

**Zeitschrift:** Boissiera : mémoires de botanique systématique  
**Herausgeber:** Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève  
**Band:** 19 (1971)  
  
**Artikel:** Intérêt taxonomique et phylogénique des caractères stomatiques : application à la tribu des Saxifragées  
**Autor:** Gorenflot, R.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-895470>

### **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:** 27.12.2025

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

## Intérêt taxonomique et phylogénique des caractères stomatiques (application à la tribu des Saxifragées)

R. GORENFLOT

Pour être synthétique, la taxonomie moderne doit disposer du maximum de données apportées par les plantes vivantes. Parmi ces données, les caractères stomatiques sont-ils vraiment susceptibles d'occuper une place de choix et à quelles conditions ?

Dès 1866, STRASBURGER eut l'idée d'utiliser les caractères stomatiques comme base d'une classification. Il fut suivi dans ce sens par différents auteurs. VESQUE (1881, 1885, 1889), en particulier, reconnut des types stomatiques définis d'après le nombre, la forme et la disposition des cellules épidermiques entourant les cellules de garde.

Tenant compte de l'importance des types stomatiques, les auteurs de traités d'anatomie systématique les mentionnent pour chaque famille. Par exemple, METCALFE & CHALK (1950) rapportent les stomates des Dicotylédones à quatre types principaux: anomocytique, anisocytique, paracytique et diacytique, c'est-à-dire aux types renonculacé, crucifère, rubiacé et caryophyllacé de VESQUE.

Avec PORSCH (1905), les caractères stomatiques acquièrent une valeur phylogénique. Depuis, ils ont été utilisés, par exemple, par THOMAS & BANCROFT (1913), mais surtout par FLORIN, pour tenter d'établir des relations entre les familles de Gymnospermes actuelles et fossiles.

En fait, il ressort de nombreux travaux, en particulier de ceux de l'école hindoue, que toute conclusion basée seulement sur l'observation d'épidermes adultes ne peut être prise en considération qu'avec beaucoup de prudence. En effet, un même agencement relatif des cellules stomatiques et des cellules compagnes peut dériver de mécanismes différents. C'est pourquoi, une étude ontogénique est nécessaire pour déterminer le type stomatique exact. Depuis une dizaine d'années, des travaux ont été consacrés aux Phanérogames par SEN (1958, Centrospermées), STEBBINS & AL. (1960a, b, 1961, Monocotylédones), BORRILL (1961, sous-espèces de *Dactylis*), WATSON (1962, 1964, Epacridacées et Ericacées), GUYOT (1965, 1966, Ombellifères), DUPONT (1962, 1967, 1968a, b, Mésembryanthemacées), MONCONTIE (1969, Plantaginacées).

La famille des Saxifragacées soulève de nombreux problèmes, en particulier sur les plans taxonomique et phylogénique. Quelles sont les limites de cette famille (au

sens large et au sens strict)? Quelles sont les familles affines? La coupure entre espèces herbacées et espèces ligneuses est-elle rigoureuse? Quels sont les rapports existant entre les différents genres de cette famille...? C'est pourquoi, il nous a paru intéressant de consacrer des recherches aux caractères stomatiques des Saxifragacées pour tenter de résoudre, du moins partiellement, quelques-uns de ces problèmes. Le choix de cette famille a été guidé aussi par des préoccupations d'un autre ordre. Outre les critères morphologiques classiques, d'autres ont été exploités par différents auteurs: critères embryogéniques (LEBÈGUE 1952), caryologiques (en particulier SCHOENNAGEL 1931, SKOVSTED 1934, HAMEL 1953), biochimiques (JAY & LEBRETON 1965, JAY 1969a, b). Nous disposons donc de points de comparaison très intéressants pour établir dans quelles limites les caractères stomatiques peuvent être utilisés du double point de vue taxonomique et phylogénique.

Nous résumons ici les premiers résultats que notre collaborateur F. MOREAU et nous-même avons obtenus sur vingt et une espèces (MOREAU & GORENFLOT 1970, GORENFLOT & MOREAU 1970, MOREAU 1971). F. MOREAU étend ces recherches à la famille entière et aux familles affines.

