes. Un seul individu de *Ph. muelleranus* a été trouvé tétraploïde par S. Mangenot. Quant au comptage fait par Thombre sur le *Ph. acidus,* il paraît refléter la même erreur que celui de Perry sur le *Ph. caroliniensis,* sous-espèce *caroliniensis.*

Sous-genre Phyllanthus, section Emblica

Dans cette section, la seule espèce comptée est le *Ph. emblica:* Perry trouve un nombre de base égal à 7 comme pour le *Ph. caroliniensis.* Mais il y a encore, peut-être, erreur puisque d'après deux autres comptages effectués par Raghavan et S. Mangenot, le nombre de base est $x = 13$ et l'espèce octoploïde.

Sous-genre Phyllanthus, section Urinaria

Le nombre de base paraît ici varier à l'intérieur de l'espèce *Ph. urinaria.* En effet, Webster, Raghavan & Arora, Roux ont trouvé $2n = 52$, donc, semble-t-il, un nombre de base $x = 13$ et l'espèce serait tétraploïde.

Sur des individus de 4 provenances différentes, S. Mangenot a obtenu $2n = 48$, c'est-à-dire, soit un nombre de base $x = 6$ et l'espèce serait octoploïde, soit un nombre de base $x = 8$ et l'espèce serait hexaploïde. Enfin, pour Chuang, $2n = 14$ ce qui donne un nombre de base $x = 7$ et l'espèce est diploïde.

Sous-genre Phyllanthus, section Phyllanthus

Cette section étant la plus riche, on comprend qu'elle renferme un grand nombre d'espèces dont les garnitures chromosomiques sont connues. De leur examen, il ressort que les nombres de base varient, non seulement entre les espèces, mais aussi à l'intérieur de certaines d'entre elles.

- Nombre de base égal à 13: ce nombre de base a été noté chez quatre espèces différentes; c'est ainsi que les *Ph. niruroides* et *"niruri"* ($2n = 26$) seraient diploïdes et le *Ph. pentaphyllus* ($2n = 52$) tétraploïdes. Quant au *Ph. amarus* ($2n = 26$ et $2n = 52$) il pourrait être soit diploïde, soit tétraploïde.

- Nombre de base égal à 9: on a rencontré dans deux cas $x = 9$, respectivement chez le *Ph. niruri* subsp. *lathyroides* ($2n = 36$) qui serait tétraploïde et chez une espèce non encore déterminée des environs de Brazzaville ($2n = 72$) qui serait par conséquent octoploïde.

- Nombre de base égal à 7: ce nombre de base existerait au niveau diploïde ($2n = 14$) chez le taxon de *Ph. niruri* à calices rouges, au niveau tétraploïde ($2n = 28$) chez le taxon à petites feuilles appartenant à cette même espèce ainsi que chez un pied du *Ph. odontadenius* issu, dans une serre d'Orsay, d'une population de *Ph. odontadenius* originaire de Bouaké; $x = 7$ a été trouvé enfin, au niveau octoploïde ($2n = 56$), chez cette dernière population.

- Nombre de base égal à 6: il faut mentionner aussi qu'on a constaté dans la section *Phyllanthus* un nombre de base $x = 6$; le *Ph. odontadenius* var. *braunii* en provenance d'Abidjan ($2n = 12$) serait diploïde, un autre taxon de la même espèce ($2n = 24$) et de deux origines différentes (Bouaflé, Côte-d'Ivoire; Cameroun) serait tétraploïde de même que deux autres *Phyllanthus:* le *Ph. fraternus* et le *Ph. debilis* ($2n = 24$).

Sous-genre Conami

Dans ce sous-genre, d'après Webster, le nombre de base est $x = 13$ chez les *Ph. acuminatus* Vahl et *subglomeratus* Poir. qui sont tétraploïdes et chez le *Ph. pulcher* Wall. ex Müller Arg. qui est considéré comme hexaploïde. Mais, dans ce même groupe, S. Mangenot a obtenu $2n = 30$ pour le *Ph. orbiculatus,* c'est-à-dire un nombre de base $x = 15$ et l'espèce serait diploïde ou $x = 6$ et l'espèce serait pentaploïde.

Sous-genres Botryanthus et Xylophylla

Les comptages sûrs, faits par Webster ou par S. Mangenot, donnent comme nombre de base $x = 13$ et les espèces sont tétraploïdes. Quant aux comptages qui ne sont qu'approximatifs, ils indiquent seulement que ces espèces sont polyploïdes.

Enseignements que l'on peut tirer des données chromosomiques

De nos résultats conjugués avec ceux des autres auteurs, il ressort que 13 est le nombre de base le plus fréquent dans le genre *Phyllanthus.* Webster, ayant trouvé ce nombre chez d'autres genres de Phyllanthinées *(Fluggea, Breynia* et *Margaritaria),* en fait le nombre de base normal non seulement du genre *Phyllanthus* mais aussi de la sous-tribu en question. Cet auteur, s'appuyant sur le fait que Mangenot & Mangenot (1958) aient reconnu le nombre de base 13 dans plusieurs sous-tribus des Phyllanthées ainsi que dans la tribu des Brideliées, conclut que ce nombre est très répandu aussi dans la sous-famille des Phyllanthoïdées.

Quand ce nombre est inférieur à 13, il en déduit qu'il s'agit de groupes primitifs. C'est ainsi qu'il explique les nombres de base égaux à 8 dans la section *Isocladus* et à 9 dans la section *Loxopodium* qui appartiennent, selon lui, au sous-genre le plus primitif des *Phyllanthus.* Cependant, il s'aperçoit que son point de vue ne s'accorde pas avec les résultats observés par certains auteurs sur d'autres taxons peu évolués. En effet, Reese (1957) a observé $n = 12$ chez les *Andrachne* et Mangenot & Mangenot (1957) ont trouvé $n = 20$ pour *Drypetes.*

A notre avis, l'opinion de Webster n'est pas exacte puisque, tout au moins pour les sections *Isocladus* et *Loxopodium,* le nombre de base 13 a été avancé par d'autres auteurs.

Webster pense aussi que, dans la sous-tribu des Phyllanthinées, les taxons morphologiquement peu évolués sont diploïdes. Ce point devvue repose sur le fait que *Fluggea* et *Margaritaria,* genres moins spécialisés que *Breynia,* sont diploïdes tandis que ce dernier est tétraploïde. Il en déduit que le haut degré de "ploïdie" s'accompagne souvent d'une construction morphologique évoluée. Cependant, il reconnaît lui-même que la polyploïdie n'est pas toujours liée à une spécialisation morphologique avancée. Il donne comme exemple le *Ph. juglandifolius* qui, bien que possédant un nombre élevé de chromosomes, est une des plantes dont la structure morphologique est la moins avancée dans le sous-genre *Xylophylla.*

Webster, d'après les nombres chromosomiques connus dans le genre *Phyllanthus,* remarque qu'à l'intérieur de celui-ci, mis à part le sous-genre *Isocladus,* les groupes les plus primitifs sont ligneux et diploïdes (sous-genres *Cicca* et *Kirganelia*) alors qu'au contraire les espèces herbacées sont tétraploïdes (section *Phyllanthus*). Ce résultat l'amène à critiquer l'opinion émise par Perry pour qui les espèces ligneuses sont dérivées des espèces annuelles.

Cependant, les comptages réalisés à Orsay nous permettent de constater que les espèces dont nous disposions, aussi bien herbacées que ligneuses, peuvent être diploïdes.

Pour lever toutes ces indéterminations et avoir une claire vision de l'évolution du caryotype chez les Phyllanthoïdées, nous pensons, comme Webster, qu'il serait nécessaire d'étudier les numérations chromosomiques d'autres genres dans les

sous-tribus non encore analysées sous ce rapport. Nous pensons aussi qu'il faudrait pousser plus loin l'étude caryologique à l'intérieur du genre *Phyllanthus* lui-même.

Conclusions sur les nombres chromosomiques

L'ensemble des résultats inscrits dans le tableau 5 met en lumière une variabilité énorme dans la garniture chromosomique des *Phyllanthus.* Nous avons déjà indiqué que si le nombre de base 13 est le plus fréquent dans ce genre, il n'est pas le seul. En effet, les comptages chromosomiques effectués peuvent être rapportés à d'autres nombres de base: 6, 7?, 8, 9, 15?.

Ce polymorphisme des nombres chromosomiques n'existe pas seulement à l'intérieur d'un même sous-genre ou d'une même section mais on le rencontre aussi parmi les taxons faisant partie d'une même espèce ou de ce que l'on considère pour le moment comme tel. C'est ce qui a été observé, par exemple, chez le *Ph. urinaria* L., chez le *Ph. niruri* L. et chez le *Ph. odontadenius* Müller Arg.

En conséquence, on ne peut pas se baser seulement sur les nombres chromosomiques pour différencier les sous-genres et les sections comme a essayé de le faire Webster, tout en ayant beaucoup de mal avec l'espèce *Ph. maderaspatensis.* Les nombres chromosomiques peuvent permettre seulement de séparer, par exemple, différentes unités à l'intérieur d'une même espèce, comme nous l'avons fait pour le *Ph. odontadenius* Müller Arg.

On peut avancer diverses hypothèses pour expliquer, du moins en partie, cette variabilité.

On peut, d'abord, faire appel à l'apomixie. Ce phénomène, s'il existait, permettrait d'expliquer, en particulier, la grande homogénéité de comportement que nous avons observée chez de jeunes individus issus de graines de certaines espèces. Il rendrait compte aussi des méioses anormales que révèle l'étude du pollen de certains *Phyllanthus,* en particulier celui non encore déterminé à $2n = 72$, provenant des environs de Brazzaville. Pour savoir si, réellement, certains de ces végétaux peuvent se reproduire de cette façon, nous avons entrepris l'analyse cytologique du phénomène de fécondation notamment chez les divers taxons du *Ph. odontadenius* que nous possédons.

Cette grande diversité dans les nombres chromosomiques peut, peut-être, résulter aussi d'une situation à déterminisme relativement plus énigmatique, telle que celle décrite par Winge (1940) chez l'*Erophila verna* (L.) Chevall. Ici, l'homogénéité dans la descendance n'est pas due à une reproduction apomictique puisque l'auteur prouve qu'elle est, au contraire, le résultat de processus d'autogamie. Il a réalisé aussi des hybridations entre des individus de populations ayant le même nombre de chromosomes mais de provenances diverses et de même entre des individus de populations ayant des nombres de chromosomes différents. Pour être bien sûr d'éliminer toute autofécondation, il a enlevé très tôt les ébauches d'organes mâles contenues dans le bouton floral. Dans le deuxième cas, en croisant, par exemple, $(n = 32) \times (n = 15)$, il a obtenu une descendance montrant des nombres chromosomiques très divers qui n'étaient d'ailleurs pas ceux des parents et qui se sont conservés ainsi pendant un certain nombre de générations (au moins jusqu'à la F_9).

On peut aussi, à ce sujet, rapporter les observations suivantes faites chez l'espèce *Ph. odontadenius.* Le taxon à $2n = 12$ (Abidjan, Côte-d'Ivoire) est, parmi les

Phyllanthus étudiés, celui qui compte le plus petit nombre de chromosomes et c'est pourtant celui qui, chez l'espèce *Ph. odontadenius* au sens large, présente la descendance la plus polymorphe. En effet, parmi les individus issus de graines récoltées sur ce taxon, on a pu déjà déceler deux autres taxons, à même nombre de chromosomes que le taxon parental, mais différant de celui-ci, soit par la concentration en pigments anthocyaniques, soit par la longueur des entre-nœuds et des rameaux plagiotropes (voir tableau 4). A l'inverse, le taxon à $2n = 56$ (Bouaké, Côte-d'Ivoire), remarquable par l'homogénéité de sa descendance, possède, dans cette même espèce, le plus grand nombre de chromosomes.

Ces constatations nous amènent à émettre une troisième hypothèse. La similitude de comportement des échantillons de la population à $2n = 56$ pourrait résulter d'une reproduction par apomixie, alors qu'au contraire la plus grande diversité notée dans le taxon à $2n = 12$ nous ferait pencher vers une reproduction "plus sexuée". S'il en est ainsi, on aurait quelque chose de comparable à ce qui a été décrit chez le *Panicum maximum* par Combes & Pernes (1970). En effet, chez ces végétaux, toutes les plantes polyploïdes sont, en général, apomictiques. Par contre, des individus diploïdes, récoltés en Afrique intertropicale de l'Est, centre présumé de différenciation de cette espèce, présentent une reproduction sexuée.

8. Autres critères utilisables pour la détermination des espèces

Pour établir une classification la plus rationnelle possible du genre *Phyllanthus*, il faudrait se baser non seulement sur les critères analysés dans cet article, mais aussi sur d'autres qui ont été déjà utilisés par certains auteurs ou qui n'ont pas encore été exploités mais qui mériteraient de l'être.

L'anatomie

Webster indique que la famille des Euphorbiacées a été une des premières où l'on s'est servi de l'anatomie dans la classification et il souligne le grand rôle joué, dans la systématique de cette famille, par les études histologiques. Ainsi, Pax (1884) a été le premier auteur à employer, chez les Euphorbiacées, des critères anatomiques pour tester la validité des divisions taxonomiques proposées par Müller, Baillon et Bentham. Après lui, la connaissance de l'anatomie de cette famille a été grandement élargie par l'école de Munich et principalement par Froembling (1896) et Rothdauscher (1896) qui ont analysé de façon approfondie, l'un, la sous-tribu müllérienne des "Euphyllanthées", l'autre le reste des subdivisions

de la tribu des Phyllanthées. Ensuite, comparativement, au cours des années suivantes, les Phyllanthées ont donné lieu à très peu d'études anatomiques précises. En effet, Gaucher (1902) et Dehay (1935) se sont intéressé tous deux, sous ce rapport, à l'ensemble des Euphorbiacées. Plus récemment, Metcalfe & Chalk (1950), dans leur "Anatomie des Dicotylédones", ont tenté de recueillir aussi, dans la totalité de cette famille, les renseignements obtenus à ce sujet.

Toutefois, Webster considère que, chez les Euphorbiacées, malgré le grand nombre d'informations anatomiques acquises, aucun essai de synthèse constructive n'a été entrepris entre ces résultats et ceux fournis dans d'autres secteurs tels que par exemple la morphologie et la cytologie. Pourtant, d'après lui, pour arriver à une classification correcte de cette famille si large et si diversifiée, il faudrait faire un tel effort d'assimilation. Aussi a-t-il pensé que son étude morphologique de l'appareil végétatif et floral des *Phyllanthus* serait plus efficace s'il y adjoignait une analyse anatomique précise des différents organes de ces végétaux. Dans ce but, il a résumé les données histologiques connues jusqu'à ce jour et les a complétées à l'aide de ses observations personnelles, réalisées uniquement sur les espèces des "West Indies" et portant sur les diverses parties des tiges, des feuilles et des fleurs.

Quel que soit l'intérêt du travail fourni par Webster, il nous semble que, pour faire vraiment œuvre utile dans ce domaine, il faudrait tenir compte davantage de l'ensemble des faits morphogénétiques connus jusqu'à présent, ce qui aboutirait en quelque sorte à la réalisation d'une anatomie dynamique. En outre, cette anatomie devrait porter sur un nombre d'espèces plus important que celles des "West Indies". Enfin, il faudrait se préoccuper aussi, à notre avis, des conditions écologiques dans lesquelles les plantes se sont développées.

Nous ne nous sommes pas attelée à une telle tâche. Notre seul apport, dans ce domaine, a consisté à analyser la structure anatomique des rameaux plagiotropes du *Ph. aeneus* qui fera l'objet d'un de nos prochains articles.

