

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
Kapitel:	6: Différentes formes observées dans l'architecture des Phyllanthus
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: 23.02.2026

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

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 existantes dans 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 plante) 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. carolinensis* Walter (section *Loxopodium*) et le *Ph. virgatus* Forster (section *Macraea*), à phyllotaxie complètement distique (à l'exception 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 "bipinnatifiform branchlets". Ils sont composés, en effet, chez le *Ph. ovatus* Poiret (section *Hemiphyllanthus*) par exemple, d'un axe principal pourvu de feuilles écaillées 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 "bipinnatifiform 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 "pinnatifiform branchlets" ne dérivent pas forcément tous des "bipinnatifiform 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 écaillées. 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 définies¹, 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.

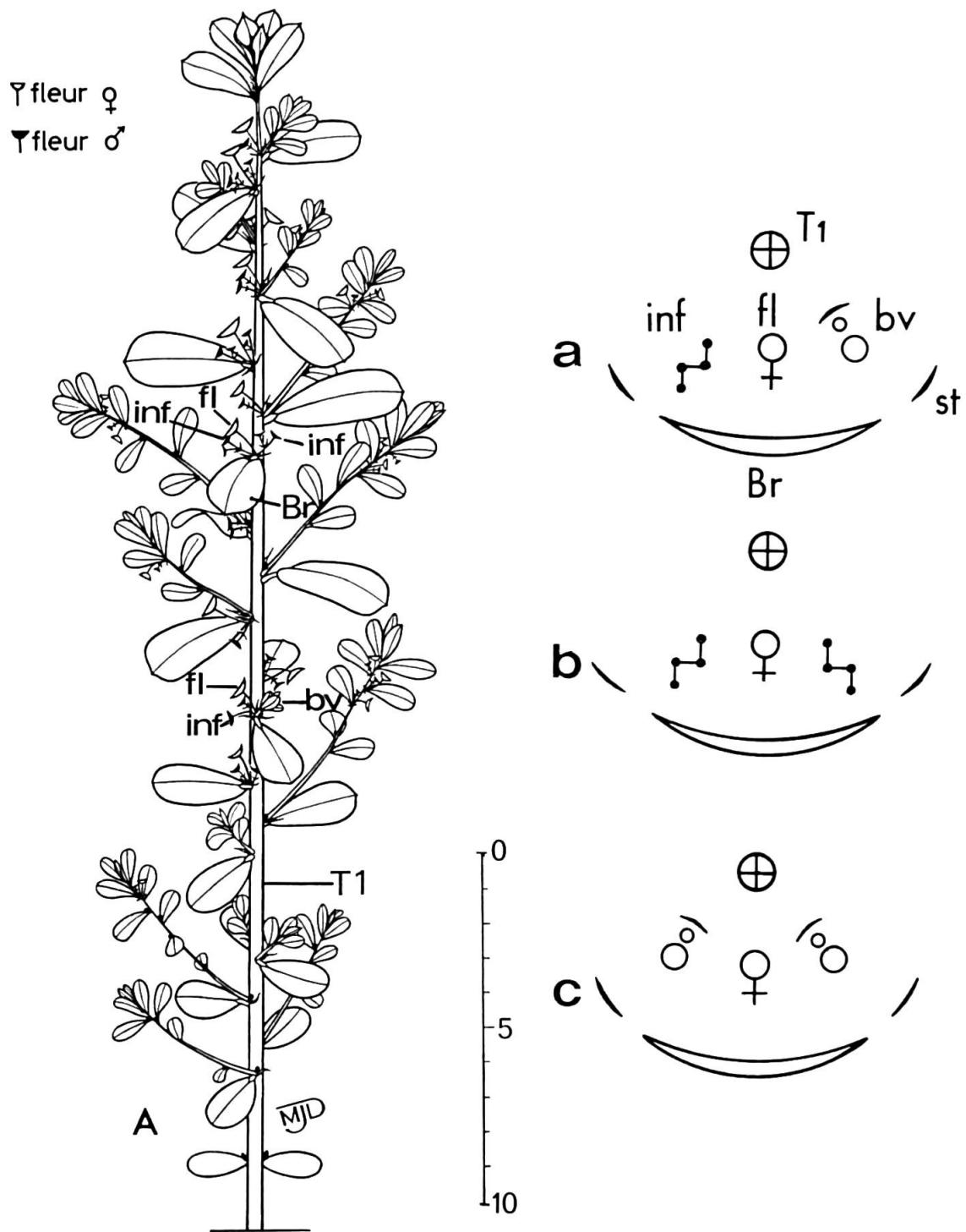


Fig. 8. — *Phyllanthus polygonoides* (espèce ne comprenant que des tiges orthotropes): A, schéma d'ensemble d'un jeune individu (les stipules n'ont pas été figurées); a, b, c: diagrammes des trois types d'aisselles rencontrées. *Br*, feuille bractée; *bv*, bourgeon végétatif pouvant être développé en un rameau plus ou moins long avec, à la base, une première préfeuille écaleuse 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 $\frac{2}{5}$, 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 plagiotope.