### Les caractères stomatiques des Saxifragacées

Jusqu'à maintenant, les caractères stomatiques des Saxifragacées n'avaient pas fait l'objet d'études approfondies. Une étude de l'appareil stomatique que FRANCEY (1936) consacra, dans un but taxonomique, aux Dicotylédones, le conduisit à retenir 34 types de stomates adultes. Parmi les Saxifragacées, le *Weinmannia trichosperma* Cav. lui fournit le 33<sup>e</sup> type qu'il définissait ainsi: "Appareil stomatique entouré de huit cellules. Une cloison est dans le prolongement de l'ostiole; trois aboutissent à une des cellules de bordure, quatre à l'autre". Il s'agit, en fait, du type renonculacé de VESQUE.

METCALFE & CHALK (1950) mentionnent que, chez les Saxifragacées, les stomates sont ordinairement du type renonculacé et font remarquer l'intérêt du caractère répartition des stomates foliaires dans la distinction des espèces de *Chrysosplenium* et de *Saxifraga*. En fait, il existe d'autres caractères stomatiques différentiels.

Par exemple, dans le genre *Chrysosplenium*, les deux sections *Oppositifolia* et *Alternifolia* s'opposent nettement. En effet, une étude comparée nous a montré que, dans le premier cas, si les stomates sont localisés uniquement sur la face inférieure des feuilles, ils sont en outre d'assez grande taille (28  $\mu$ ), parfois groupés et grossièrement orientés; alors que dans le second, ils se rencontrent sur les deux faces de la feuille, sont plus petits (23  $\mu$ ), mais jamais groupés ni orientés.

### Le matériel étudié

Notre attention s'est d'abord portée sur 21 espèces herbacées de la tribu des Saxifragées: *Aceriphyllum rossii* (Oliv.) Engl.; *Bergenia ligulata* (Wall.) Engl.; *Sulli-*

*vantia sullivantii* (Torr. & Gray) Britton; *Boykinia elata* (Nutt.) Greene var. *occidentalis* (Torr. & Gray) Rosendahl; *Peltiphyllum peltatum* (Torr.) Engl.; *Saxifraga pensylvanica* L. (sect. I); *S. geum* L. (sect. III); *S. rotundifolia* L. (sect. IV); *S. cuneata* Willd. (sect. VIII); *S. aizoides* L. (sect. X); *S. aizoon* Jacq. (sect. XI); *S. juniperifolia* Adams var. *pseudosancta* (Janka) Engl. & Irmsch. (sect. XII); *S. oppositifolia* L. (sect. XIII); *S. stolonifera* Meerb. (sect. XV); *Tiarella cordifolia* L.; *Heuchera sanguinea* Engelm.; *Tolmiea menziesii* (Pursh) Torr. & Gray; *Mitella diphylla* L.; *Tellima grandiflora* R. Br.; *Chrysosplenium alternifolium* L.; *Ch. oppositifolium* L.

Tous les prélèvements de fragments d'épiderme sont effectués sur la face inférieure de très jeunes feuilles en vue de l'étude du développement stomatique, ou sur des feuilles adultes pour celle des stomates différenciés. Fixation et coloration sont faites au carmin acétique. Les observations ont porté sur de nombreux lambeaux épidermiques de grande surface.

### *Les caractères considérés*

#### *1. Type régulier ou type mélangé.*

Un épiderme est du type régulier si, dans les zones où ils se forment, les stomates sont mis en place sensiblement d'une manière synchrone. Au contraire, un épiderme est du type mélangé quand de nouveaux stomates se forment encore entre les stomates adultes.

#### *2. Types stomatiques.*

Il est tenu compte, à la fois, du développement des stomates et de la structure des épidermes adultes.

La terminologie employée est, d'abord, celle de METCALFE & CHALK (1950) relative à la topographie des épidermes adultes:

- type anomocytique: les cellules entourant le stomate ne possèdent aucun caractère particulier;
- type anisocytique: l'une des trois cellules enveloppant le stomate est plus petite que les deux autres;
- type paracytique: les deux cellules entourant le stomate sont disposées parallèlement à l'ostiole;
- type diacytique: les deux cellules enveloppant le stomate possèdent une paroi commune perpendiculaire à l'ostiole.