Caractères biochimiques

Pour tenter de diviser le genre *Phyllanthus* en sections moins artificielles, on pourrait aussi s'appuyer sur la biochimie de ces végétaux. Cette étude qui pourrait être intéressante, aussi bien d'un point de vue théorique qu'appliqué, n'a pour ainsi dire pas encore été entreprise. A notre connaissance, seuls Parello & Munavalli (1965) ont mis en évidence la présence d'alcaloïdes chez le *Ph. discoides.* On peut, cependant, penser que ces critères biochimiques seraient tout aussi bons que ceux déjà cités pour baser une classification puisque de nombreux auteurs ont signalé que plusieurs espèces de *Phyllanthus* sont dotées de propriétés particulières.

Ainsi, d'après Baillon (1891), le *Ph. brasiliensis* Poiret sert à empoisonner les rivières, le *Ph. retusus* Roxb., le *Ph. oblongifolius* Dennst. et le *Ph. squamifolius* Spr. contiendraient des substances astringentes. Quant au *Ph. niruri* L. et au *Ph. urinaria* L., ils auraient un pouvoir diurétique et antisyphilitique.

De même, Pax & Hoffmann (1931) signalent que d'autres espèces de *Phyllanthus* sont utilisées, dans leur pays d'origine, pour des thérapeutiques variées: par exemple, les feuilles et les racines du *Ph. distichus* Müller Arg., les fruits séchés du *Ph. emblica* L. et les feuilles du *Ph. maderaspatensis* L.

9. Conclusion générale

Dans ce travail, ayant pour but d'apporter une contribution à l'étude taxonomique du genre *Phyllanthus,* nous avons essayé de synthétiser les résultats déjà obtenus, dans différents secteurs, par les auteurs précédents et, en particulier, par Webster. A cela, nous avons joint nos observations personnelles effectuées dans les domaines les plus variés.

La conclusion à laquelle l'on peut arriver, au moins en l'état actuel des choses, est assez peu prometteuse en ce qui concerne une classification générale du genre *Phyllanthus* et portant sur l'ensemble des caractères.

Nous avons vu, précédemment, qu'à partir du polymorphisme des structures végétatives rencontrées dans le genre *Phyllanthus,* on pouvait envisager plusieurs phylums d'évolution portant sur des critères morphologiques de l'appareil végétatif. Il est plus difficile d'entrevoir des lignes évolutives en se basant sur les caractéristiques très variables des pièces florales.

Connaissant ces faits, on est tenté de les confronter entre eux d'une part, et avec les données acquises dans les autres secteurs, d'autre part. Il apparaît que certains caractères ou certains groupes de caractères ont, au moins à un certain moment, évolué indépendamment. On peut trouver des caractéristiques communes pour classer ensemble un groupe de plantes, mais il paraît impossible de découvrir des critères stables et bien délimités pour chacun des groupes de *Phyllanthus*

Cependant, l'appréciation de l'évolution des divers caractères peut nous amener à déduire l'existence de liens de parenté vraisemblables entre certaines espèces ou groupes d'espèces. Ces indications pourraient permettre de fournir un fil conducteur pour entreprendre des investigations de caractère génétique qui pourraient aider à comprendre le déterminisme du polymorphisme de ces végétaux.

Remerciements

Cette étude constitue la deuxième partie de la thèse de Doctorat d'Etat soutenue le 22 mai 1969 à la Faculté des sciences d'Orsay.

J'adresse mes plus vifs remerciements à Monsieur le professeur Nozeran pour ses multiples conseils. Il m'est agréable aussi de remercier M. et Mme Mangenot, M. Pons et M. Reille pour l'aide efficace qu'ils m'ont prodiguée au cours de la réalisation de certaines portions de cet article. Je tiens à souligner que je dois le contrôle de toutes les déterminations des *Phyllanthus* à la gentillesse de M. Webster.

Je suis très reconnaissante enfin à tous ceux qui ont été pour moi d'actifs pourvoyeurs de graines, en particulier MM. H. Phùng-Trung-Ngân, Trân-Van-Nao, F. Hallé, Degras, Schmidt et Garnier.

BIBLIOGRAPHIE

Alain, H. (1954) *Flora de Cuba,* vol. 3. (502 p.) Museo de Historia Natural del Colegio de la Salle, La Habana.

Aubréville, A. (1936) [p. 56-57 in:] *La flore forestière de la Côte-d'Ivoire,* vol. 2. Larose, Paris.

Baillon, H. E. (1858) *Etude générale du groupe des Euphorbiacées.* (684 p.) Masson, Paris.

– (1891) [p. 561-562 in:] *Dictionnaire de botanique,* vol. 3. Hachette, Paris.

Bentham, G. (1878) Notes on Euphorbiaceae. *J. Linn. Soc., Bot.* 17: 185-267.

– & J. D. Hooker (1880) *Genera Plantarum,* vol. 3, fasc. 1. (459+vii p.) Reeve, London.

Bronckers, F. (1963) Variations polliniques dans une série d'autoploïdes artificiels d'Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. *Pollen & Spores* 5: 233-238.

Chuang, T. I., C. Y. Chao, W. W. L. Hu & S. C. Kwan (1963) Chromosome numbers of the vascular plants of Taïwan I. *Taiwania* 1: 51-56.

Combes, D. & J. Pernes (1970) Variations dans les nombres chromosomiques de Panicum maximum Jacq. en relation avec le mode de reproduction. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 270: 782-785.

Croizat, L. (1943) Notes on American Euphorbiaceae, with descriptions of eleven new species. *J. Wash. Acad. Sci.* 33: 11-20.

– (1944) Three new Amazonian species of Phyllanthus L. *Trop. Woods* 78: 5-9.

Dehay, C. (1935) L'appareil libéro-ligneux foliaire des Euphorbiacées. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 10, 17: 147-290.

Dingler, H. (1885) *Die Flachsprosse der Phanerogamen. Vergleichend morphologisch-anatomische Studien. Erstes Heft: Phyllanthus sect. Xylophylla.* (iv+153 p.) Ackermann, München.

Eichler, A. W. (1875) *Blüthendiagramme,* vol. 1. (viii+348 p.) Engelmann, Leipzig.

Erdtman, G. (1952) *Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms.* (xii+539 p.) Almqvist & Wiksells, Uppsala.

Faegri, K. & J. Iversen (1950) *Text-book of modern pollen analysis.* (168 p.) Munksgaard, Copenhagen.

Fernald, M. L. (1950) *Gray's manual of Botany (eighth edition).* (lxiv+1632 p.) American Book Co., New York.

Froembling, W. (1896) Anatomisch-systematische Untersuchung von Blatt und Axe der Crotoneen und Euphyllantheen. *Bot. Centralbl.* 65: 129-139, 177-192, 241-249, 289-297, 321-329, 369-378, 403-411, 433-442.

Gaucher, L. (1902) Recherches anatomiques sur les Euphorbiacées. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 15: 161-309.

Gray, A. (1879) *The botanical text-book. Part I. Structural botany,* ed. 6. (xii+432 p.) American Book Co., New York.

Grisebach, A. H. R. (1859) [p. 1-96 in:] *Flora of the British West Indian Islands.* Reeve, London.

– (1860) Plantae Wrightianae, e Cuba orientali. I. *Mem. Amer. Acad. Arts* 8: 153-192.

– (1865) Diagnosen neuer Euphorbiaceen aus Cuba. *Nachr. Königl. Ges. Wiss. Georg-August-Univ.* 7: 162-181.

Hanf, M. (1935) Vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Morphologie und Anatomie der Griffel und Griffeläste. *Beih. Bot. Centralbl.* sect. A, 54: 99-141.

Hooker, J. D. (1887) [p. 285-305 in:] *The flora of British India,* vol. 5. Reeve, London.

Jussieu, A. de (1924) *De Euphorbiacearum generibus medicisque earundem viribus tentamen.* (118 p.) Didot, Paris.

Köhler, E. (1967) Über Beziehungen zwischen Pollenmorphologie und Polyploidiestufen im Verwandtschaftsbereich der Gattung Phyllanthus (Euphorbiaceae). *Feddes Repert.* 74: 159-165.

Leandri, J. (1936, 1938, 1939) Contribution à l'étude des Euphorbiacées de Madagascar. *Notul. Syst.* 4: 11-35; 6: 185-199; 7: 168-197.

– (1958) 111e Famille. – Euphorbiacées. Tome I. In H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores (plantes vasculaires).* (209 p.) Didot, Paris.

Linnaeus, C. (1737) *Genera plantarum.* (384 p.) Wishoff, Leyden.

Mangenot, S. & G. Mangenot (1957) Nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones et Monocotylédones d'Afrique occidentale. *Bull. Jard. Bot. Etat* 27: 639-654.

– & G. Mangenot (1958) Deuxième liste de nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones et Monocotylédones d'Afrique occidentale. *Bull. Jard. Bot. Etat* 28: 315-329.

Maurizio, A. (1956) Pollengestaltung bei einigen polyploiden Kulturpflanzen. *Grana Palynol.* 2: 59-69.

Metcalfe, C. R. & L. Chalk (1950) *Anatomy of the Dicotyledons.* (lxiv+1500 p.) Clarendon Press, Oxford.

Michaëlis, P. (1924) Blütenmorphologische Untersuchungen an den Euphorbiaceen. *Bot. Abh.* 3: 1-150.

Motte, J. (1946) Une nouvelle interprétation du diagramme des Crucifères. *Recueil Trav. Lab. Bot. Fac. Sci. Univ. Montpellier, Sér. Bot.* 2: 10-14.

Müller, J. (1863) Euphorbiaceae. Vorläufige Mitteilungen aus dem für De Candolle's Prodromus bestimmten Manuscript über diese Familie. *Linnaea* 32: 1-26.

– (1865) Über Glochidion (Forst.). *Flora* 48: 369-380, 385-391.

– (1866) Ordo CLXXVIII. Euphorbiaceae [excl. Euphorbieae]. In A. de Candolle, *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 15/2: 189-1286. Masson, Paris.

Nozeran, R. (1955) *Contribution à l'étude de quelques structures florales (Essai de morphologie florale comparée).* (224 p.) Masson, Paris.

Parello, J. & S. Munavalli (1965) Phyllantine et phyllantidine, alcaloïdes du Phyllantus discoïdes Muell. Arg. (Euphorbiacées). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 260: 337-340.

Pax, F. (1884) Die Anatomie der Euphorbiaceen in ihrer Beziehung zum System derselben. *Bot. Jahrb. Syst.* 5: 384-421.

– (1890) Euphorbiaceae. In A. Engler & K. Prantl, *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* 3/5: 1-119. Engelmann, Leipzig.

– & K. Hoffmann (1931) Euphorbiaceae. In A. Engler & K. Prantl, *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* ed. 2, 19c: 11-233. Engelmann, Leipzig.

Pons, A. (1963) *Contribution palynologique à l'étude de la flore et de la végétation pliocène de la région rhodanienne.* (Thèse) Masson, Paris.

Punt, W. (1967) Pollen morphology of the genus Phyllanthus (Euphorbiaceae). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 3: 141-150.

Raman, V. S. & P. C. Kesavan (1963) Chromosome numbers of a few horticultural plants. *Sci. & Cult.* 29: 609-610.

Reese, G. (1967) Über die Polyploidiespektren in der nordsaharischen Wüstenflora. *Flora* 144: 598-634.

Robinson, C. B. (1909) Philippine Phyllanthinae. *Philipp. J. Sci.* 4: 71-105.

Rothdauscher, H. (1896) Ueber die anatomischen Verhältnisse von Blatt und Axe der Phyllantheen (mit Ausschluss der Euphyllantheen). *Bot. Centralbl.* 68: 65-79, 97-108, 129-136, 161-169, 193-203, 248-253, 280-285, 305-315, 338-346, 385-393.

Roux, J. (1968) Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes; le concept de rameau plagiotrope. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 12, 9: 111-244.

Webster, G. L. (1956, 1967, 1958) A monographic study of the West Indian species of Phyllanthus. *J. Arnold Arbor.* 37: 91-122, 217-268, 340-359; 38: 51-80, 170-198, 295-373; 39: 49-100, 111-212.

– & J. R. Ellis (1962) Cytotaxonomic studies in the Euphorbiaceae subtribe Phyllanthinae. *Amer. J. Bot.* 49: 14-18.

Winge, Ö. (1940) Taxonomic and evolutionary studies in Erophila based on cytogenetic investigations. *Compt. Rend. Trav. Carlsberg Lab. Sér. Physiol.* 23: 41-73.

Wodehouse, R. P. (1933) Preparation of pollen for microscopic demonstration. *Bull. Torrey Bot. Club* 60: 417-421.

Adresse de l'auteur: Laboratoire de morphologie végétale expérimentale, Faculté des sciences, F-91 Orsay.

INDEX

Andrachne 16, 24, 72
Asterandra cornifolia 12
Astrocasia 16

Breynia 38, 62, 72
– patens 62

Casearia 43
Celtis 41
Croton 35

Drypetes 15, 72

Emblica officinalis 12, 62
Eriococcus gracilis 12
Erophila verna 73
Euphorbia 17

Fagus 41
Fluggea 34, 38, 72

Glochidion 10

Margaritaria 38, 72

Orbicularia phyllanthoides 12

Panicum maximum 74
Phyllanthus 9-17, 20, 24-31, 33-35, 37, 38, 40-43, 45, 47, 50, 54-59, 62, 65, 66, 70-76
– sect. Anisonema 12, 25, 28
– sect. Apolepis 12
– sect. Aporosella 12
– sect. Asterandra 12, 42, 69
– subgen. Botryanthus 11, 12, 69, 71
– sect. Botryanthus 69
– sect. Callitrichoides 12, 29, 34
– sect. Choretropsis 59
– subgen. Cicca 11, 12, 67, 70, 72
– sect. Cicca 12, 13, 67
– sect. Ciccopsis 12
– subgen. Conami 11, 12, 68, 71
– sect. Conami 68
– spec. Croton 16
Phyllanthus sect. Cyclanthera 12, 24, 29, 34
– sect. Elutanthos 12, 29, 41
– sect. Emblica 12, 67, 70
– sect. Epistylium 12, 32, 69
– subgen. Eriococcus 11, 12
– sect. Eriococcus 12, 34, 69
– sect. Floribundi 12
– sect. Glyptothamnus 12
– sect. Hemiphyllanthus 12, 42, 69
– subgen. Isocladus 11, 12, 65, 66, 70, 72
– sect. Isocladus 65, 66, 72
– subgen. Kirganelia 11, 12, 31, 66, 70, 72
– sect. Loxopodium 12, 29, 34, 40, 66, 70, 72
– sect. Macraea 34, 40
– sect. Microglochidion 35
– sect. Nothoclema 12, 34, 42
– sect. Omphacodes 12
– sect. Orbicularia 12, 29
– sect. Paraphyllanthus 29, 34, 40
– subgen. Phyllanthus 11, 12, 67, 70, 71
– sect. Phyllanthus 12, 30, 34, 40, 41, 42, 68, 71, 72
– sect. Thamnocharis 12
– sect. Urinaria 12, 34, 67, 70
– sect. Williamia 12, 20
– subgen. Xylophylla 11, 12, 33, 69, 72
– sect. Xylophylla 12, 42
– abditus 24
– abnormis 41
– acidus 12, 13, 16, 25, 31, 42, 67, 70
– acuminatus 12, 42, 68, 71
– aeneus 57, 58, 75
– amarus 13-15, 17, 18, 25, 30, 36, 42, 53-55, 68, 71
– angustifolius 25, 30, 32, 59, 60, 62, 69
– arbuscula 59
– axillaris 12, 69
– berteroanus 24
– brasiliensis 75
– buxifolius 25
– calycinus 40, 45
– capillaris 14, 19, 20, 24, 27, 30, 67
– carnosulus 12
– caroliniensis 12, 30, 36, 40, 62, 64, 66, 70
– cauliflorus 42
– chacoënsis 12
– choretroides 59
– chryseus 12
– cinctus 12
– cornutus 14, 30, 36
– cyclanthera 23, 24
– debilis 30, 36, 47, 50, 51, 68, 71