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

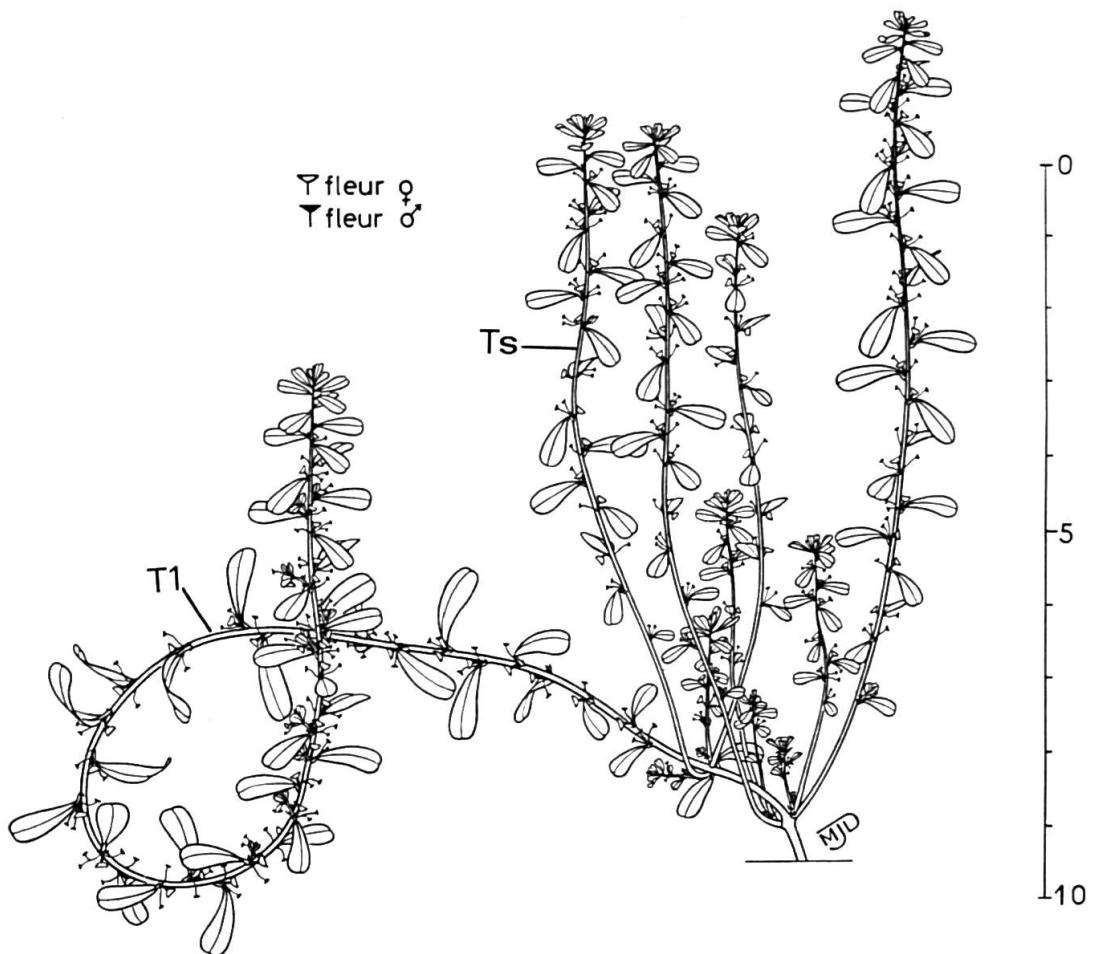


Fig. 9. — *Phyllanthus lacunarius*, jeune individu:
La tige principale orthotrope (T_1) est déjetée sur le côté et relayée par de nombreuses tiges secondaires orthotropes (T_s) issues de sa partie basale.

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 précédente, 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 $\frac{2}{5}$. 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.

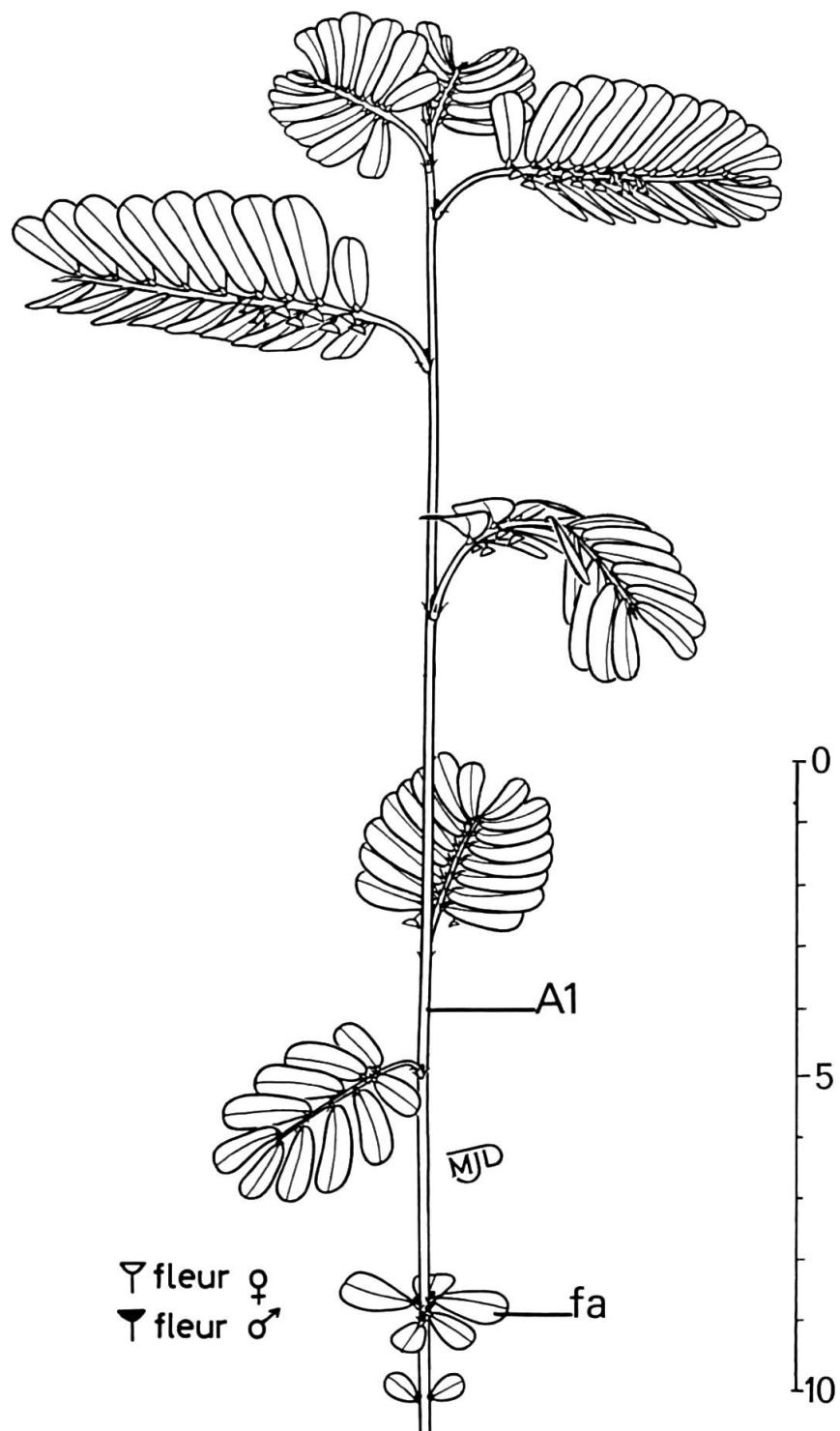


Fig. 10. — *Phyllanthus urinaria*:

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.