En outre, en utilisant la terminologie de FLORIN, il a été précisé des caractères ontogéniques:

- stomate mésogène: les cellules de garde, comme celles qui les entourent directement, dérivent d'une même cellule initiale;



- stomate périgène: les cellules entourant les cellules de garde sont d'origine épidermique, alors que les deux cellules de garde résultent du cloisonnement d'une cellule-mère du stomate;
- stomate méso-périgène: origine mixte des cellules voisines du stomate. Les unes sont issues de la même cellule initiale que celle qui a fourni la cellule-mère du stomate, les autres sont d'origine épidermique.

On trouvera, dans l'article de GUYOT (1966), une définition précise de tous les types stomatiques.

### 3. *Orientation des stomates.*

L'orientation éventuelle du grand axe de l'ostiole par rapport à celui de la feuille ou à la nervation est toujours notée.

### 4. *Cas particuliers.*

La présence d'une couronne simple ou double de cellules péristomatiques a été observée chez certaines espèces.

### *Les résultats (tabl. 1)*

Malgré leur intérêt, ils montrent en particulier une diversité stomatique insoupçonnée à l'intérieur de la tribu des Saxifragées, ces résultats prennent une toute autre valeur à la faveur d'une comparaison avec ceux fournis par des critères caryologiques, biochimiques et embryogéniques.

### **Comparaison des caractères stomatiques, caryologiques, biochimiques et embryogéniques (tabl. 2)**

Seuls les caractères embryogéniques n'ont pas été consignés au tableau 2, car ils sont trop peu nombreux relativement aux espèces considérées. En revanche, ils seront envisagés dans la discussion.

Les caractères caryologiques (nombres chromosomiques de base et types nucléaires) et les caractères biochimiques (composition flavonique) sont empruntés aux auteurs déjà cités.

Malgré le petit nombre d'espèces considérées ici, il est possible de tirer des conclusions montrant, à propos de la tribu des Saxifragées, l'intérêt taxonomique et phylogénique des types stomatiques: si cette tribu se signale par l'hétérogénéité de ses caractères caryologiques, biochimiques et embryologiques, elle est également remarquable pour celle de ses caractères stomatiques.

Le genre *Saxifraga* montre beaucoup de diversité, tant en ce qui concerne le nombre chromosomique de base, que la structure des noyaux. En revanche, il est assez homogène quant à la distribution des flavonoïdes et ne comprend que deux sous-groupes du mégarchétype IV de la deuxième période embryogénique. De même, dans les neuf sections considérées ici, il a été reconnu surtout deux types stomatiques voisins, pouvant d'ailleurs se rencontrer en mélange, les types anomocytiques périgène et méso-périgène (stomates anisocytiques méso-périgènes nombreux chez le *S. aizoon*).

Mais il faut entrer dans le détail pour tester la valeur des critères stomatiques. Considérons, par exemple, le rapprochement que nous avons été conduits à faire entre le *S. aizoides* (sec. X), le *S. juniperifolia* (sect. XII) et le *S. oppositifolia* (sect. XIII), puisque ces trois espèces possèdent les mêmes caractères stomatiques: épiderme de type régulier, stomates de type anomocytique périgène sans couronnes péristomatiques, orientation très régulière des cellules de garde.

Il est frappant, d'abord, de constater qu'un tel rapprochement est confirmé par des caractères caryologiques ( $x = 13$ , noyaux réticulés).

En ce qui concerne le *S. aizoides* et le *S. oppositifolia*, tous ces faits sont en accord avec les hypothèses de BÖCHER (1941) concernant le *S. nathorstii* (Dusén) Hayek du Groenland. Ce taxon ( $2n = 4x = 52$ ), établi au voisinage du *S. aizoides* ( $2n = 2x = 26$ ) et du *S. oppositifolia* ( $2n = 2x = 26$ ), est écologiquement et morphologiquement intermédiaire entre ces deux espèces diploïdes. L'étude de la microsporogénèse a révélé l'existence de 26 bivalents; parmi eux, deux sont de grande taille (caractère du *S. aizoides*) et un, au contraire, particulièrement petit (caractère du *S. oppositifolia*). C'est pourquoi BÖCHER considère le *S. nathorstii* comme un allotétraploïde dérivant d'un hybride *S. aizoides*  $\times$  *S. oppositifolia*.