Phyllanthus dimorphus 24
– discoideus 31, 45, 47, 57, 67, 75
– distichus 32, 67, 75
– x elongatus 20, 21, 24, 27, 28, 30, 59, 61
– elsiae 15, 30, 31
– emblica 15, 31, 32, 42, 62, 63, 67, 70, 75
– epiphyllanthus 12, 59
– filicaulis 19, 20, 24, 27, 28, 32, 36, 62, 66
– floribundus 12, 67
– fraternus 30, 32, 36, 68, 71
– glaucescens 12
– grandifolius 29, 41
– gunnii 32, 47
– juglandifolius 15, 23, 24, 28, 32, 36, 42, 69, 72
– lacunarius 32, 36, 45, 46, 66, 70
– lathyroides 22
– lindenianus 12, 24
– maderaspatensis 35, 40, 45, 65, 66, 70, 73, 75
– mimosoides 15, 23, 25-28, 32, 39, 56, 57, 62, 69
– muelleranus 31, 33, 67, 70
– niruri 12-16, 22, 24, 25, 28, 30, 33, 37, 47, 50, 51, 68, 71, 73, 75
– niruroides 22, 24, 27, 28, 30, 32, 36, 52, 54, 68, 71
– nutans 69
– oblongifolius 75
– odontadenius 13-16, 30, 32, 33, 36-39, 47, 49-51, 54, 55, 68, 71, 73, 74
– – var. braunii 37, 38, 68, 71
– orbiculatus 12, 34, 36, 41, 53, 54, 69, 71
– ovatus 12, 28, 42, 69
– pancheranus 57
Phyllanthus pentaphyllus 42, 68, 71
– petraeus 62, 66
– platylepis 40
– polygonoides 15, 20, 21, 24, 28, 30, 36, 40, 43-45, 65, 66, 70
– pseudocicca 12
– pulcher 34, 69, 71
– reticulatus 12, 25, 31, 66
– retusus 75
– ruber 25
– spartioides 59
– squamifolius 75
– subcarnosus 12
– subglomeratus 42, 69, 71
– sublanatus 13-15, 20, 32, 36, 50, 52, 54, 68
– tenellus 30, 42, 53, 55, 67
– tenuicaulis 24, 30
– thymoides 40
– urinaria 12, 14, 15, 23, 24, 28, 33, 36, 42, 48, 52, 54, 55, 57, 67, 68, 70, 73, 75
– virgatus 40
– virgultiramus 15, 19, 20, 27, 28, 50, 56

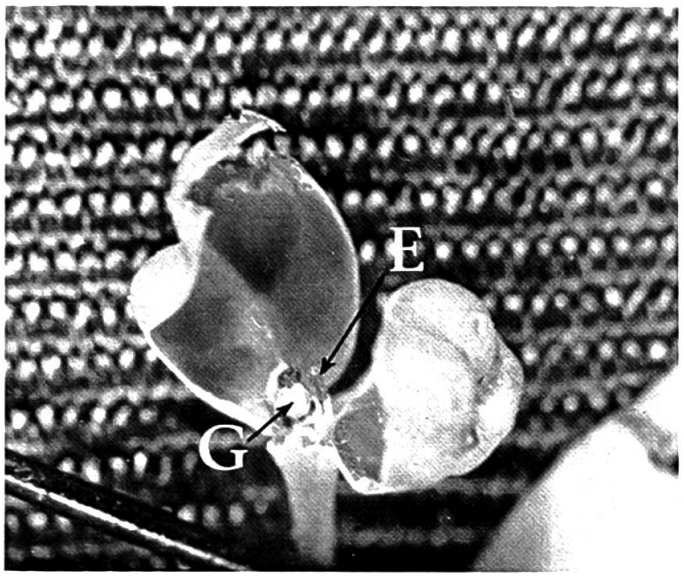
Quercus 41

Reverchonia 15

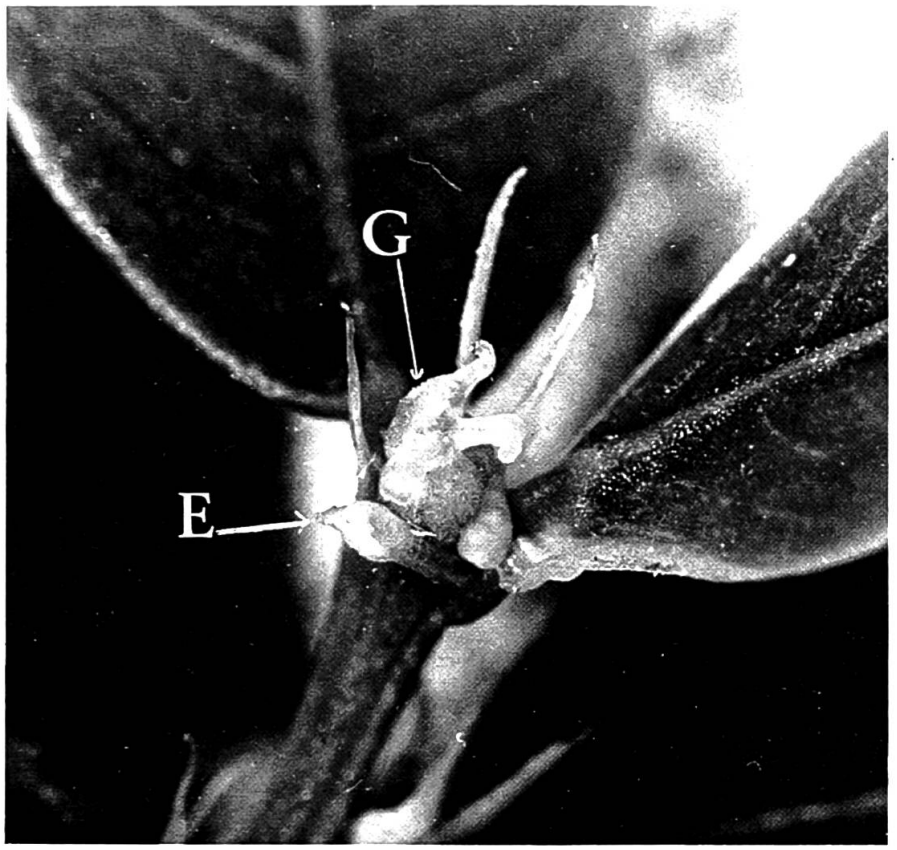
Savia 14, 34
Securinega 14, 34

Tilia 41

Williamia pruinosa 12

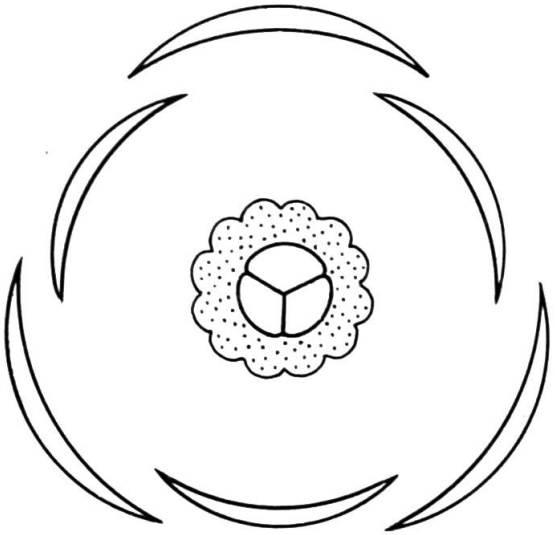


a

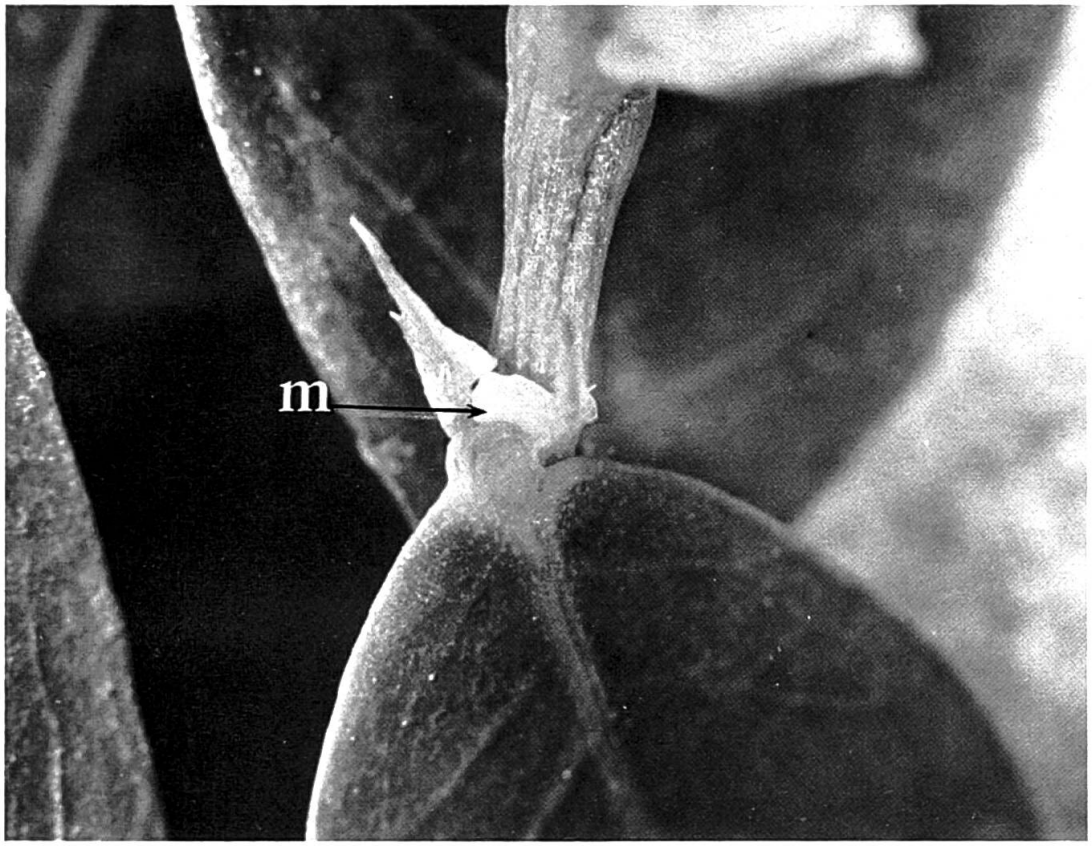


b

Fleur terminale hermaphrodite obtenue sur un rameau plagiotrope bouturé: a, *Ph. sublanatus;* b, *Ph. odontadenius* (*E* = étamine; *G* = gynécée).

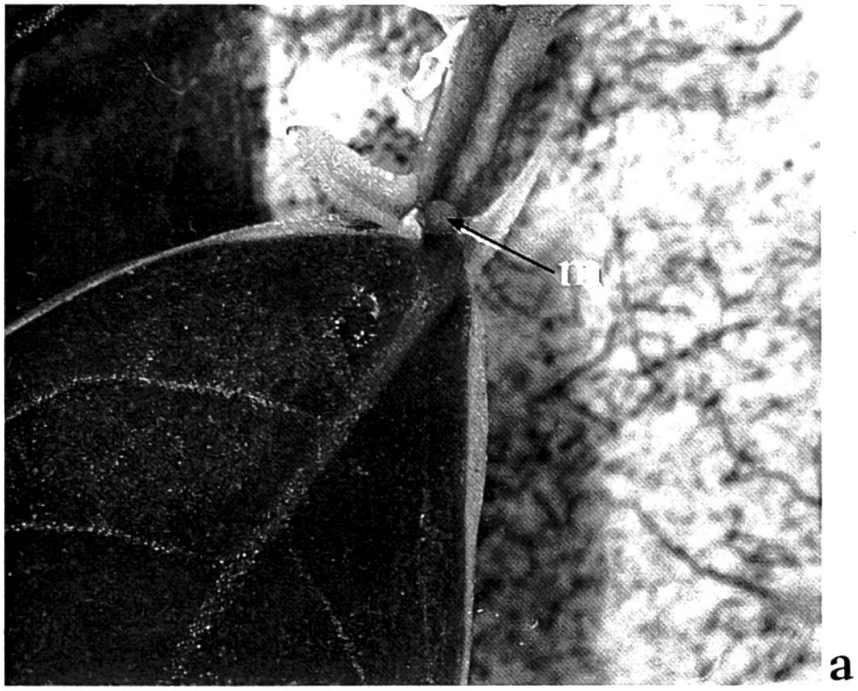


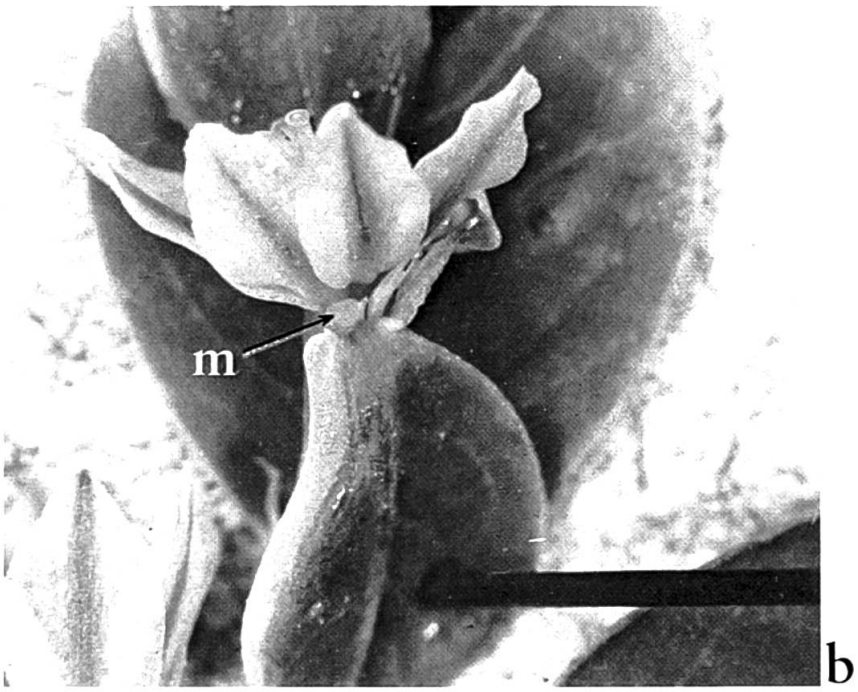
a



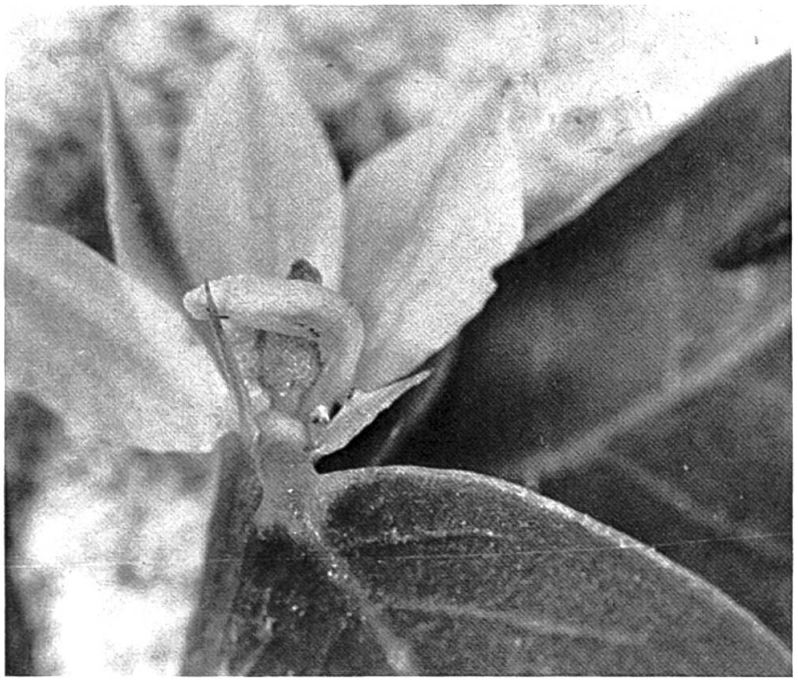
b

Phyllanthus odontadenius, taxon à $2n = 56$:
a, diagramme d'une fleur femelle axillaire de type habituel; **b**, structure anormale observée à l'extrémité d'un rameau plagiotrope soustrait à l'influence des portions du végétal situées au-dessus de lui (*m* = mamelon glanduleux).