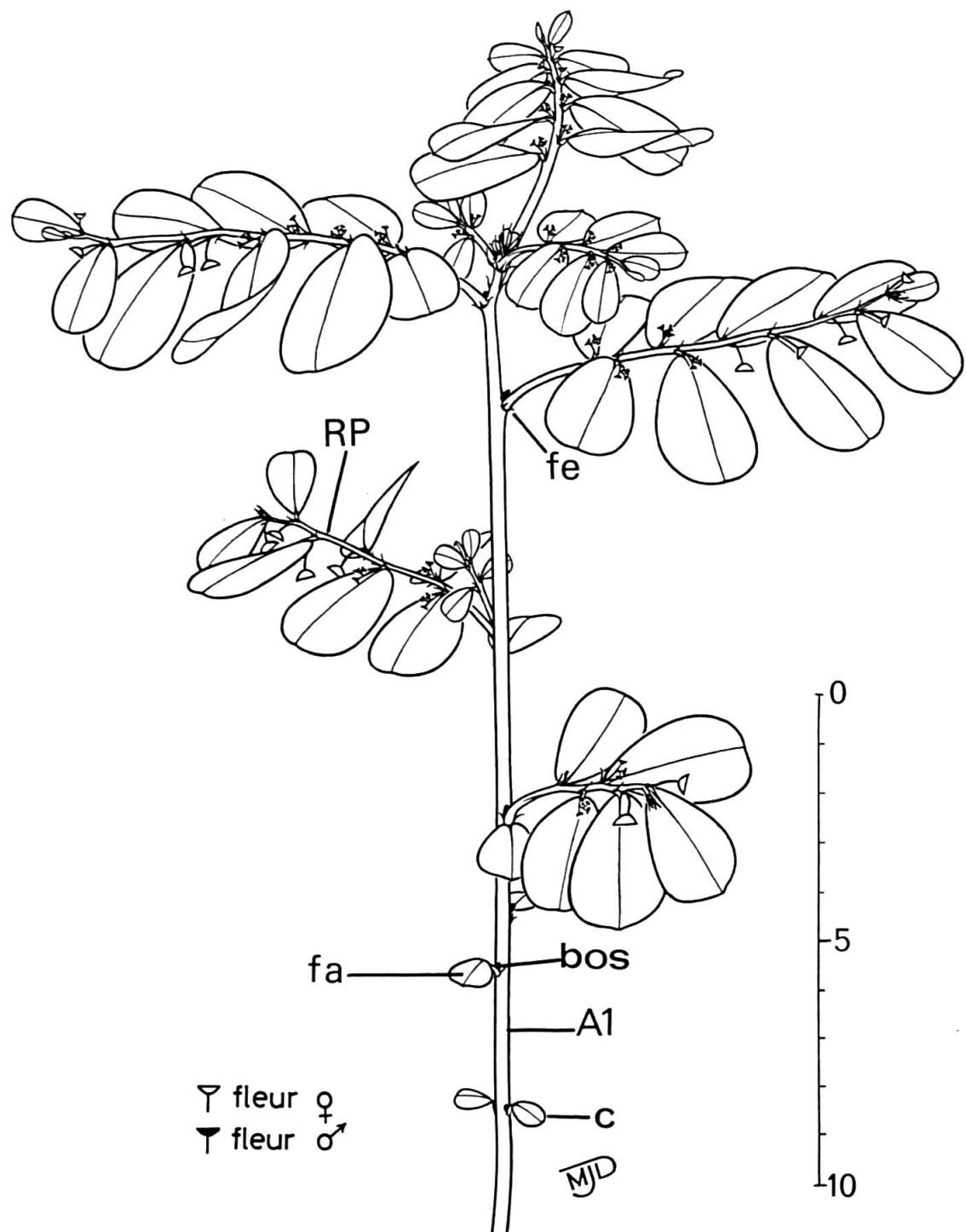


Fig. 11. – *Phyllanthus odontadenius*, taxon à $2n = 56$:
 Schéma d'ensemble d'un jeune individu montrant quatre feuilles assimilatrices au-dessus des cotylédons (les stipules foliaires n'ont pas été figurées). A_1 , axe orthotrope; *bos*, bourgeon orthotrope secondaire; *c*, cotylédon; *fa*, feuille assimilatrice; *fe*, feuille éailleuse; *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 analysées, 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 précédent 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,