De même, à propos du rapprochement des *S. aizoides* et *juniperifolia* (sect. X et XII), il faut mentionner l'existence d'un hybride *S. aizoides* L.  $\times$  *S. caesia* L. (*S. patens* Gaud.), le second parent appartenant à la section XII comme le *S. juniperifolia*.

Les genres américains *Tellima*, *Heuchera*, *Mitella*, *Tiarella*, *Tolmiea*, et *Sullivantia* forment un groupe très homogène par leurs caractères biochimiques (moins riche en leucoanthocyanes que les saxifrages typiques, mais néanmoins proche de ces dernières par la nature de leurs constituants) et caryologique (noyaux réticulés chromocentriques,  $x = 7, 14$ ), ce que corroborent leurs caractères stomatiques:

- type anomocytique périgène avec couronnes de cellules péristomatiques;
- formation des stomates selon le mode mélangé;
- absence d'orientation des stomates sur des limbes morphologiquement très comparables.

Les genres *Aceriphyllum*, *Bergenia*, *Chrysosplenium*, *Boykinia* (la section *Pelto-boykinia* mise à part) constituent un groupe caryologiquement assez homogène: même type nucléaire, noyaux semi-réticulés chromocentriques, morphologie chromosomique très voisine, mais nombres de base distincts ( $x = 6, 7, 13$  pour *Boykinia*;  $x = 12, 21$  pour *Chrysosplenium*;  $x = 17$  pour *Aceriphyllum* et *Bergenia*). Mais les



caractères stomatiques et la distribution des flavonoïdes ne sont pas d'accord avec le rapprochement de ces quatre genres. En revanche, les genres *Bergenia* et *Aceriphyllum* se montrent si proches l'un de l'autre, qu'une souche commune est à supposer. En effet, tous deux possèdent des noyaux semi-réticulés chromocentriques à  $x = 17$ , font partie du cercle "ellagique" et ont les mêmes caractères stomatiques.

Si les deux sections du genre *Chrysosplenium* s'opposent par des caractères morphologiques, anatomiques et caryologiques ( $x = 12$  et  $x = 21$ ), il n'existe aucune différence relative à la nature des flavonoïdes ou à leur teneur. D'autre part, les deux espèces étudiées ici présentent les mêmes types stomatiques (types anomocytiques méso-périgène et périgène) et des épidermes de type mélangé, mais le *Ch. alternifolium* comprend, en outre, de nombreux stomates anisocytiques méso-périgènes.

Il faut réserver une mention toute particulière au *Peltiphyllum peltatum*. Par ses caractères caryologiques (son nombre de base  $x = 17$ , par exemple), c'est une espèce évoluée qui n'est probablement pas à sa place naturelle chez les Saxifragoïdées. Ce taxon n'en possède pas les caractères anatomiques, ni les caractères embryologiques, puisque, dans l'état actuel de nos connaissances, c'est la seule espèce de Saxifragacées appartenant au mégarchétype II de la deuxième période. Pourtant, ses flavonoïdes autorisent à le ranger dans le "cercle *Heuchera*", comme les caractères stomatiques (épidermes de type mélangé, type anomocytique en majorité périgène avec couronne péristomatique, stomates non orientés).

Sur le plan stomatique, l'originalité de cette espèce est importante par la diversité des types reconnus. L'exemple du *Peltiphyllum peltatum* doit être considéré plus longuement, et par comparaison avec des espèces présentant cette originalité mais appartenant à d'autres familles, car il est riche d'enseignements et démontre bien l'intérêt général des types stomatiques.

### Intérêt général des types stomatiques basés sur le développement des stomates

#### *Mélange des types stomatiques au niveau d'un organe*

Le premier, TOGNINI (1897) signale des modes différents de développement stomatique d'un organe à l'autre chez une même espèce. D'autres auteurs rapportent des faits comparables: SEN (1958), Chénopodiacees, Amaranthacées et Phytolaccacées; DUPONT (1962, 1968a), Mésembryanthémacées (5,7); PALIWALL (1965), *Basella rubra*; GUYOT (1965), Ombellifères; MONCONTIE (1969), Plantaginacées.