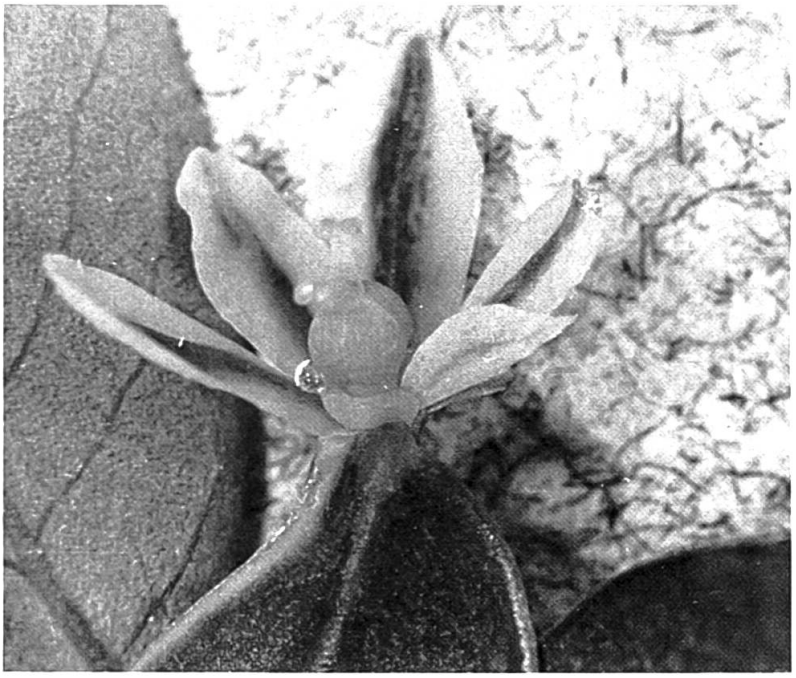




Phyllanthus odontadenius, taxon à $2n = 56$:
a, b, structures anormales observées à l'extrémité de rameaux plagiotropes soustraits à l'influence des portions du végétal situées au-dessus d'eux (*m* = mamelon glanduleux).

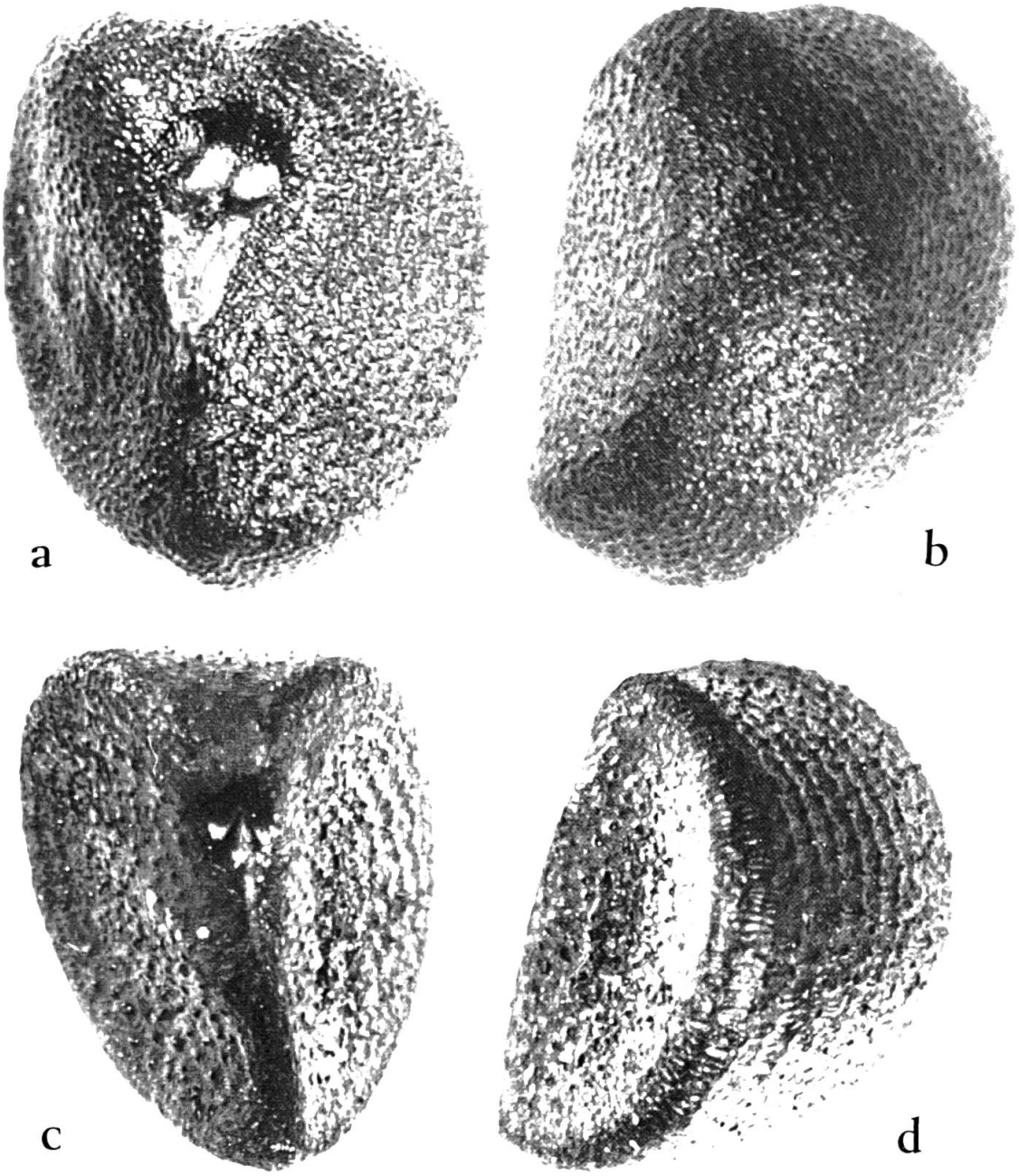


a



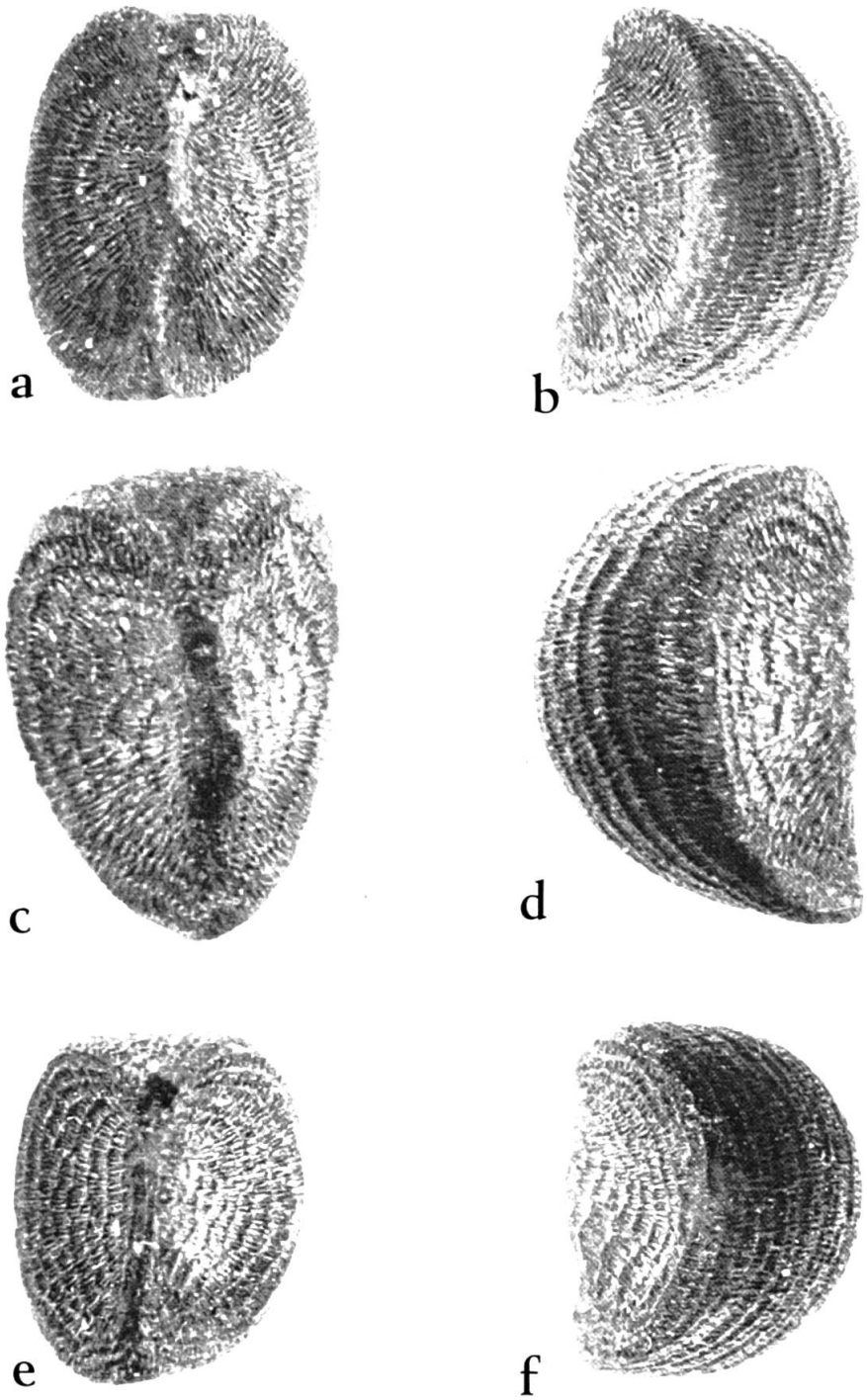
b

Phyllanthus odontadenius, taxon à $2n = 56$:
a, b, structures anormales observées à l'extrémité de rameaux plagiotropes soustraits à l'influence des portions du végétal situées au-dessus d'eux.

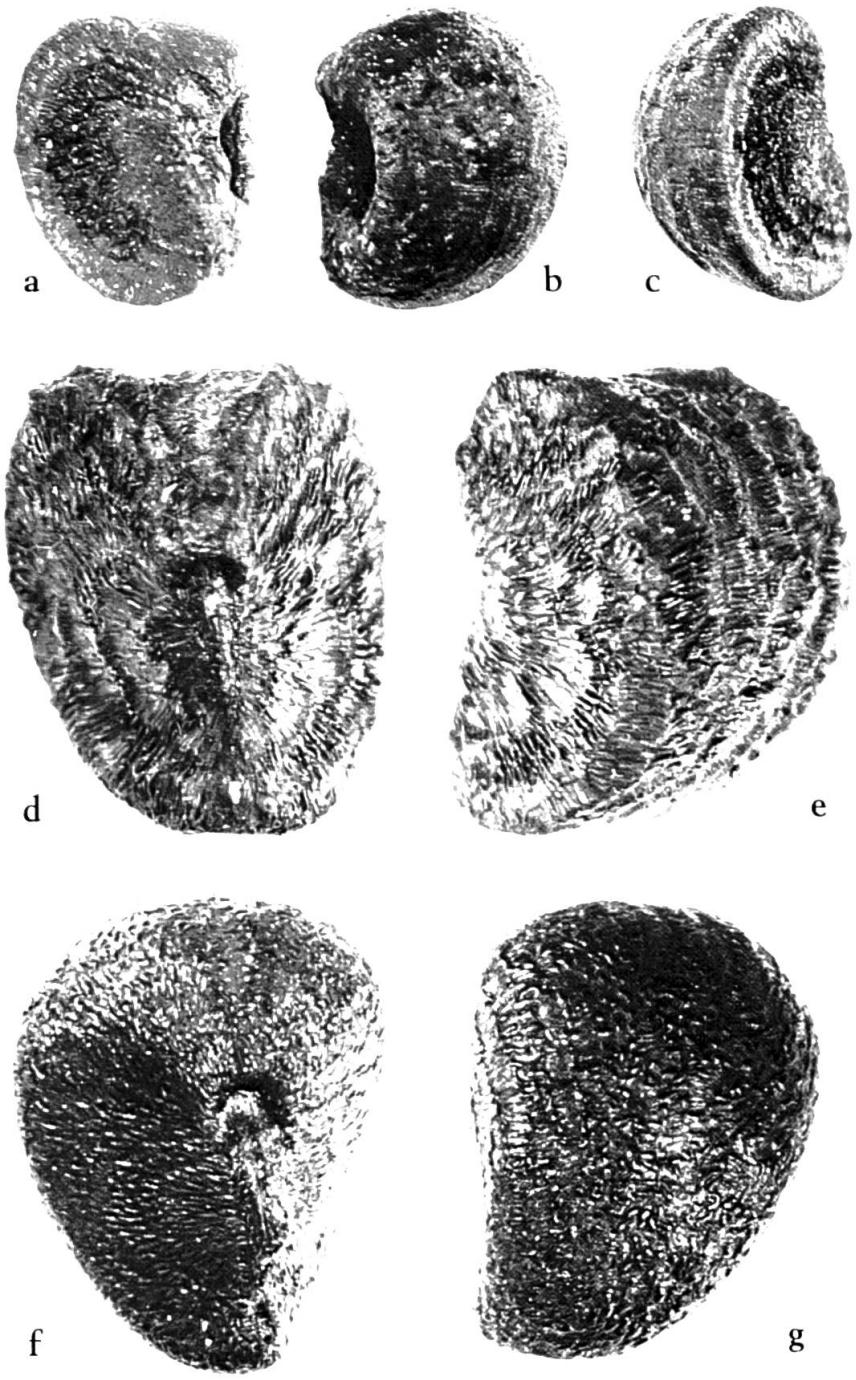


Vue ventrale (à gauche) et vue radiale (à droite) d'une même graine:
a, b, *Ph. mimosoides* (Guadeloupe): ponctuations fines, irrégulièrement dispersées sur toute la surface de la graine; **c, d,** *Ph. filicaulis* (Australie): ponctuations plus grosses et régulièrement disposées en lignes courbes, parallèles entre elles et dans le sens du long axe de la graine; remarquer l'arête ventrale tortueuse et l'asymétrie des deux faces latérales.