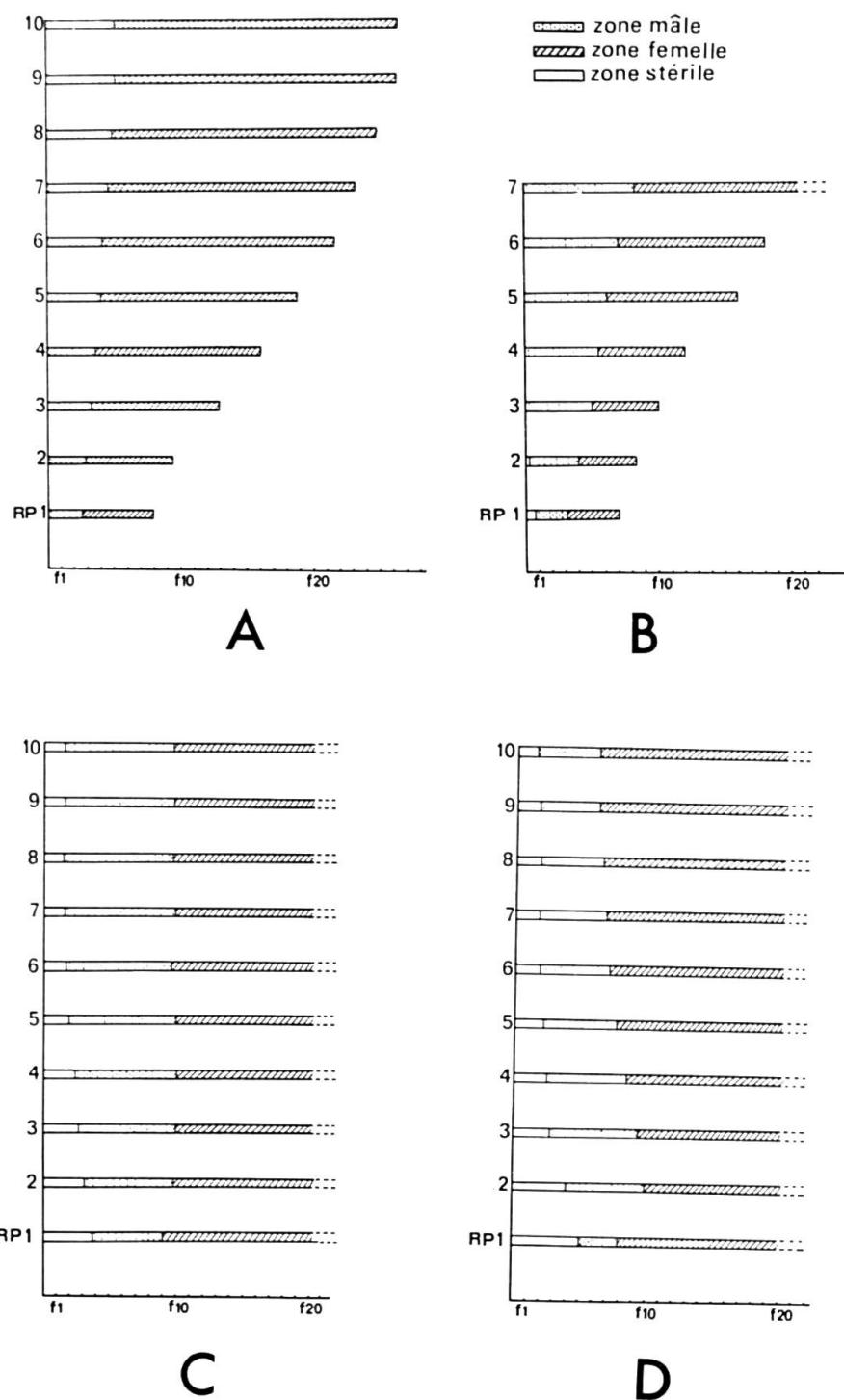


Fig. 12. — Répartition des segments stériles, mâles et femelles sur les premiers rameaux plagiotropes de quatre espèces de *Phyllanthus* à rameaux dimorphes:
 A, *Ph. debilis*; B, *Ph. odontadenius*, taxon à $2n = 56$; C, *Ph. niruri*, taxon à calices femelles colorés en rouge; D, *Ph. niruri* subsp.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

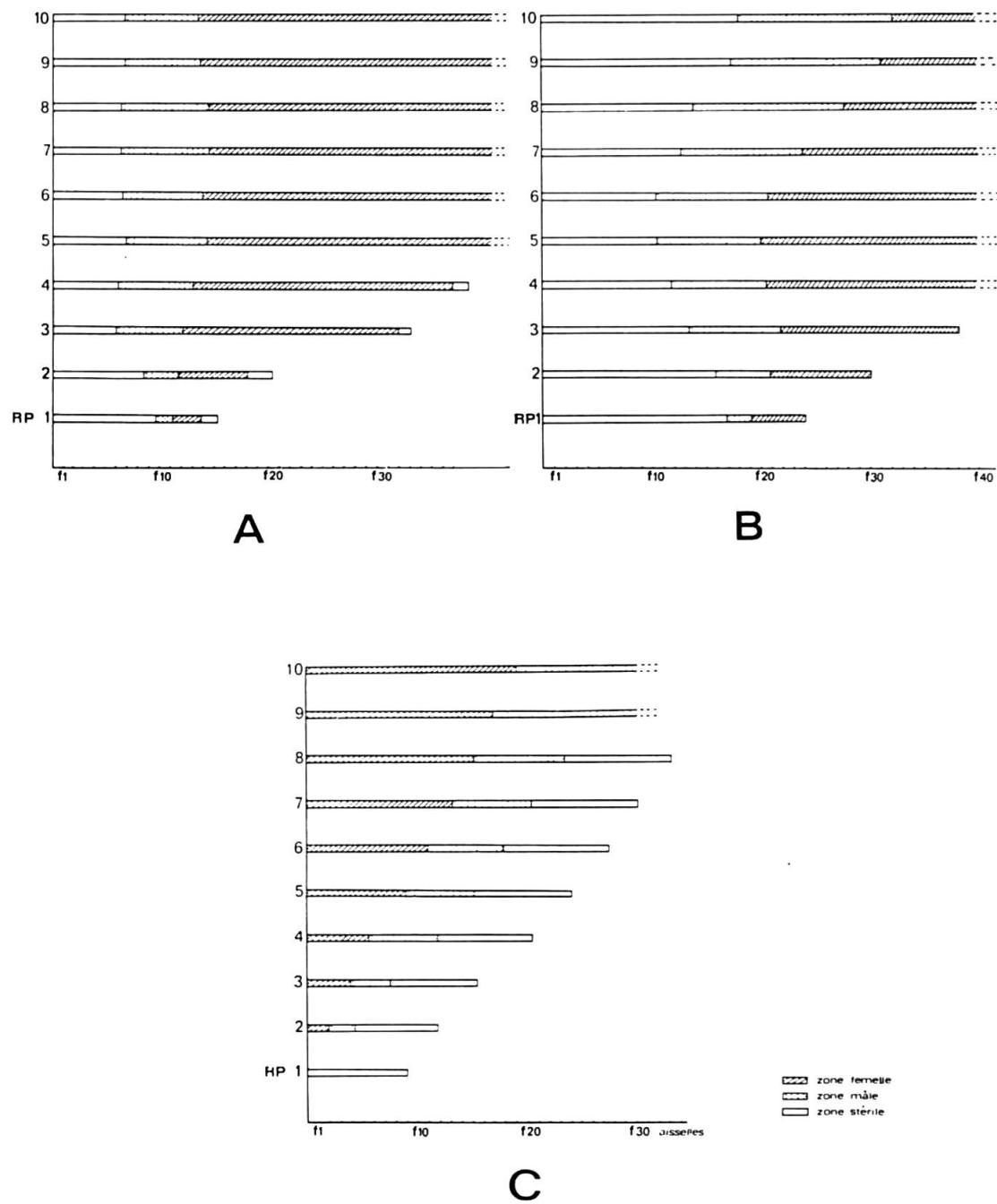


Fig. 13. — Répartition des segments stériles, mâles et femelles sur les premiers rameaux plagiotropes de trois espèces de *Phyllanthus* à rameaux dimorphes:
A, *Ph. sublanatus*; B, *Ph. niruroides*; C, *Ph. urinaria*.