Les types stomatiques peuvent se succéder au cours de la croissance de la feuille. Dans les genres *Foeniculum* et *Scandix* (à stomates bicytiques diacytiques), *Laserpitium* et *Peucedanum* (stomates paracytiques), les premiers stomates apparus sont ordinairement du type anomocytique ou anisocytique (GUYOT 1965). Il en est de même chez le *Peltiphyllum peltatum* et le *Vicia faba*. Chez cette dernière espèce, CHAPPET (1969) montre qu'en fonction de l'âge de la feuille, l'ordre d'apparition des



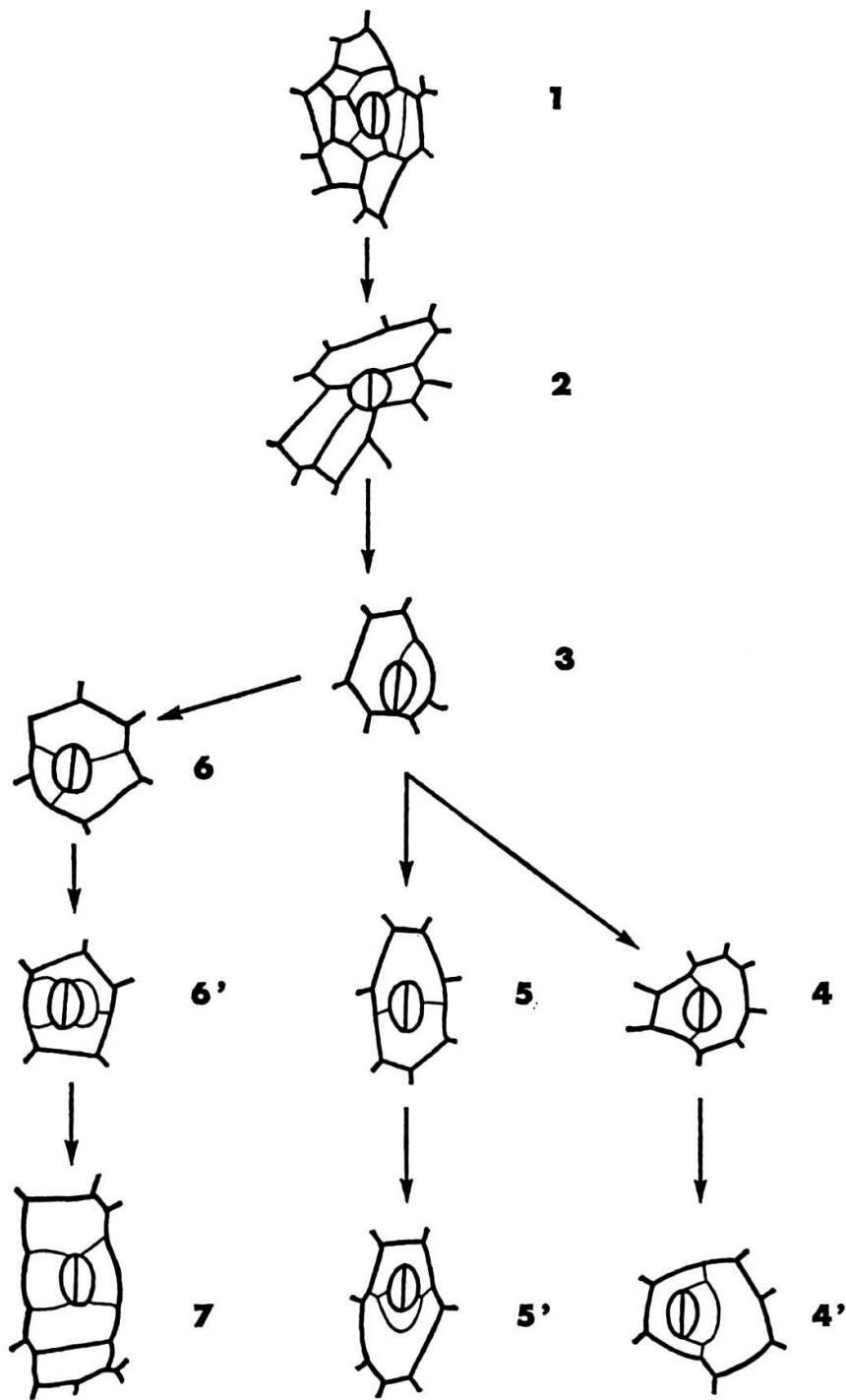


Fig. 1. — Relations phylogéniques des divers types stomatiques rencontrés chez les Ombellifères (d'après GUYOT, 1966):