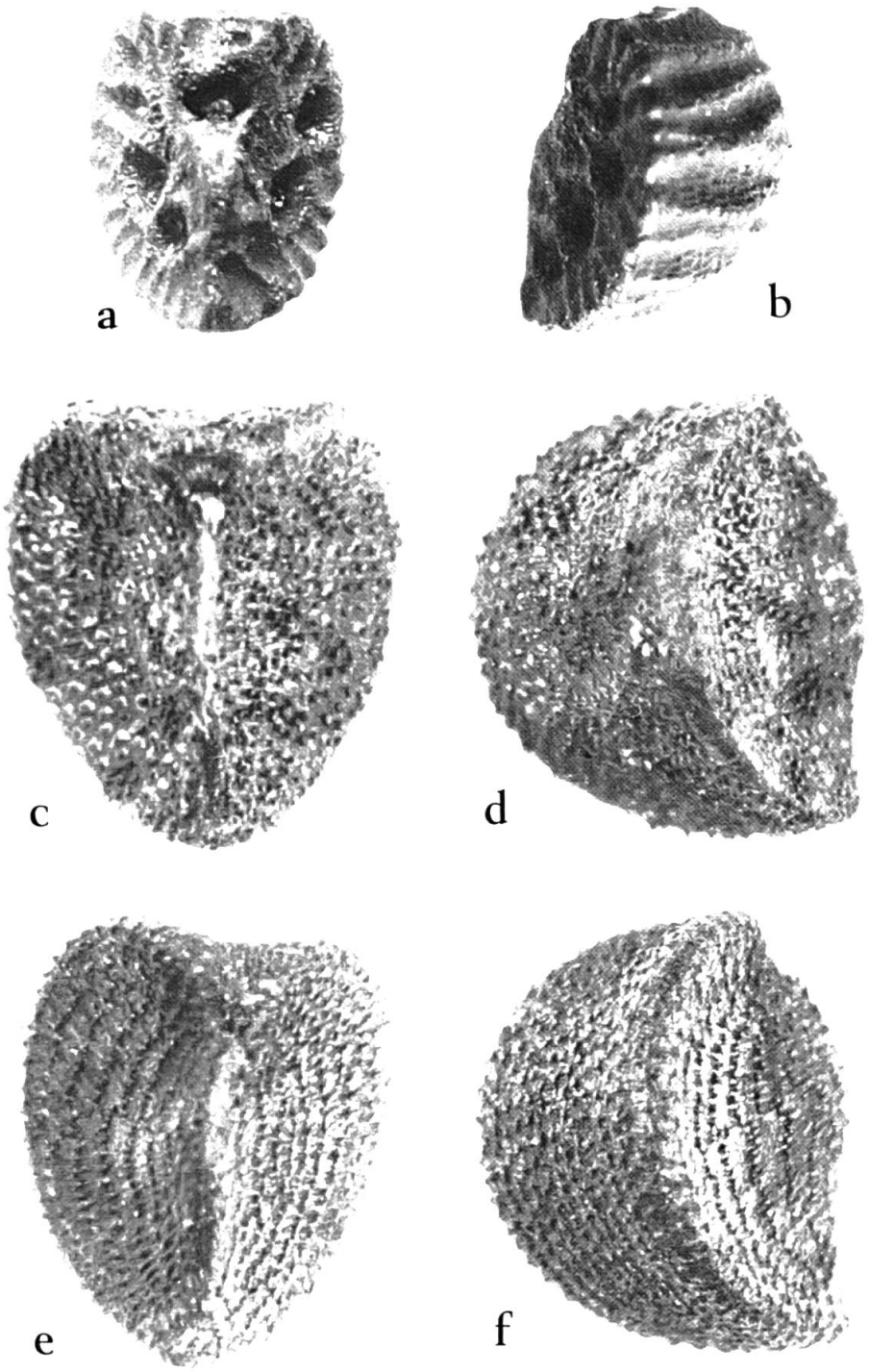
Les photographies de graines (pl. V-IX) ont été aimablement réalisées par le Laboratoire de métrologie optique, Laboratoire associé du CNRS, Institut d'optique de Paris, 3, boulevard Pasteur.



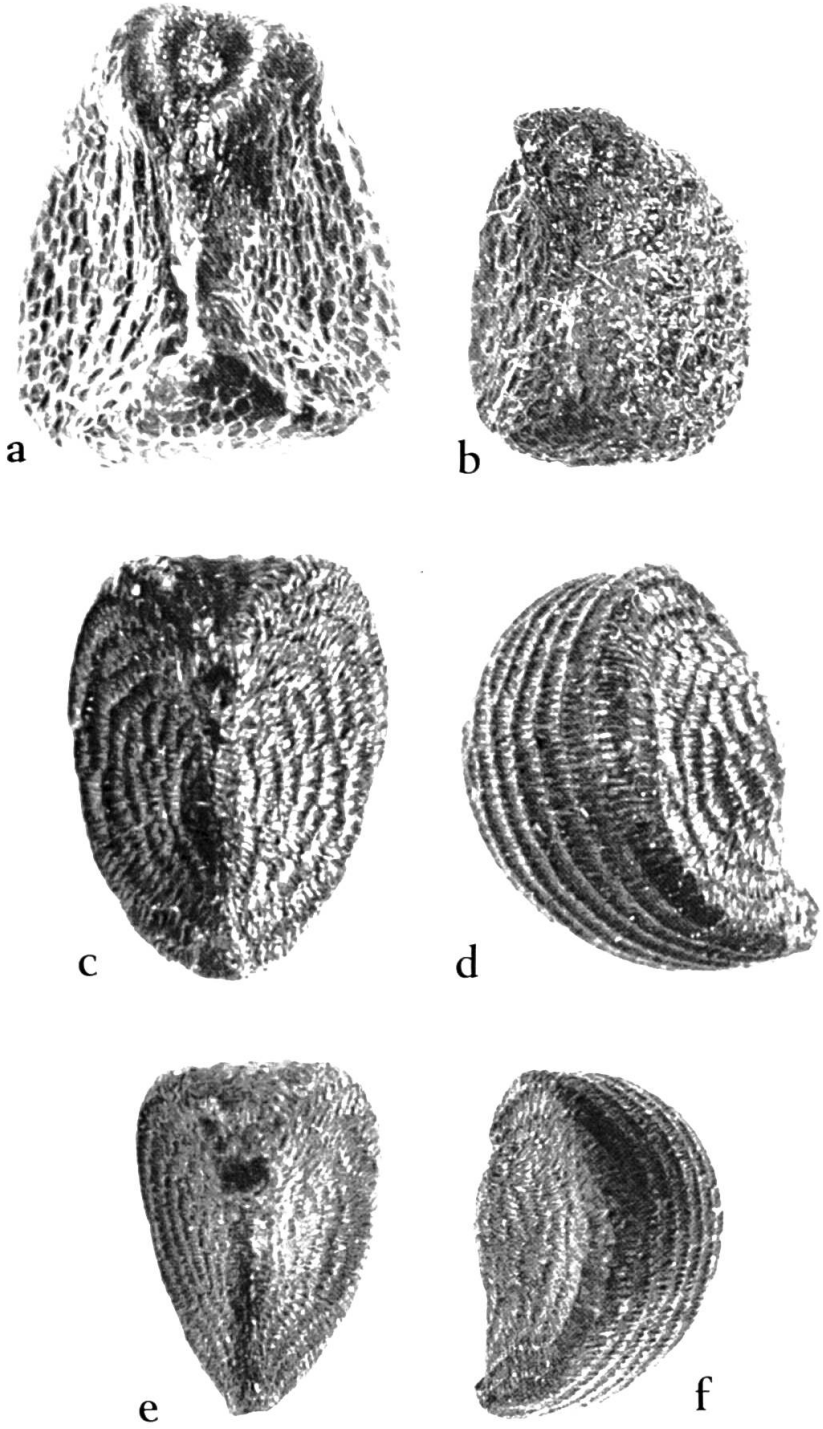
Vue ventrale (à gauche) et vue radiale (à droite) d'une même graine:
a, b, *Ph. fraternus* (Antilles): côtes longitudinales, rectilignes, peu apparentes, assez larges, courbes, parallèles entre elles et reliées par des lignes transverses encore plus fines; **c, d,** *Ph. sublanatus* (Man, Côte-d'Ivoire): même ornementation mais côtes longitudinales tortueuses, plus marquées et plus fines; **e, f,** *Ph. niruroides* (Cocody, Côte-d'Ivoire): même ornementation mais côtes longitudinales beaucoup plus nombreuses.



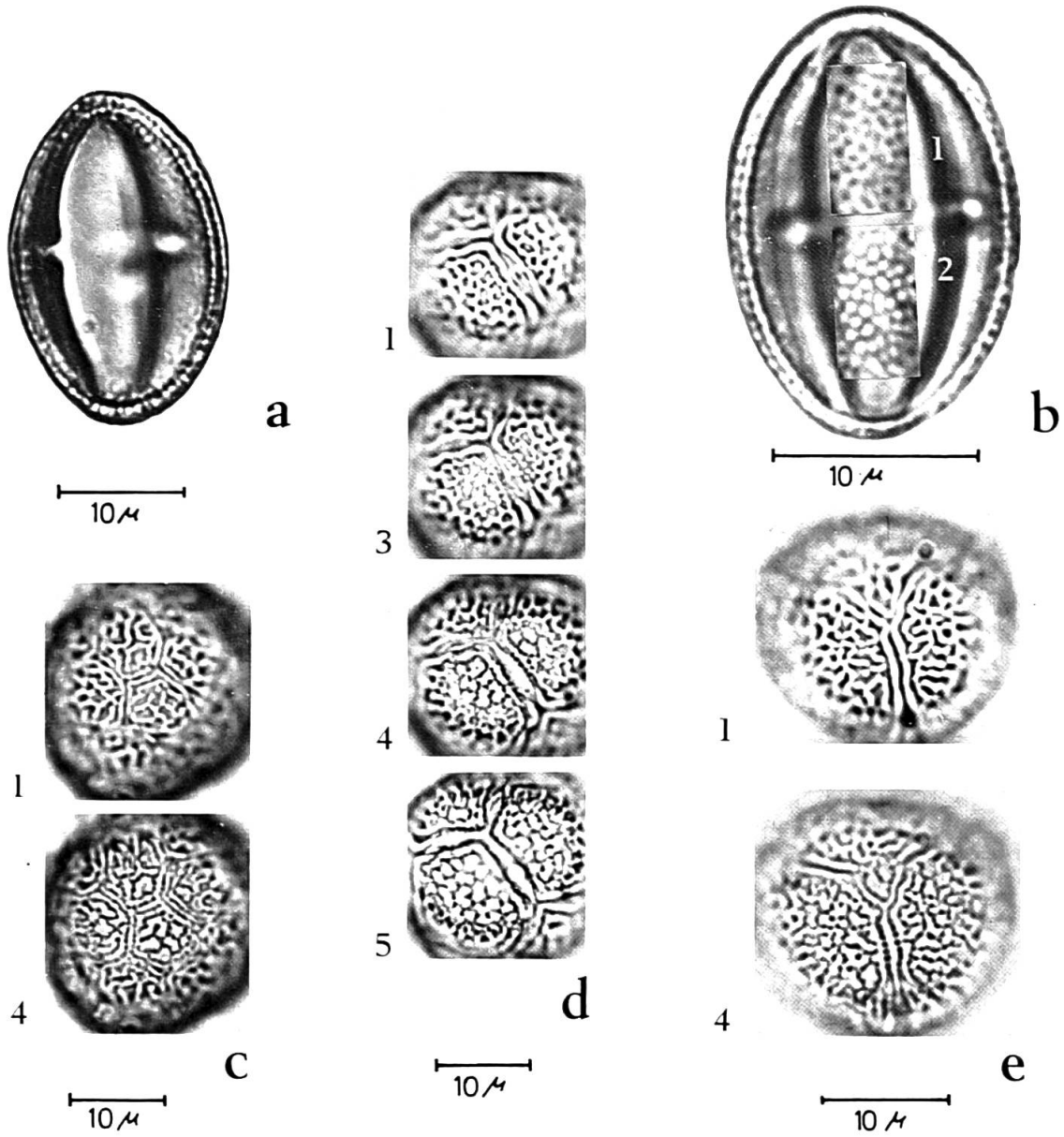
Vue ventrale (à gauche) et vue radiale (à droite et au centre) d'une même graine:
a-c, *Ph. lacunarius* (Morgan, Australie): face convexe pourvue de côtes longitudinales, peu apparentes, irrégulières et discontinues; les deux faces planes sont très asymétriques et l'une d'entre elles présente une excavation importante; **d, e**, *Ph. gunnii* (Moruya, Australie): crêtes plus visibles que dans l'espèce précédente, asymétrie de la graine moins marquée; **f, g**, *Ph. angustifolius* (Vénézuela): fines côtes transversales orientées longitudinalement sur la face convexe et en direction du hile sur les deux autres faces.



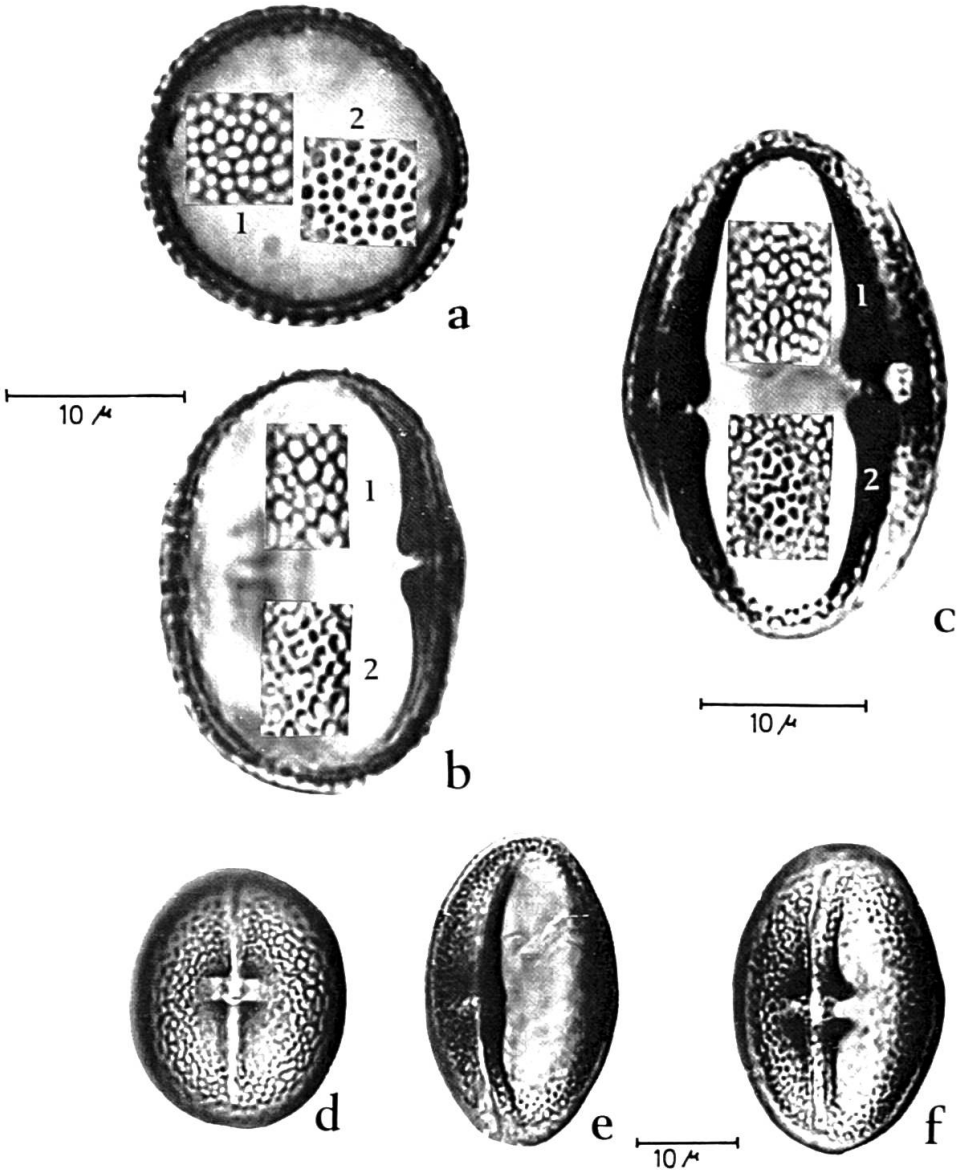
Vue ventrale (à gauche) et vue radiale (à droite) d'une même graine:
a, b, *Ph. urinaria* (Abidjan, Côte-d'Ivoire): profonde cavité sur les deux faces latérales, rides transversales sur la face convexe; **c, d,** *Ph. niruri* subsp. *lathyroides* (Mexique): ponctuations bien alignées; remarquer la forme particulière de l'arête ventrale et les taches foncées sur toutes les faces; **e, f,** *Ph. niruri,* taxon à calices femelles rouges (de Montpellier): se différencie du précédent par l'absence de taches brunes.