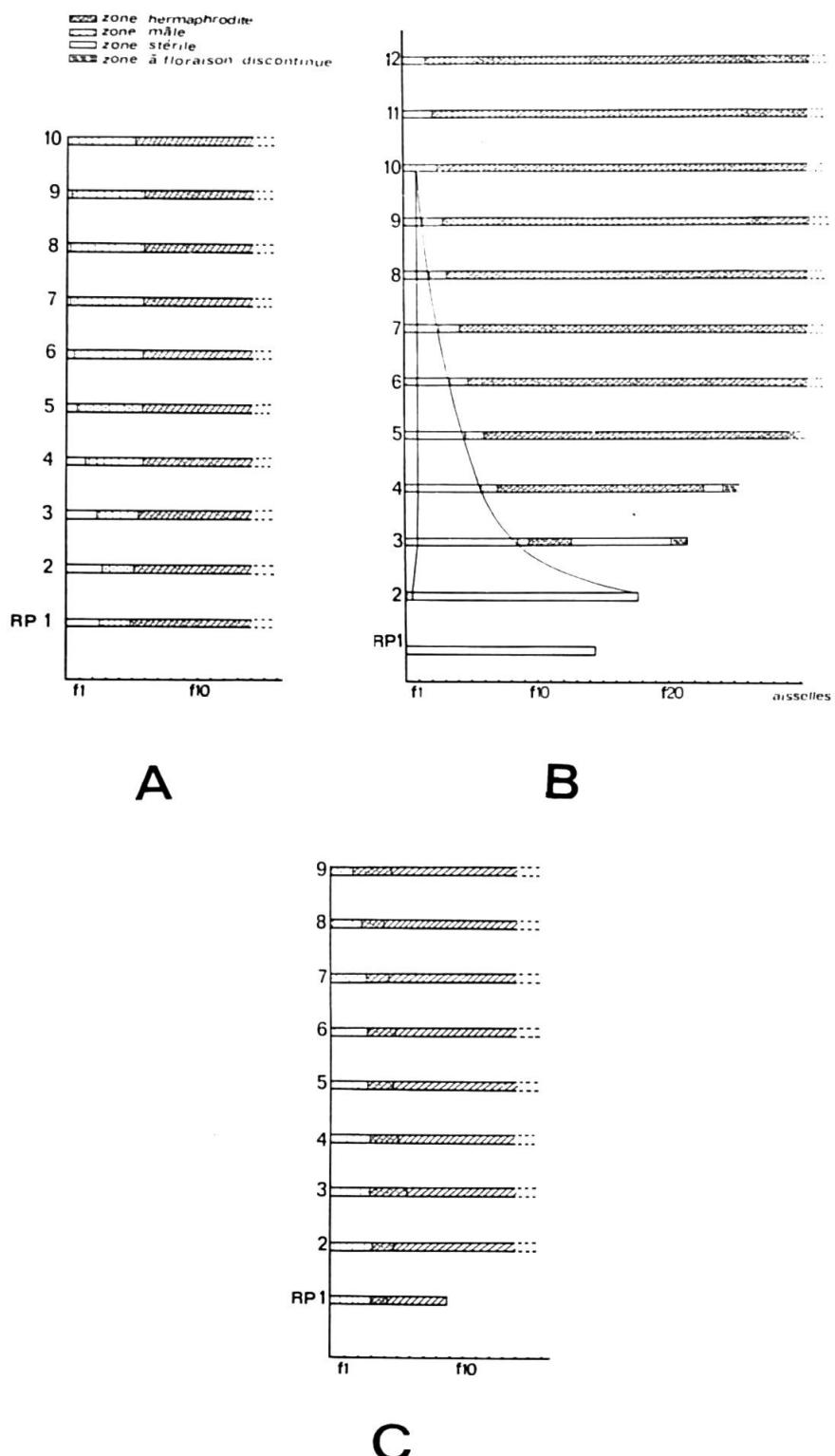


Fig. 14. — Répartition de la zone stérile et des zones florifères sur les premiers rameaux plagiotropes de trois espèces de *Phyllanthus* à rameaux dimorphes:
 A, *Ph. orbiculatus*; B, *Ph. amarus*; C, *Ph. tenellus*.

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,

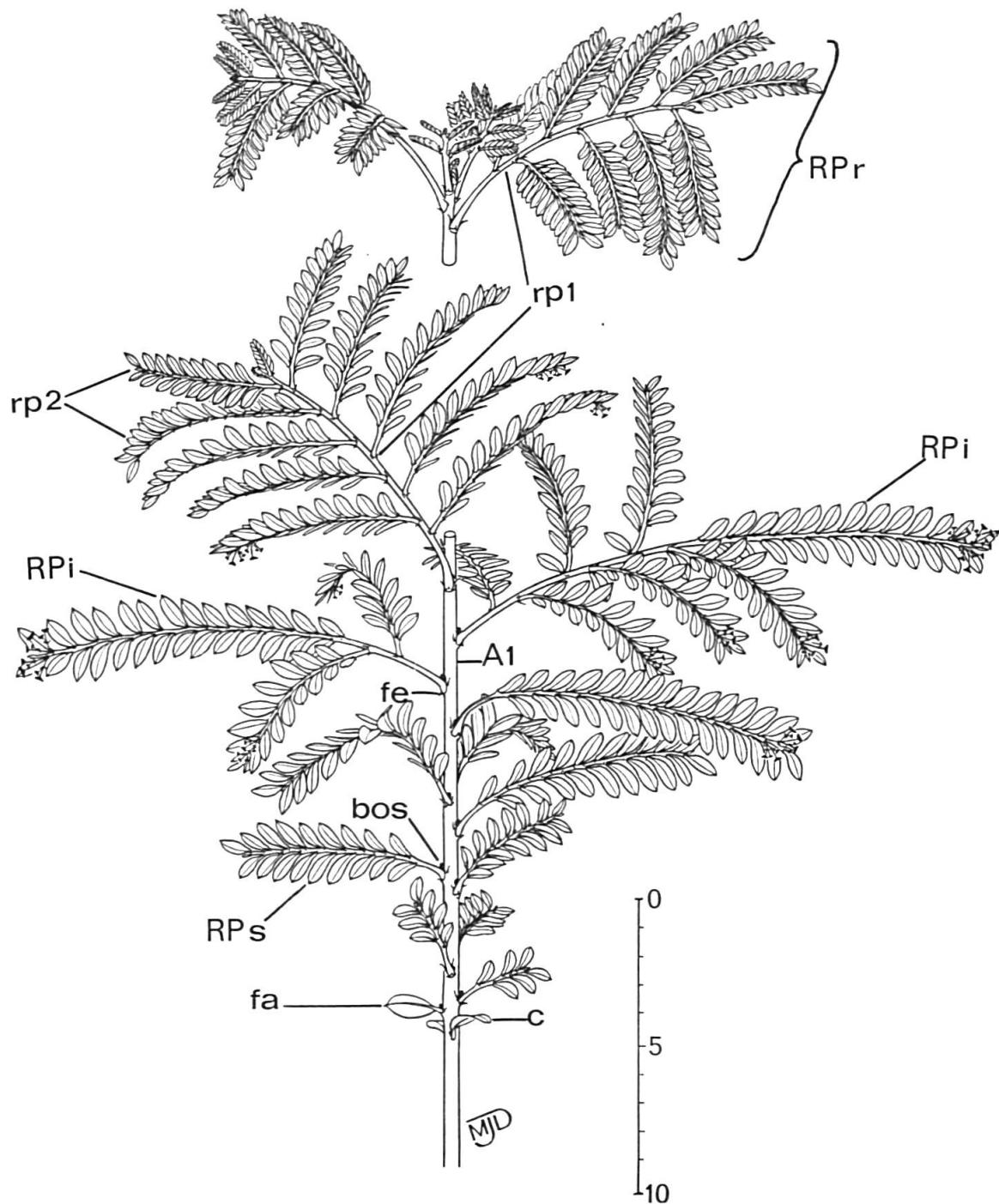


Fig. 15. — *Phyllanthus mimosoides*:
 Schéma d'ensemble de cette espèce à rameaux plagiotropes ramifiés; A_1 , axe orthotrope principal; *bos*, bourgeon orthotrope secondaire; *c*, cotylédon; *fa*, feuille assimilatrice; *fe*, feuille écailleuse; *RPi*, rameau plagiotrope intermédiaire; *RPr*, rameau plagiotrope ramifié avec axe de premier ordre (*rp₁*) et ramification de deuxième ordre (*rp₂*); *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 où, 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 phylogénèse, 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 phylogénèse de la feuille et arriver jusqu'à la feuille simple. En effet, chez le *Ph. pantheranus* 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