1, stomate anomocytique périgène; 2, stomate anomocytique méso-périgène; 3, stomate anisocytique méso-périgène; 4 et 4', stomates bicytiques paracytiques; 5 et 5', stomates bicytiques diacytiques; 6, stomate anisocytique mésogène; 6', stomate tétracytique rattachable au type anisocytique; 7, stomate tétracytique.

différents types stomatiques est le suivant: stomates anomocytiques périgènes, anomocytiques méso-périgènes, anisocytiques méso-périgènes, anisocytiques mésogènes, cette succession correspondant, du point de vue ontogénique à un nombre croissant de divisions inégales subies par l'initiale pour former la cellule-mère. Le fait que, dans l'état actuel de nos connaissances, les cotylédons soient de type anomocytique (TOGNINI 1897, DUPONT 1962, 1967, 1968a, 1968b, GUYOT 1966, MONCONTIE & GORENFLOT 1966, PIKUSZ 1969) s'accorde bien avec ces résultats.

Il résulte, de cette apparition échelonnée dans le temps des types stomatiques, que le nombre relatif des stomates appartenant à divers types varie au cours de la croissance foliaire. Le tableau ci-dessous emprunté à CHAPPET (1969) illustre cette variation dans le cas du *Vicia faba*.

Feuilles de	10 cm	20 cm	50 cm
Stomates anomocytiques . . . . .	49,3 %	35 %	31 %
Stomates anisocytiques . . . . .	42,6 %	53 %	64 %
Stomates bicytiques . . . . .	6,8 %	8 %	3 %

Autre conséquence, il arrive souvent qu'un type stomatique soit nettement prédominant et que, pour cette raison, il soit retenu comme type caractéristique d'une espèce ou d'une famille. Dans le cas du *Peltiphyllum peltatum*, par exemple, des feuilles adultes ont montré la formule stomatique suivante:

Type anomocytique périgène . . . . .	88 %
Type anomocytique méso-périgène . . . . .	6 %
Type anisocytique méso-périgène . . . . .	6 %
Type bicytique diacytique . . . . .	quelques rares stomates.

Si l'on tient compte uniquement du fort pourcentage de stomates du premier type, on rapporte le *Peltiphyllum peltatum* au type anomocytique périgène, ce qui est conforme à ce que signalent METCALFE & CHALK (1950) pour la famille des Saxifragacées. En fait, nous pensons que les autres types ne sont pas à négliger, comme le montre ce qui suit.

#### *Relations phylogéniques des divers types de stomates*

Si un même fragment d'épiderme peut comporter des stomates de différents types, il arrive, en outre, que certains stomates représentent des formes de passage d'un type à un autre. De tels cas sont signalés chez les Centrospermées (SEN 1958), les Mésembryanthémacées (DUPONT 1962, 1968a, b), les Pipéracées (PANT & BANERJI 1965) et les Ombellifères (GUYOT 1966).

En se basant sur l'étude des modes de développement intermédiaires, ce dernier auteur parvient à établir des relations phylogéniques entre les divers types de stomates rencontrés chez les Ombellifères (fig. 1): "L'évolution de l'appareil stomatique

se ferait à partir du type anomocytique périgène vers les types anomocytique et anisocytique méso-périgènes et, à partir de ce dernier type, vers les types bicytiques méso-gènes (diacytique ou paracytique) et vers le type anisocytique mésogène, ce dernier aboutissant au type tétracytique.”

Il est important de noter que certaines séries évolutives proposées par CERCEAU-LARRIVAL (1962) à partir des caractères polliniques des Ombellifères, sont en plein accord avec les résultats et les hypothèses de GUYOT.