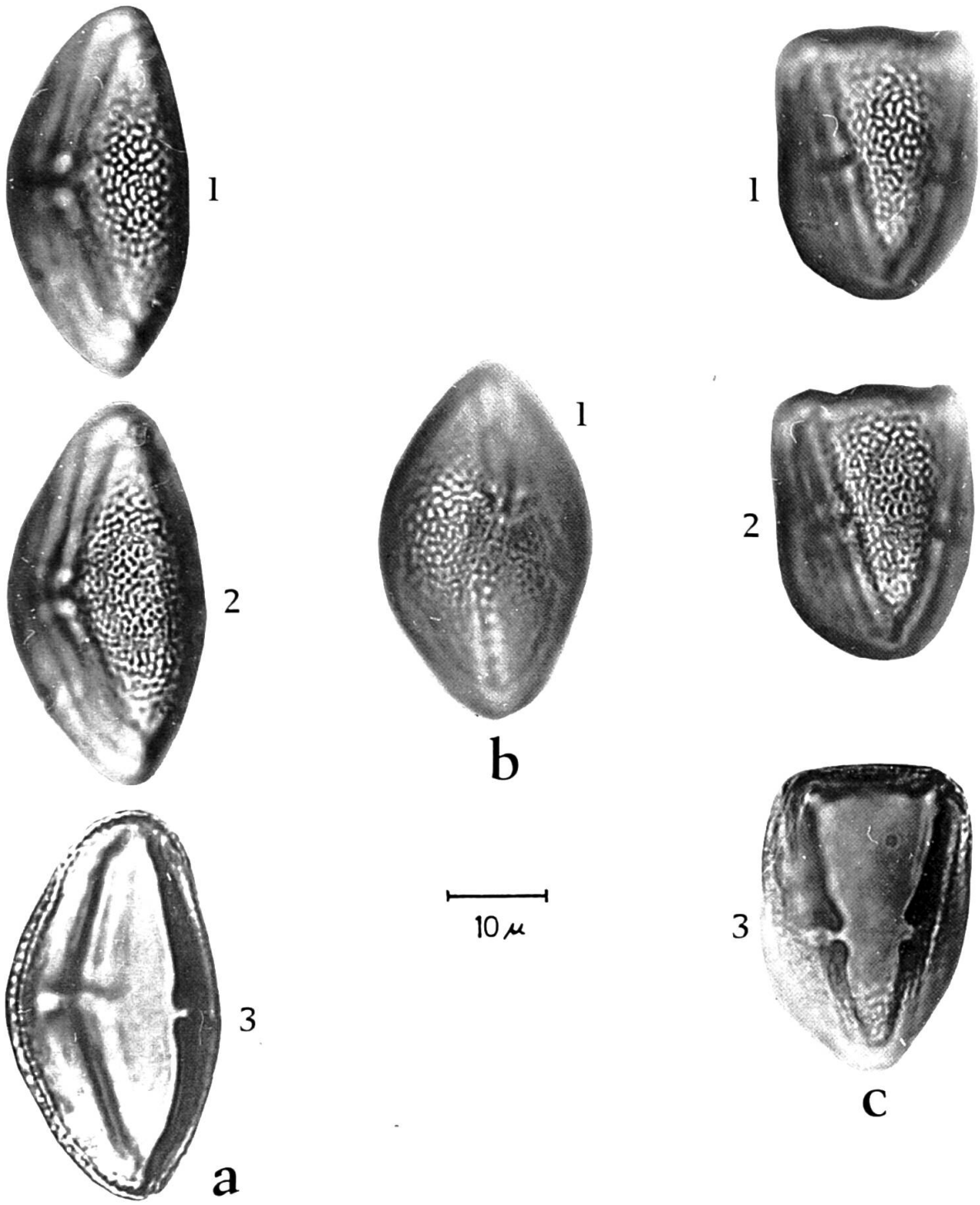
Vues ventrales (**a-c, e**) et radiales (**d, f**) de graines:
a, *Ph. muelleranus,* taxon à gros fruits (Péni, Haute-Volta): réticulum à mailles très fines, hile à bords très renflés; **b**, *Ph. muelleranus,* taxon à petits fruits (Manirho Bouaké, Côte-d'Ivoire): taille plus réduite; **c, d**, *Ph. odontadenius,* taxon à $2n = 56$ (Bouaké, Côte-d'Ivoire): côtes longitudinales bien apparentes et rectilignes; **e, f**, *Ph. odontadenius,* taxon à $2n = 12$ (Abidjan, Côte-d'Ivoire): ornementation analogue mais taille bien plus petite.



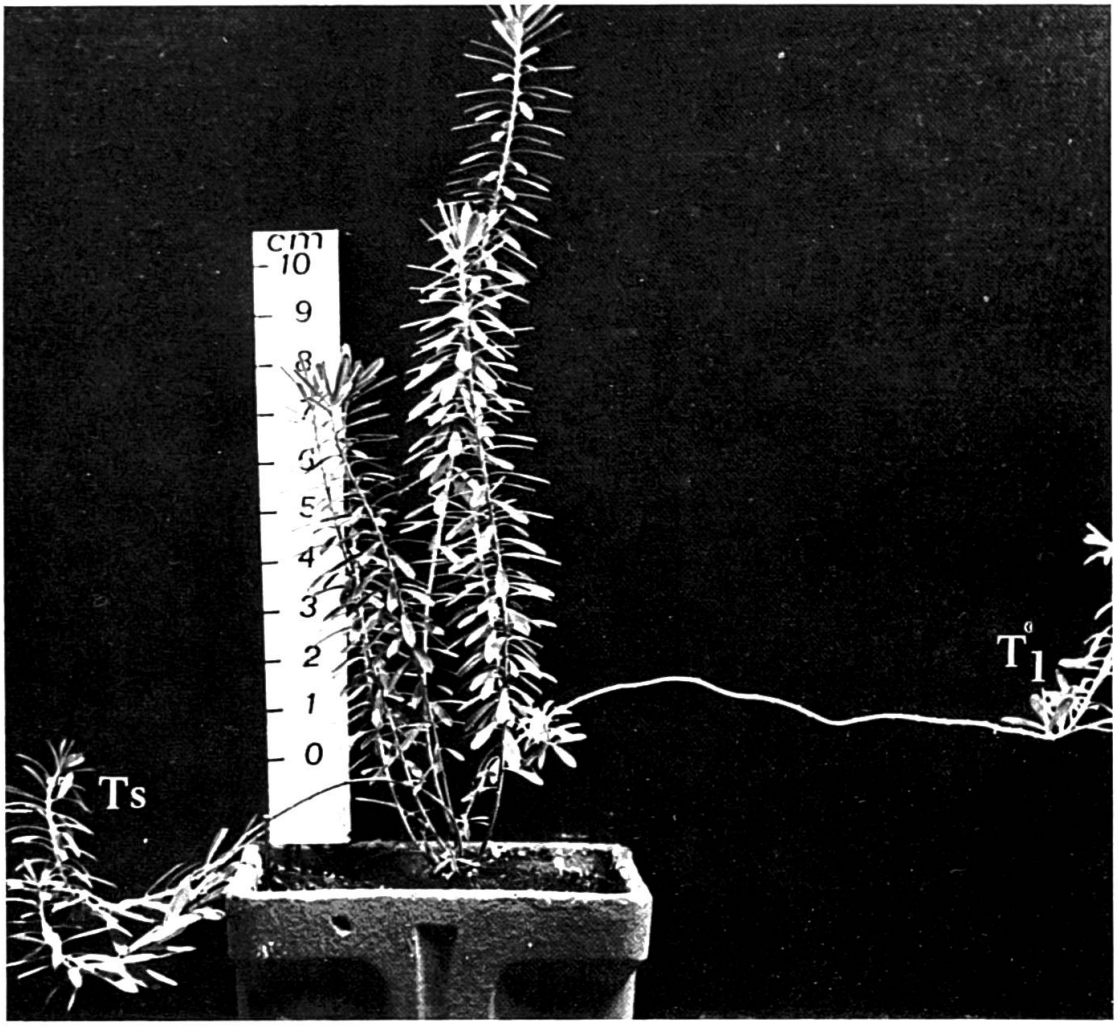
Divers types de structure de l'exine de grains de pollen:
a, *Ph. amarus* (coupe optique méridienne): pollen tricolporé, longiaxe, à ores allongés équatorialement; exine (1.3μ) scabre, tectée, à columelles en bâtonnets; ectexine : endexine = 1; **b**, *Ph. caroliniensis* subsp. *caroliniensis* (coupe optique méridienne): pollen tétra- ou pentacolporé, longiaxe, à ores allongés équatorialement; exine (1μ) intectée, régulièrement microréticulée (ϕ 1.2μ); ectexine : endexine = 1; **c**, *Ph. juglandifolius* subsp. *juglandifolius:* pollen subsphérique, "aréolé" (périsyncolporé), à ores terminaux circulaires; exine (2.5μ) réticulée, muritectée, simplicolumellée; ectexine : endexine = 0.67; **d**, *Ph. filicaulis:* pollen subsphérique, "aréolé" (périsyncolporé), à ores médians circulaires; exine (2μ) réticulée, muritectée, simplicolumellée, à columelles renflées au sommet; ectexine : endexine = 1; **e**, *Ph. cornutus:* pollen tricolporé, bréviaxe; exine (1.9μ) réticulée, muritectée; ectexine : endexine = 2. 1, mise au point superficielle au sommet du mur du réticule; 2, mise au point à la base du mur; 3, mise au point profonde, au sommet des columelles; 4, mise au point plus profonde, à la base des columelles; 5, mise au point encore plus profonde, montrant l'ore médian.



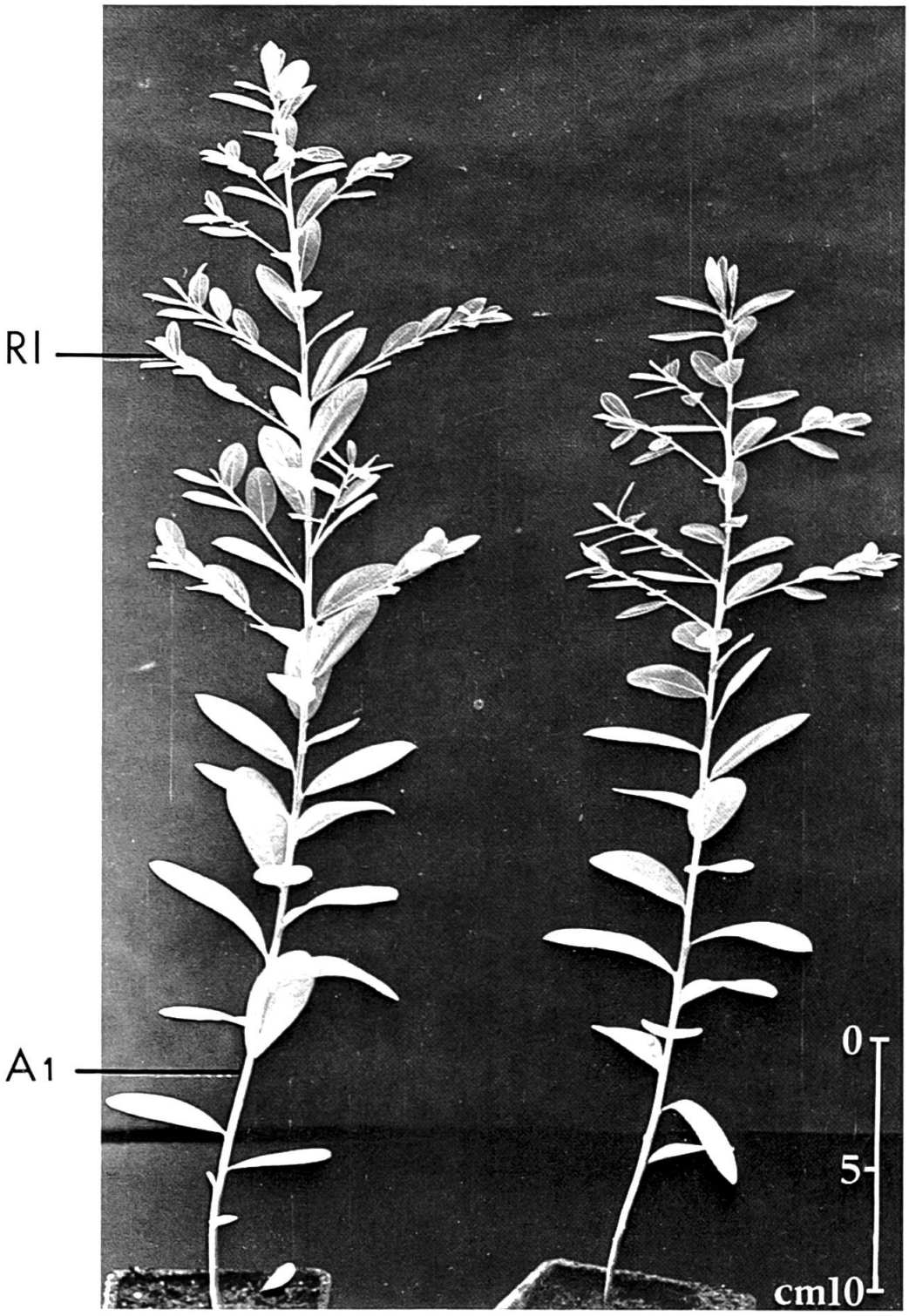
Divers types de structure de l'exine de grains de pollen:
a, *Ph. orbiculatus* (coupe optique méridienne): pollen stéphanoporé, subsphérique, à 4 pores allongés suivant les méridiens; exine (1.6μ) baculée; ectexine : endexine = 1; **b**, *Ph. fraternus* (coupe optique méridienne): pollen tricolporé, peu longiaxe, à pôles aplatis, à ores allongés équatorialement; exine (1.3μ) intectée, baculée. Les bacules, allongés dans le sens méridien, peuvent être creux et supportés par 2 ou 3 pieds courts; ectexine : endexine = 1; **c** (coupe optique méridienne), **e**, **f**, *Ph. odontadenius,* taxon à $2n = 56$: pollen tricolporé, longiaxe, à ores subcirculaires; exine (1.3μ) intectée, baculée; bacules allongés suivant les méridiens, pouvant être creux et supportés par 2 ou 3 pieds courts (un épaississement de l'endexine souligne les bords équatoriaux et méridiens de l'ore, qui sont nets); ectexine : endexine = 1.5; **d**, *Ph. odontadenius,* taxon à $2n = 28$: pollen tricolporé, peu longiaxe, à pôles aplatis et ores allongés équatorialement; exine (1.3μ) intectée, baculée; bacules allongés suivant les méridiens (un épaississement de l'endexine souligne les bords équatoriaux de l'ore et se poursuit le long des bords du sillon; les limites méridiennes de l'ore sont invisibles); ectexine : endexine = 1. 1, mise au point superficielle, au sommet des bacules; 2, mise au point plus profonde, à la base des bacules.



Phyllanthus spec., originaire de Brazzaville, Congo:
a, grains de pollen normaux; b, grain anormal tordu, à sillon tordu; c, grains anormaux hétéropolaires: pollen tricolporé, longiaxe, à pôles pointus; exine (1.5-2μ) intectée, baculée, à bacules allongés dans le sens méridien; ectexine : endexine = 2. 1, mise au point superficielle; 2, mise au point à la base des bacules; 3, coupe optique.