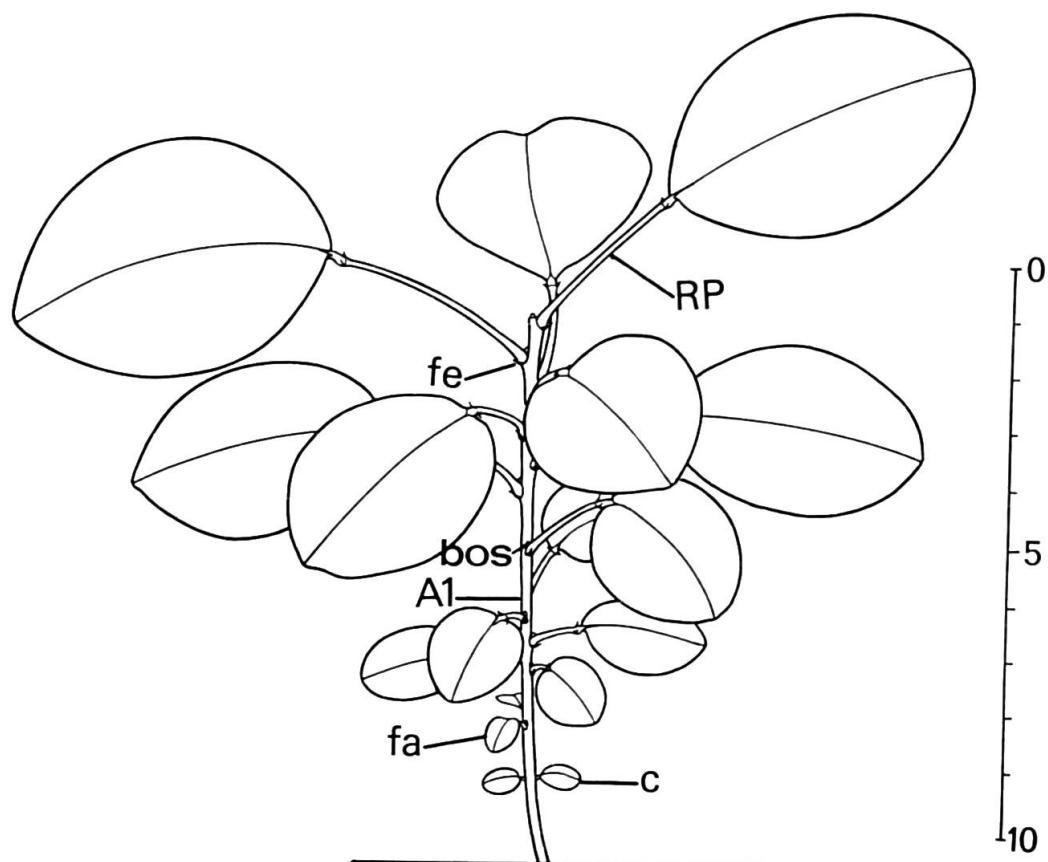


Fig. 16. — *Phyllanthus aeneus*:
Schéma d'ensemble d'un jeune individu présentant seulement des rameaux plagiotropes à aspect de feuille simple. A_1 , axe orthotrope principal; *bos*, bourgeon orthotrope secondaire; *c*, cotylédons; *fa*, feuille assimilatrice; *fe*, feuille écailleuse; *RP*, rameau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

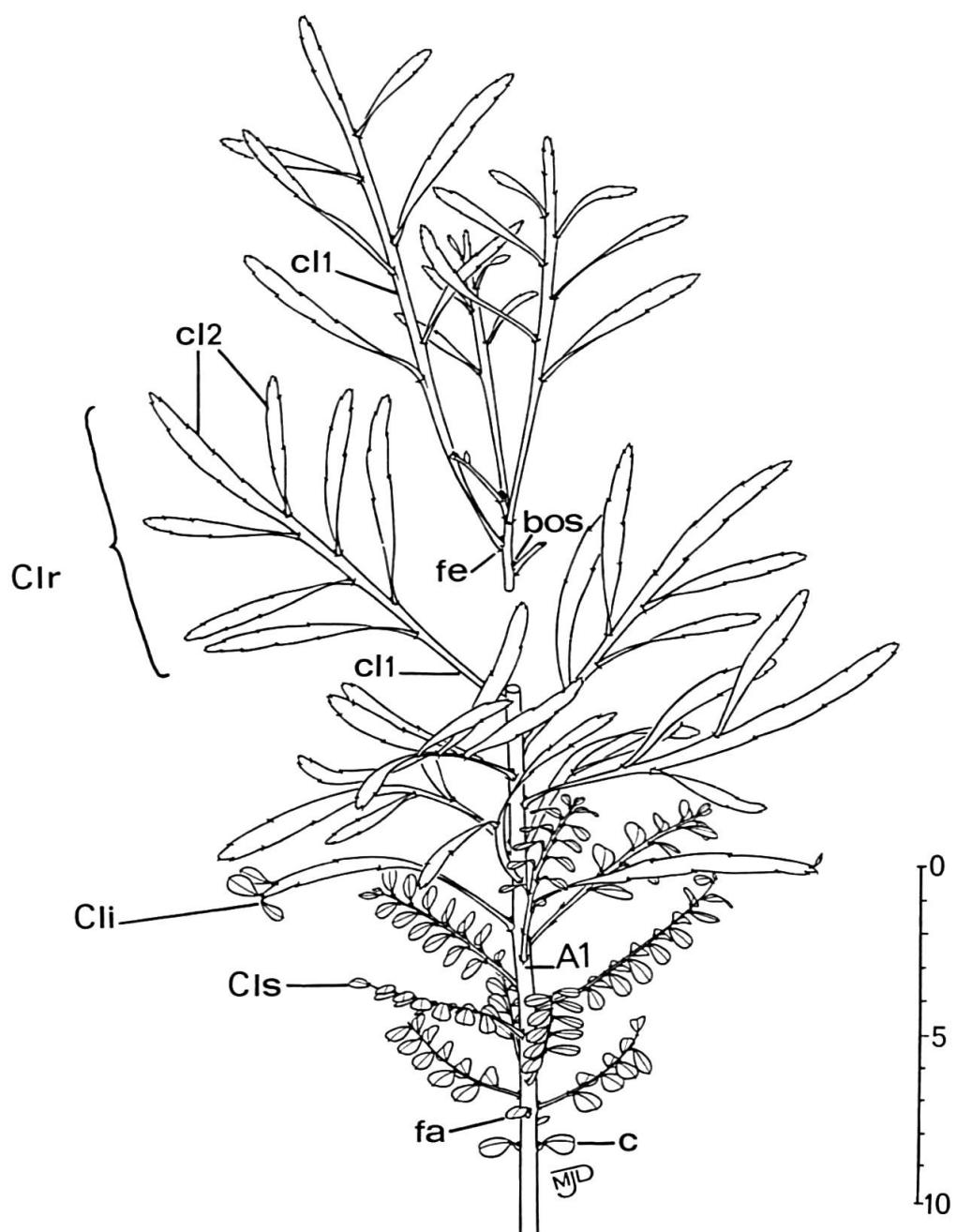


Fig. 17. — *Phyllanthus angustifolius*:

Schéma d'ensemble de cette espèce à cladodes ramifiés. *A₁*, axe orthotrope principal; *bos*, bourgeon orthotrope secondaire; *c*, cotylédon; *cli*, cladode à structure intermédiaire; *Clr*, cladode ramifié avec cladode de premier ordre (*cl₁*) et de deuxième ordre (*cl₂*); *cls*, cladode simple; *fa*, feuille assimilatrice; *fe*, feuille écailleuse.

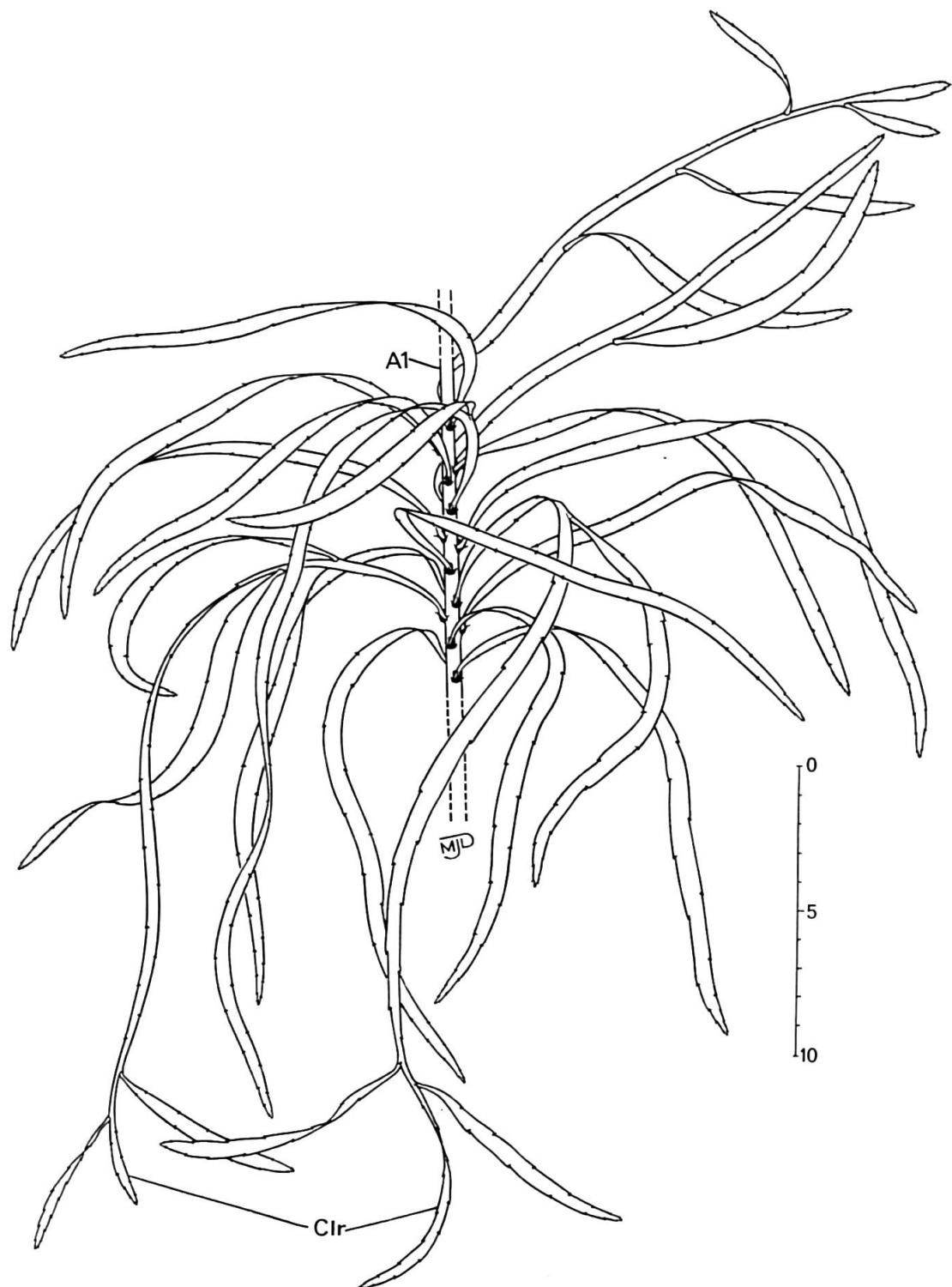


Fig. 18. – *Phyllanthus x elongatus*:
Représentation schématique d'une portion d'axe principal (*A₁*) montrant des cladodes partiellement ramifiés (*Clr*).