Si le schéma auquel parvient cet auteur pour les Ombellifères est susceptible d'être étendu dans ses grandes lignes à d'autres familles, on doit s'attendre, dans certains cas au moins, à pouvoir rencontrer chez des genres parvenus à des degrés évolutifs différents, des formules stomatiques différentes. Chacun de ces degrés ne serait pas tant caractérisé par le type stomatique le plus abondant, que par l'existence de types plus évolués, même s'ils sont représentés par un nombre assez faible de stomates. Le cas du *Peltiphyllum peltatum* s'inscrit en faveur de cette hypothèse. En effet, parmi les taxons considérés ici, ce genre s'est révélé, par des caractères variés et nombreux, être probablement le plus évolué. Or, bien que possédant un très fort pourcentage de stomates anomocytiques (94% dans la formule citée plus haut), ses feuilles montrent aussi des stomates de types anisocytique méso-périgène.

Chez un taxon donné, le type stomatique le plus intéressant à considérer ne serait pas forcément le type majoritaire, mais le plus évolué, quelle que soit sa fréquence. Ce type pourrait d'ailleurs être aussi le mieux représenté chez les espèces dont les individus auraient “brûlé” rapidement les stades antérieurs au cours du développement et de la croissance de la feuille, par exemple.

### Conclusions

Au même titre que pour les familles déjà citées et bien que cette étude préliminaire ne porte que sur un petit nombre d'espèces, il a été montré que les caractères stomatiques (en particulier le mode de développement des stomates) doivent être d'une grande valeur, tant sur le plan taxonomique que sur le plan phylogénique, pour résoudre certains problèmes posés par la famille des Saxifragacées.

Si les caractères des stomates ont une place importante, au même titre que ceux du pollen, par exemple, dans la synthèse générale à laquelle tend à parvenir la taxonomie moderne, pour qu'ils puissent être considérés avec le maximum de profit, une grande rigueur doit être apportée à leur étude. C'est ainsi qu'ils doivent être définis, non pas uniquement d'après les épidermes d'organes adultes, mais surtout à la suite d'une étude du développement stomatique, car le même agencement apparent entre cellules de garde et cellules compagnes observé sur deux épidermes adultes peut résulter de processus différents. D'autre part, l'organe de référence doit être le même, le mode de développement étant susceptible, chez une même espèce, d'être différent d'un organe à l'autre. Enfin, il est nécessaire de faire porter les observations, au cours de la croissance de l'organe considéré, sur des surfaces épidermiques assez grandes, afin d'établir des formules stomatiques tenant compte de tous les types rencontrés, plutôt que de faire ressortir uniquement le type majoritaire de l'organe adulte.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BÖCHER, T. W. (1941) On the origin of *Saxifraga Nathorstii* (Dusen) v. Hayek. *Meddel. Grønland*. 131/2: 1-14.
- BORRILL, M. (1961) Epidermal characteristics in the diploid subspecies of *Dactylis glomerata*. *J. Linn. Soc., Bot.* 56: 453-458.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-T. (1962) Plantules et pollens d'Ombellifères. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., Sér. B, Bot.* 14: 1-166.
- CHAPPET, A. (1969) L'appareil stomatique de *Vicia faba* L. Diplôme d'études supérieures, Faculté de Dijon.
- DUPONT, S. (1962) Observations sur les types stomatiques des Ficoidaceae. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 97: 93-98.
- (1967) Les plantules et les stomates dans le genre *Ruschia* (Mésembryanthémacées). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 103: 249-264.
- (1968a) Epidermes et plantules des Mésembryanthémacées. Systématique. Evolution. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 104: 7-64.
- (1968b) Révision des caractères des épidermes et des plantules chez les Mésembryanthémacées. Systématique. Evolution. Thèse, Faculté de Toulouse.
- EMBERGER, L. (1968) *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants*. Ed. 2. Masson, Paris.
- FLORIN, R. [Les nombreuses publications de cet auteur concernant directement ou indirectement les stomates des Gymnospermes actuelles ou fossiles ne peuvent être rapportées ici: voir EMBERGER 1968].
- FRANCEY, P. (1936) Etude de l'appareil stomatique chez les Dicotylédones dans un but taxinomique. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 59: 1-12.
- GORENFLOT, R. & F. MOREAU (1970) Types stomatiques et phylogénie des Saxifraginées (Saxifragacées). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 270: 2802-2805.
- GUYOT, M. (1965) Les types stomatiques et la classification des Ombellifères. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 260: 3739-3742.
- (1966) Les stomates des Ombellifères. *Bull. Soc. Bot. France* 113: 244-273.
- HAMEL, J.-L. (1953) Contribution à l'étude cytotoxinomique des Saxifragacées. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 14: 113-313.
- JAY, M. (1969a) Recherches chimiotaxinomiques sur les plantes vasculaires. XV. Distribution des flavonoïdes chez les Saxifragacées sensu stricto. *Trav. Lab. "La Jaysinia"* 3: 111-165.
- (1969b) *Contribution biochimique à la connaissance taxinomique et phylogénétique des Saxifragacées et familles affines*. Thèse, Faculté des sciences de Lyon.
- & P. LEBRETON (1965) Distribution des flavonoïdes dans le genre *Saxifraga*. *Bull. Soc. Bot. France*. Mémoires: 125-140.
- LEBÈGUE, A. (1952) Recherches embryogéniques sur quelques Dicotylédones dialypétales. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 13: 1-160.
- METCALFE, C. R. & L. CHALK (1950) *Anatomy of the Dicotyledons*. 2 vol. Oxford University Press.
- MONCONTIE, C. (1969) Les stomates des Plantaginacées. *Rev. Gén. Bot.* 76: 491-529.
- & R. GORENFLOT (1966) Développement des stomates chez les Plantaginacées. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 263: 354-357.