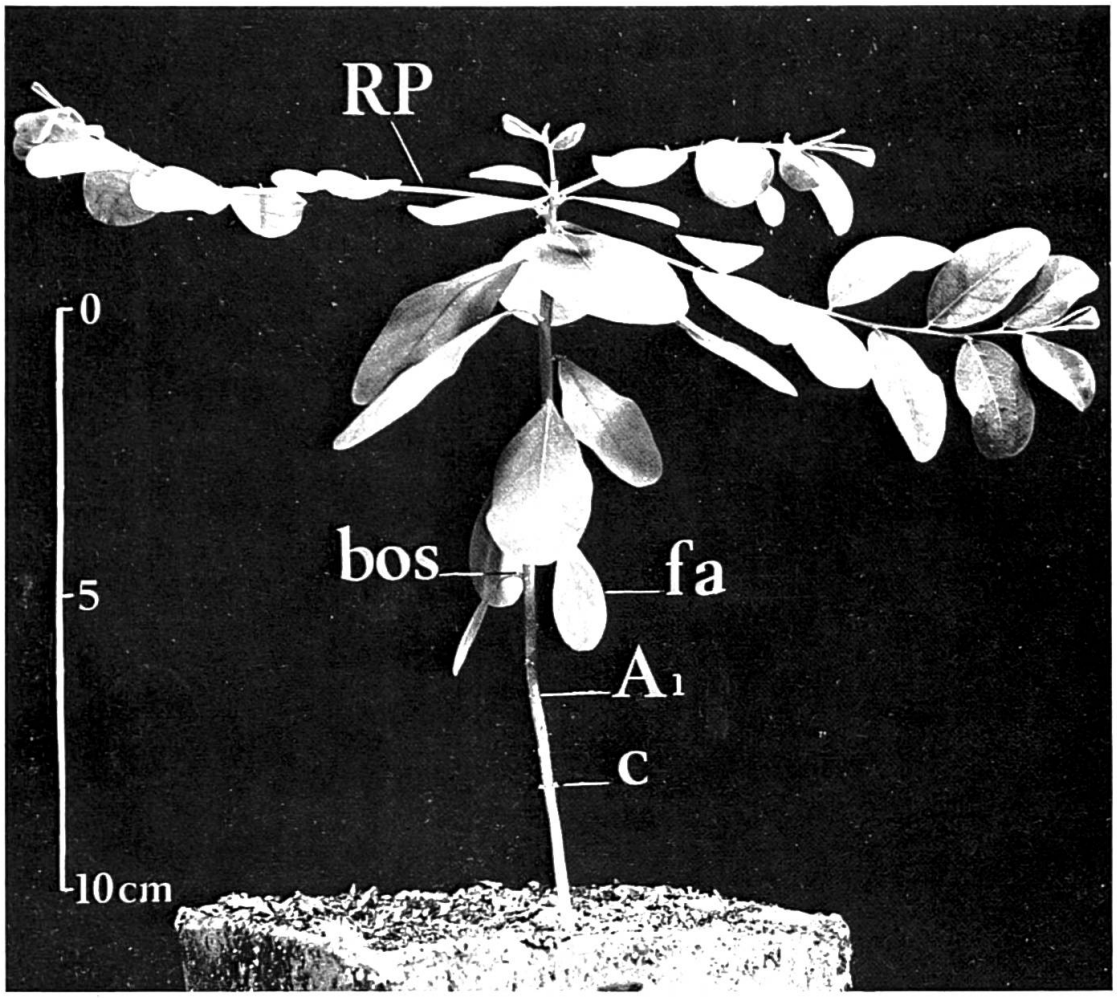


Phyllanthus calycinus, jeune individu:
T_1, tige principale, orthotrope, déjetée sur le côté; *Ts,* tiges secondaires, orthotropes, dont certaines peuvent être, à leur tour, déjetées.

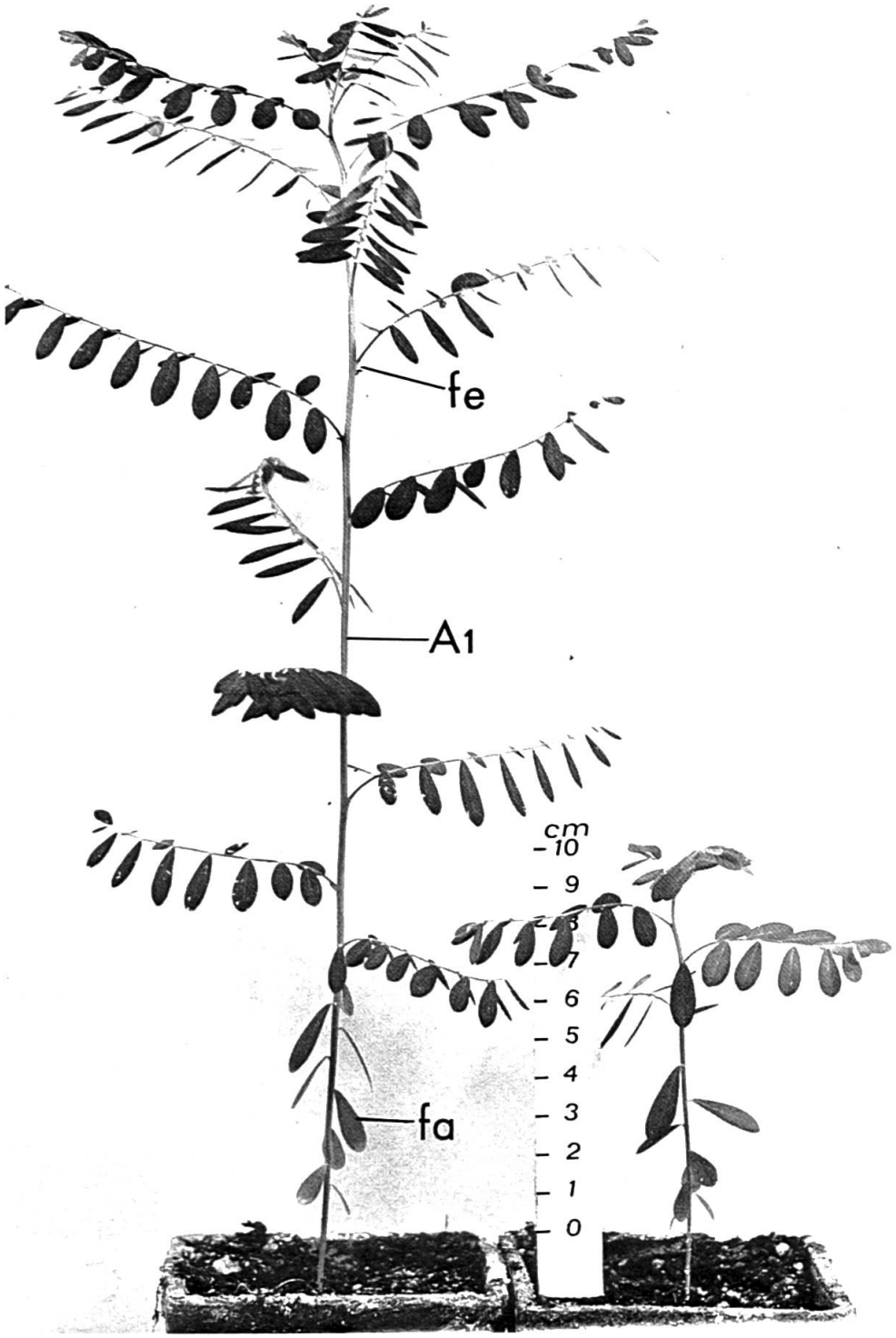


Phyllanthus maderaspatensis:
Jeunes individus montrant une tendance vers la différenciation de leurs axes en axe principal (A_1) et rameaux latéraux (*RI*).

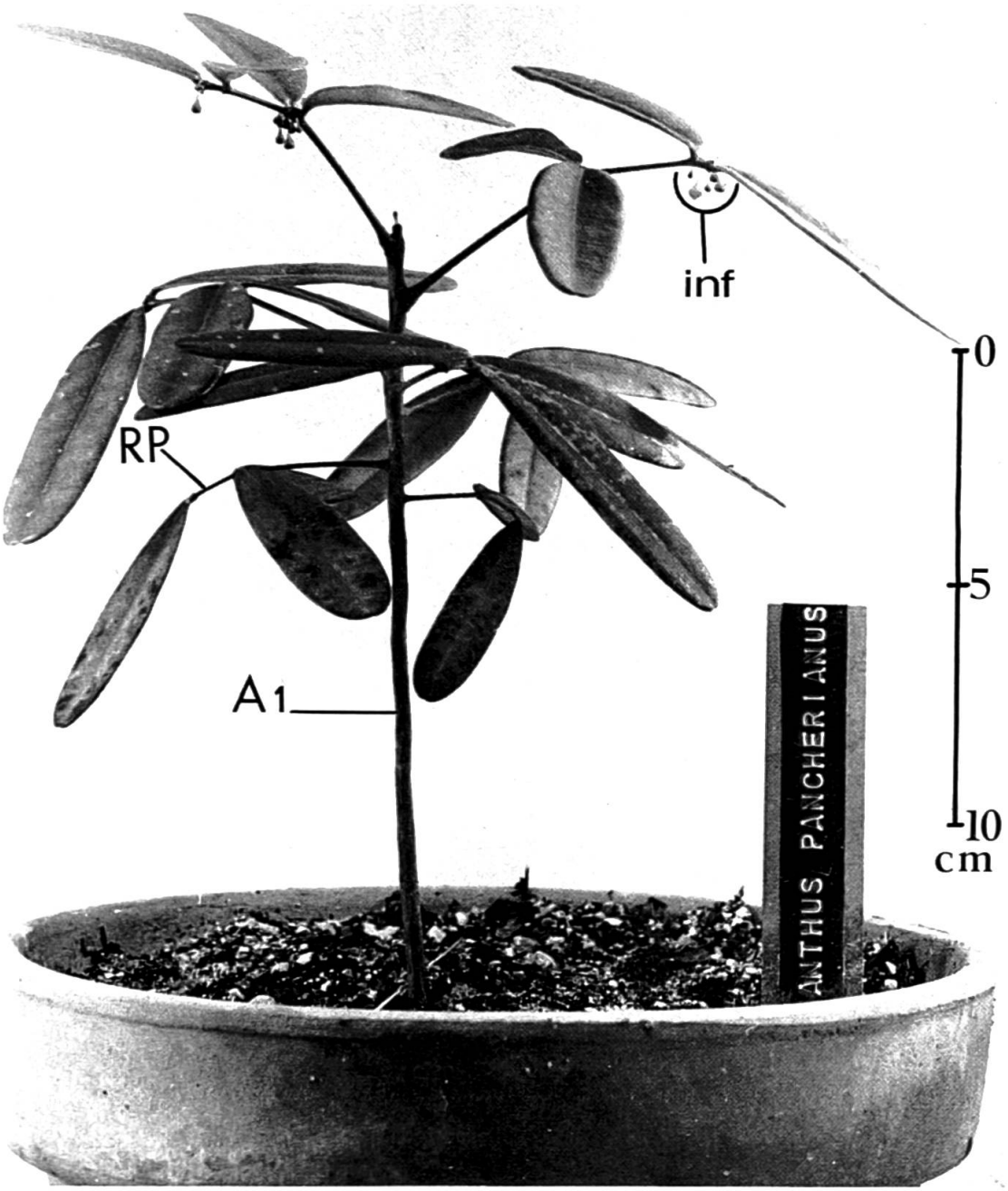
Phyllanthus discoideus:
Jeune individu présentant un axe orthotrope principal (A_1) et des axes plagiotropes secondaires (*RP*) qui ne sont pas encore ramifiés.



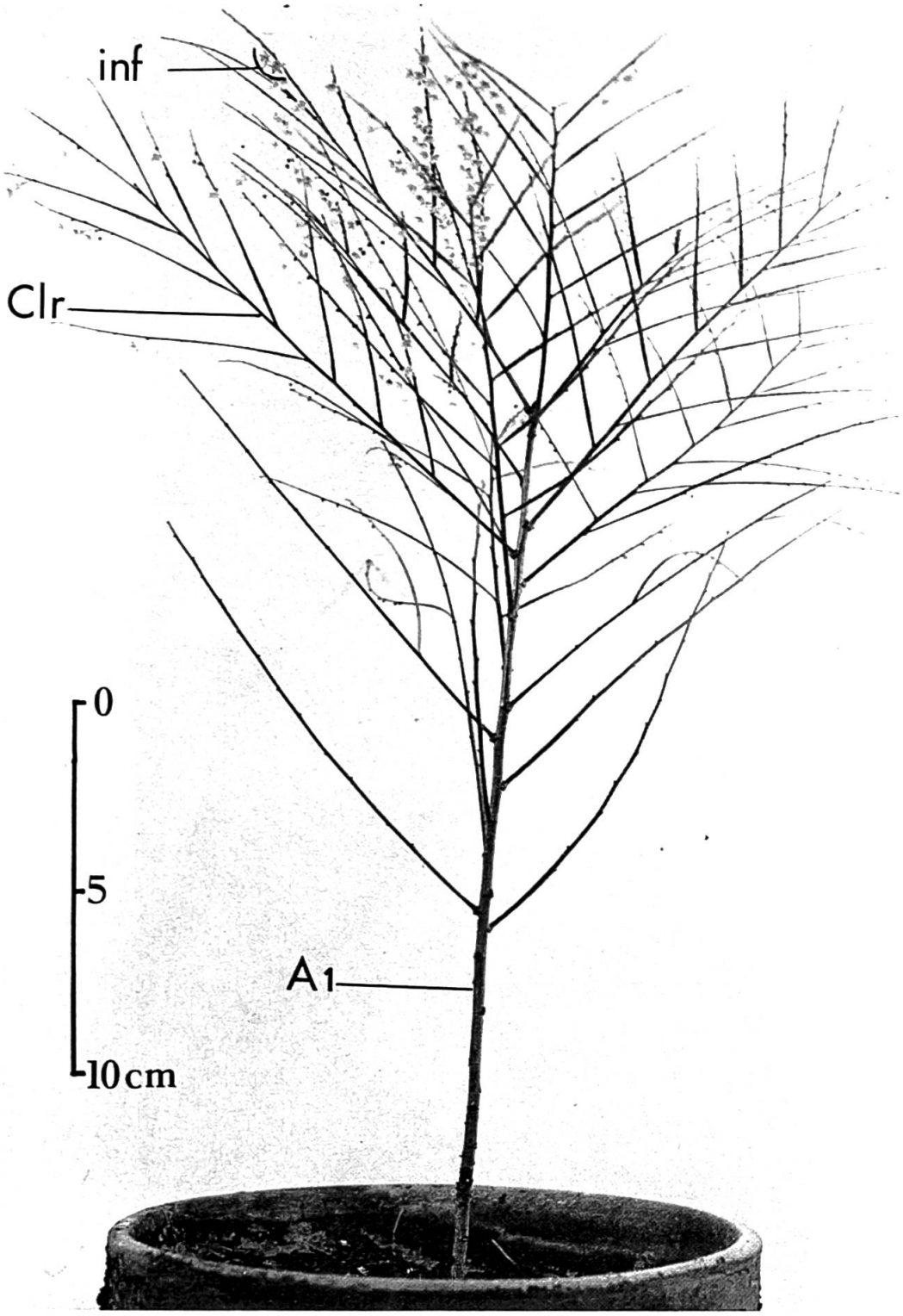
Phyllanthus gunnii:
Jeune individu constitué d'un axe orthotrope principal (A_1) et de rameaux plagiotropes (*RP*). L'axe principal est toujours pourvu de feuilles assimilatrices (*fa*), à aisselles présentant, d'abord, un seul bourgeon latent (*bos*); aux aisselles suivantes, ce bourgeon est accompagné d'un rameau plagiotrope; *c* = cicatrice des cotylédons.