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*,

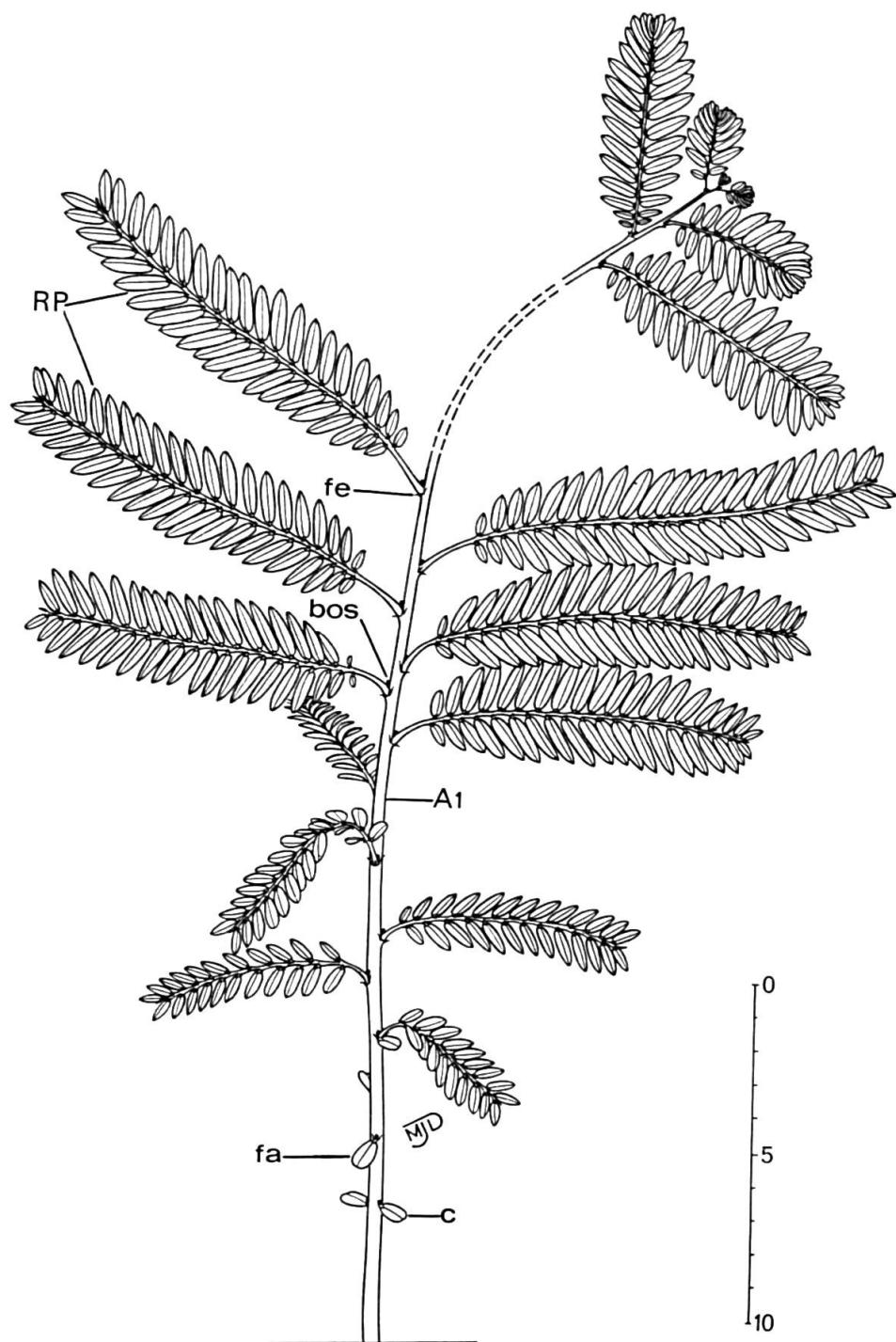
Fig. 19. – *Phyllanthus emblica*:

Schéma d'ensemble de cette espèce où l'axe orthotope principal passe tardivement à la construction plagiotope. A_1 , axe orthotope principal; *bos*, bourgeon orthotope secondaire; *c*, cotylédon; *fa*, feuille assimilatrice; *fe*, feuille écailluse; *RP*, rameau plagiotope.

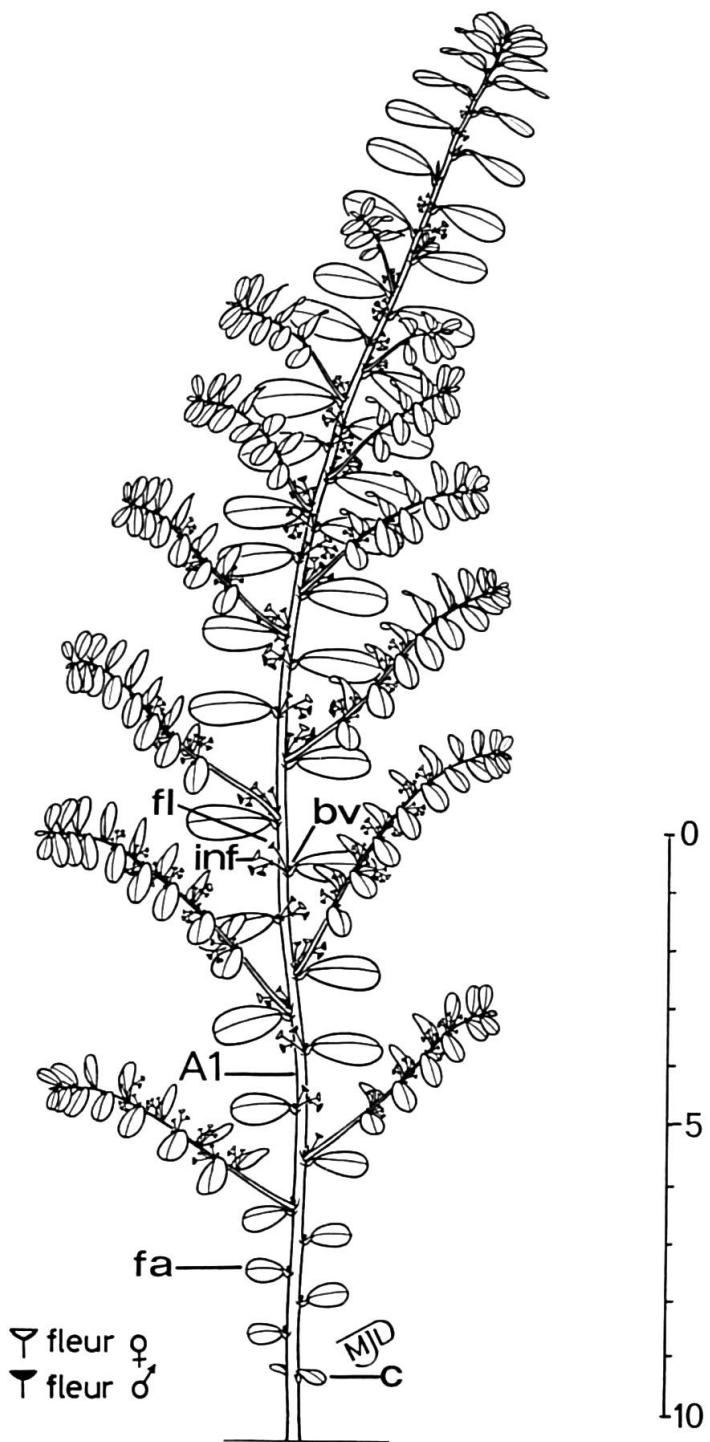


Fig. 20. — *Phyllanthus caroliniensis* subsp. *caroliniensis*:
Schéma d'ensemble de cette espèce dont l'axe principal passe très tôt à la construction
plagiotrope. *A*₁, axe principal; *bv*, bourgeon végétatif; *c*, cotylédon; *fa*, feuille assimilatrice;
fl, fleur mâle; *inf*, inflorescence hermaphrodite.

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, comme chez 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 plagiotope, 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