- MOREAU, F. (1971) Apport des caractères stomatiques à la taxonomie des Saxifragées. *Bull. Soc. Bot. France* (sous presse).
- & R. GORENFLOT (1970) Les types stomatiques dans la sous-tribu des Saxifraginées (Saxifragacées). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 270: 686-689.
- PALIWALL, G. S. (1965) The development of stomata in *Basella rubra*. *Phytomorphology* 15: 50-53.
- PANT, D. D. & R. BANERJI (1965) Structure and ontogeny of stomata in some Piperaceae. *J. Linn. Soc., Bot.* 59: 223-228.
- PIKUSZ, A. (1969) Formation et croissance de l'appareil stomatique de *Dianthus caryophyllus* L. Diplôme d'études supérieures, Faculté de Dijon.
- PORSCH, O. (1905) *Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie*. Jena.
- SCHOENNAGEL, E. (1931) Chromosomenzahl und Phylogenie der Saxifragaceen. *Bot. Jahrb. Syst.* 64: 266-308.
- SEN, S. (1958) Stomatal types in Centrospermae. *Curr. Sci.* 27: 65-67.
- SKOVSTED, A. (1934) Cytological studies in the tribe Saxifrageae. *Dansk Bot. Ark.* 8: 1-52.
- STEBBINS, G. L. & S. K. JAIN (1960a) Development studies of cell differentiation in the epidermis of Monocotyledons. I. *Allium*, *Rhoeo*, and *Commelina*. *Developm. Biol.* 2: 409-426.
- & S. S. SHAH (1960b) Development studies of cell differentiation in the epidermis of Monocotyledons. II. Cytological features of stomatal development in the Gramineae. *Developm. Biol.* 2: 477-500.
- & G. S. KHUSH (1961) Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf epidermis of Monocotyledons and its bearing on their phylogeny. *Amer. J. Bot.* 48: 51-59.
- STRASBURGER, E. (1866) Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 5: 297-342.
- THOMAS, H. & N. BANCROFT (1913) On the cuticles of some recent and fossil cycadean fronds. *Trans. Linn. Soc. London ser. 2*, 8: 155-204.
- TOGNINI, F. (1897) Contribuzione allo studio della organogenia comparata degli stomi. *Atti Ist. Bot. Univ. Pavia ser. 2*, 4: 1-41.
- VESQUE, J. (1881) De l'anatomie des tissus appliquée à la classification des plantes. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. ser. 2*, 4: 1-56.
- (1885) Caractères des principales familles gamopétales tirés de l'anatomie des feuilles. *Ann. Sci. Nat. Bot. ser. 7*, 1: 183-360.
- (1889) De l'emploi des caractères anatomiques dans la classification des végétaux. *Bull. Soc. Bot. France* 36: 41-89.
- WATSON, L. (1962) Taxonomic significance of stomatal distribution and morphology in Epacridaceae. *New Phytol.* 61: 36-40.
- (1964) The taxonomic significance of certain anatomical variations among Ericaceae. *J. Linn. Soc., Bot.* 59: 111-125.