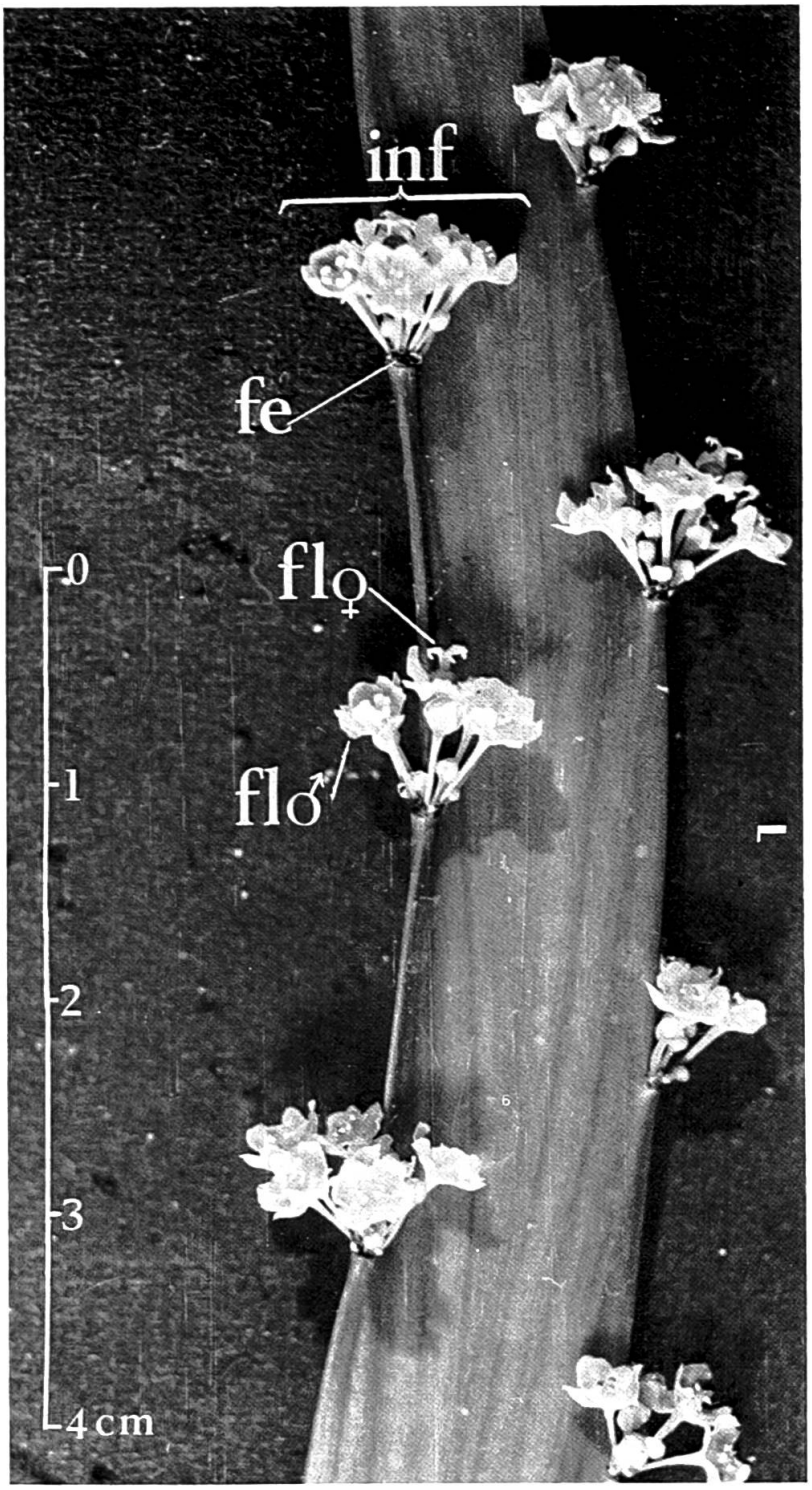
Phyllanthus debilis:
Jeune individu à rameaux dimorphes dont l'axe orthotrope principal (A_1) porte, au-dessus des cotylédons, un nombre relativement important de feuilles assimilatrices (*fa*), auxquelles succèdent brusquement des feuilles écailleuses (*fe*).



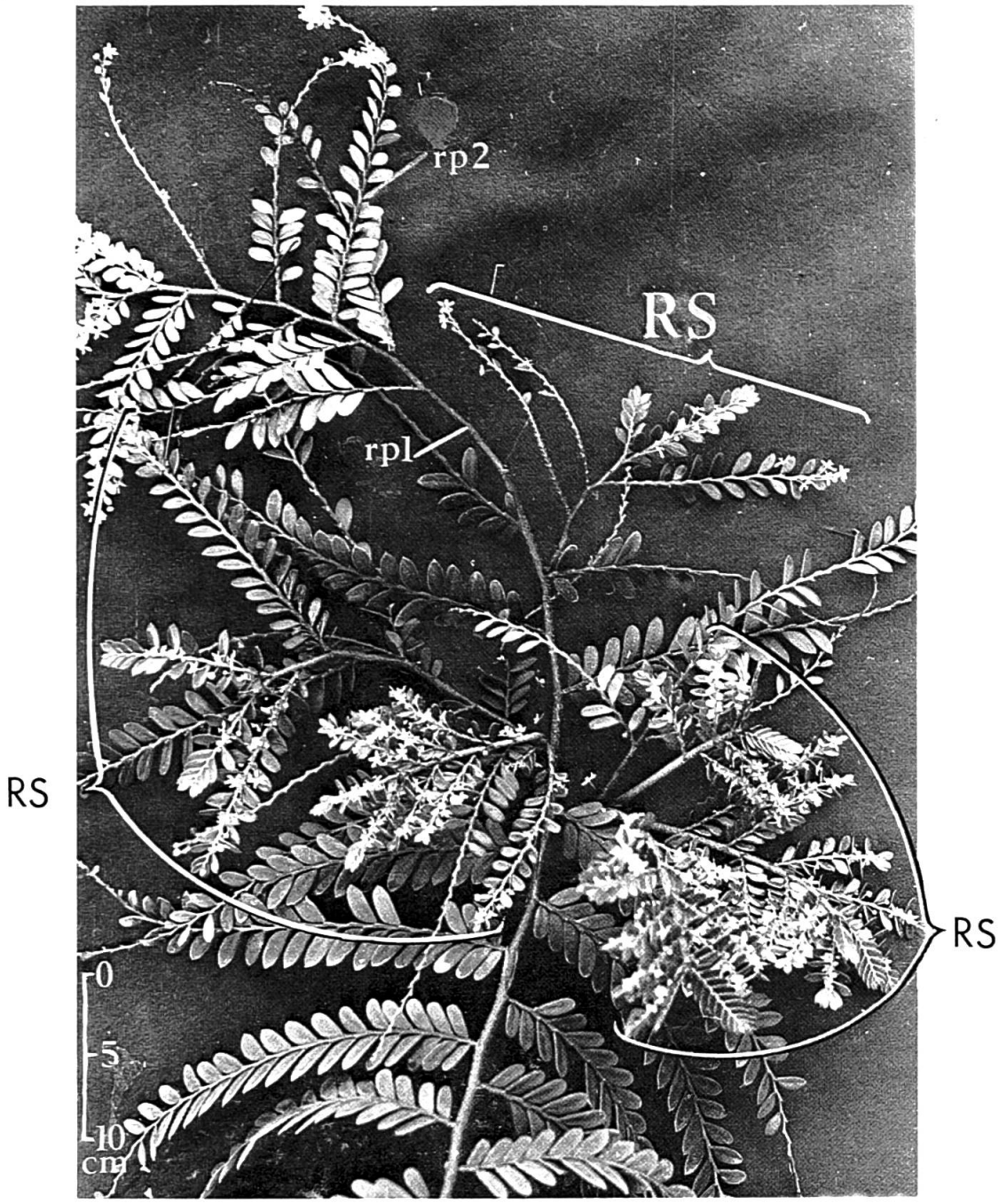
Phyllanthus pancheranus:
Jeune individu sur lequel on remarque un développement très limité des rameaux plagiotropes. A_1, axe orthotrope principal; *inf*, inflorescence; *RP*, rameau plagiotrope; les cotylédons et les quatre feuilles assimilatrices suivantes sont déjà tombés.



Phénotype particulier du *Phyllanthus angustifolius* montrant des cladodes presque linéaires portant des inflorescences mâles:
A_1, axe orthotrope principal; *Clr*, cladodes ramifiés; *inf*, inflorescence.



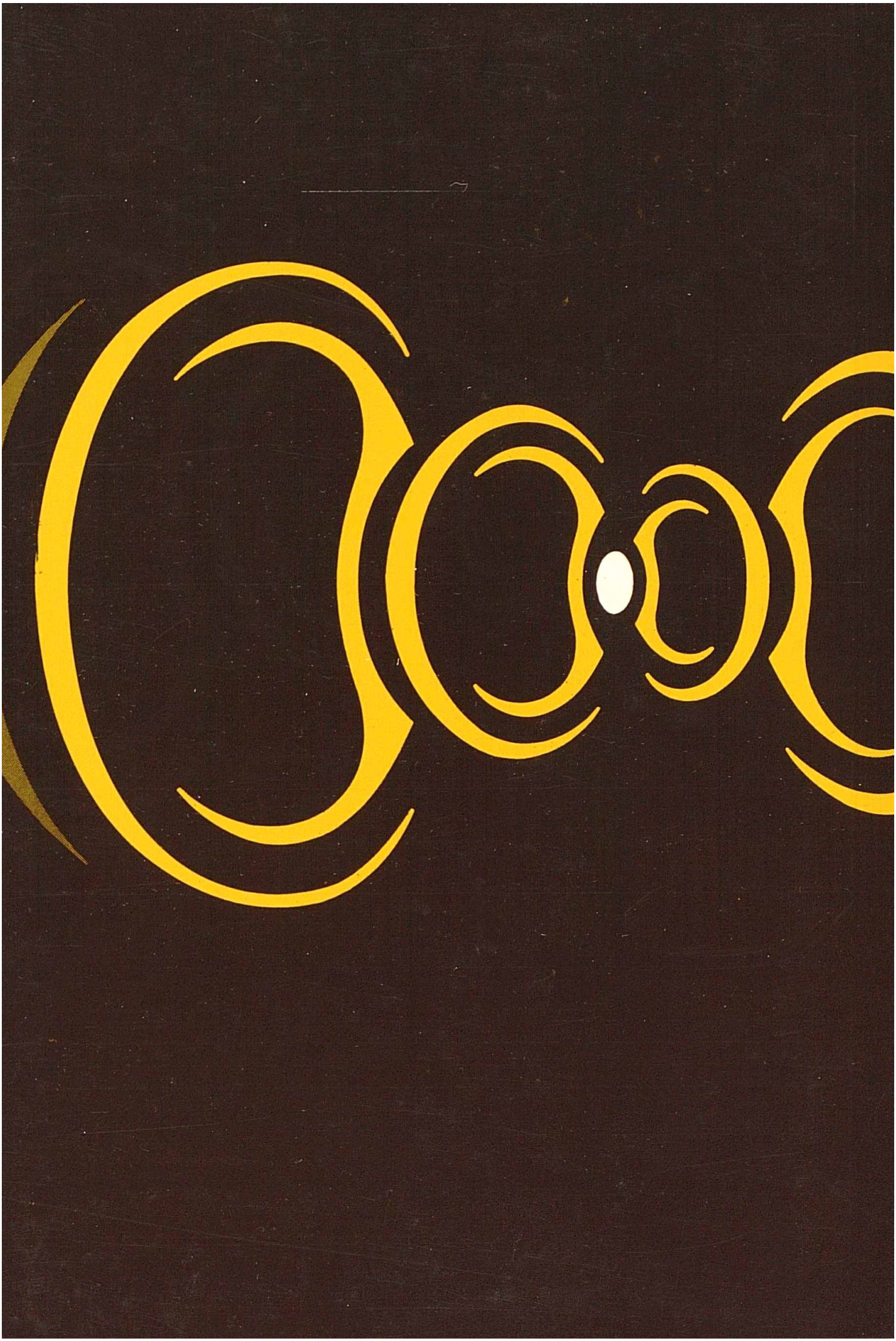
Cladode simple fleuri de *Phyllanthus* x *elongatus:*
Les inflorescences (*inf*) sont localisées à l'aisselle de petites écailles (*fe*) bordant le cladode; *fl* ♂, fleur mâle; *fl* ♀, fleur femelle.



Rameau plagiotrope bouturé de *Phyllanthus mimosoides:*
A certaines aisselles foliaires de l'axe de premier ordre (rp_1), on note, en plus de la ramification plagiotrope de deuxième ordre (rp_2), un rameau supplémentaire (*RS*), provenant du développement d'un deuxième bourgeon.

Phyllanthus petraeus:
Individu constitué uniquement de rameaux plagiotropes de divers ordres; les premiers stades du développement ne sont pas visibles sur cet individu provenant de bouture.

Publications en vente au Conservatoire botanique de Genève

Les prix sont en francs suisses. En *italique* les prix réduits dont jouissent les libraires et instituts scientifiques. * = stocks limités.

Bulletin de l'Herbier Boissier:			
Vol. 1, 2	57.50	*48.–*	le volume
Vol. 3-7, épuisés			
Mémoires de l'Herbier Boissier:			
fasc. 1, épuisé			
fasc. 2-22*	48.–	*40.–*	la série
Bulletin de l'Herbier Boissier, ser. 2:			
Vol. 1*, 2*, 4*, 5*, 6*, 7*, 8*	57.50	*48.–*	le volume
Vol. 3, épuisé			
Annuaire du Conservatoire et du Jardin botaniques de Genève:			
Vol. 1*	21.–	*17.50*	
Vol. 2*, 18-19	27.–	*22.50*	le volume
Vol. 3*, 4*, 6, 9, 10, 11-12	23.50	*19.50*	le volume
Vol. 5, épuisé			
Vol. 7-8, 20, 21	51.–	*42.50*	le volume
Vol. 13-14, 15-16, 17	33.–	*27.50*	le volume
Candollea:			
Vol. 1-17, épuisés			
Vol. 18*	54.–	*45.–*	
Vol. 19, 20	60.–	*50.–*	le volume
Vol. 21 (1-2), 22 (1-2), 23 (1-2), 24 (1-2), 25 (1-2)	96.–	*80.–*	le volume
	(48.–	*40.–*	le fascicule)
Boissiera:			
Vol. 1-4, 9, épuisés			
Vol. 5*	18.–	*15.–*	
Vol. 6*, 7*, 8	42.–	*35.–*	le volume
Vol. 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17	60.–	*50.–*	le volume
Ammann & Meylan, *Flore des Mousses de la Suisse* (1918)	72.–	*60.–*	
Autran & Durand, *Hortus Boissieranus* (1896)	8.–	*6.65*	
Barbey, *Epilobium genus* (1885)	30.–	*24.80*	
Bernet, *Catalogue des Hépatiques du sud-ouest de la Suisse et de la Haute-Savoie* (1888)	3.20	*2.65*	
Boissier, *Icones Euphorbiarum* (1866)	198.–	*165.–*	
Boissier & Reuter, *Pugillus plantarum novarum Africae borealis Hispaniaeque australis* (1852)	18.–	*15.–*	
Chenevard, *Catalogue des plantes vasculaires du Tessin* (1910)	24.–	*20.–*	
Dansereau, *Monographie du genre Cistus* (1939)	14.50	*12.–*	
Stefani, Major & Barbey, *Karpathos* (1895)	23.30	*19.40*	
Stephani, *Species Hepaticarum* (vol. 1-2 épuisés)			
Vol. 3*, 4, 5, 6	120.–	*100.–*	le volume