

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique =
international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 22 (1967)

Heft: 2

Artikel: Etudes sur l'anatomie et la morphologie des Podostémacées

Autor: Schnell, R.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-880394>

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: 04.02.2026

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

Etudes sur l'anatomie et la morphologie des Podostémacées

R. SCHNELL
Laboratoire de botanique tropicale
Université de Paris

SOMMAIRE

	Page
Résumés	158
I. INTRODUCTION	159
Historique	159
Caractères anatomiques fondamentaux	160
Les interprétations morphologiques	160
Matériel étudié. Techniques	160
II. LA FAMILLE DES PODOSTÉMACÉES. PROBLÈMES TAXINOMIQUES ET STRUCTURAUX	161
La famille des Podostémacées	161
Les affinités des Podostémacées. Historique	163
L'ancienneté des Podostémacées	168
III. LES PROBLÈMES MORPHOLOGIQUES	172
Le problème du « thalle » et de la tige feuillée	172
Les caractères originaux des « feuilles » des Podostémacées	173
La dichotomie chez les Podostémacées	174
Le problème de la « racine » des Podostémacées	175
L'inflorescence des <i>Mourera</i>	178
La variabilité intraspécifique du nombre des étamines	178
IV. LES PROBLÈMES ANATOMIQUES	179
V. ETUDE ANATOMIQUE DE QUELQUES PODOSTÉMACÉES DE GUYANE	180
<i>Tristicha trifaria</i>	180
<i>Mourera fluviatilis</i>	182
<i>Marathrum capillaceum</i>	185

	Page
<i>Apinagia flexuosa</i>	186
<i>Apinagia richardiana</i>	188
<i>Apinagia af. richardiana</i>	189
<i>Apinagia af. marowynensis</i>	189
<i>Alpinagia staheliana</i>	194
<i>Oserya perpusilla</i>	195
 VI. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES	197
Problèmes généraux envisagés	197
Le parenchyme général	198
Remarques sur les concrétions siliceuses	199
Le xylème	200
La lacune axiale des stèles	201
Le phloème	202
Les recloisonnements cellulaires dans les stèles	202
Les petites stèles et l'interprétation des structures	203
Remarques sur l'interprétation de la structure des stèles	203
Remarques sur l'interprétation des dichotomies	205
Remarques sur la feuille de <i>Mourera fluviatilis</i> et l'interprétation de ses appendices	206
Les microphyllles de <i>Tristicha</i> et la dualité structurale des Podostémacées	208
 VII. CONCLUSIONS GÉNÉRALES. APPLICATION DES STRUCTURES A UN ESSAI D'INTERPRÉ- TATION TAXINOMIQUE	209
 INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	222

RÉSUMÉ

L'étude d'espèces sud-américaines appartenant aux genres *Apinagia*, *Oserya*, *Marathrum*, *Mourera*, *Tristicha*, a permis de retrouver des structures antérieurement décrites: absence de lacunes aéifères dans les parenchymes, «stèles» possédant dans leur région centrale quelques éléments de xylème, dont les épaississements annelés (souvent très espacés) ou spiralés ne présentent fréquemment que de façon très discrète les caractères de la lignification; ces éléments sont des trachéides; ils entourent généralement une lacune axiale.

Des recloisonnements cellulaires s'observent dans les stèles, tant dans leur région périphérique, souvent collenchymateuse, que dans leur région centrale, au voisinage du xylème, où ils aboutissent à de courtes files radiales de cellules à membrane mince.

L'étude des petites «stèles», plus simples, paraît permettre d'interpréter ces structures. Le xylème y est réduit, parfois à un seul élément, voire absent. La lacune axiale y est très petite, ou fait même défaut. Les éléments recloisonnés périphériques — qui paraissent représenter le phloème — y constituent des îlots plus ou moins disposés en cercle; les recloisonnements centraux n'existent pas. Ces stèles ont une structure d'apparence centrique, sans qu'il soit possible de préciser si celle-ci est secondairement acquise ou primitive. Une telle disposition, bien qu'elle se retrouve, à des degrés divers, chez d'autres hydrophytes, pose cependant le problème de l'archaïsme possible de cette structure. D'autres faits, par ailleurs, paraissent plaider en faveur de la grande ancienneté des Podostémacées: trachéides annelées ou spiralées, à épaississements souvent très espacés, fréquence des dichotomies, biogéographie de la famille.

Les «épines charnues» de la feuille de *Mourera fluviatilis*, situées à la fourche des nervures, et ayant une structure semblable à celle de ces dernières, paraissent témoigner d'une ramification tridimensionnelle de la feuille.

SUMMARY

A study of the South American species of the genera *Apinagia*, *Oserya*, *Mourera*, and *Tristicha* has confirmed the presence of anatomical details previously described: lack of air-spaces in the parenchymata, "steles" having in their centre a few xylem elements whose annular (often very spaced) or spiral thickenings are often hardly lignified; these are tracheids; they are usually situated around an axial cavity.

Certain stelar cells display secondary partitioning, these may be found both in the peripheral, often collenchymatous, region and in the central zone, near the xylem, where they form short radial chains of thin-walled cells.

A study of the small "steles", which are of a simpler composition enables an interpretation of these structures. Here the xylem is reduced to a single element, or even absent. The axial cavity is minute, or lacking. The peripheral partitioned cells—which appear to represent the phloem—form islets which are more or less disposed in a circle. No such elements are to be found in the central area. These steles appear to be centric although it is impossible to say whether it is of primitive or secondary origin. This type of arrangement, although it is found in varying degrees in other hydrophytes, raises the problem concerning its evolutionary age. Other features tend to indicate that the Podostemaceae are of very ancient origin: Tracheides with widely spaced annular or spiral thickenings; frequent dichotomy; the biogeography of the family.

The "fleshy spines" of the leaf of *Mourera fluviatilis*, situated in the "axis" of the veins, and which have a structure similar to the latter, suggest a three-dimensional branching of the leaf.

ZUSAMMENFASSUNG

Bei der Untersuchung südamerikanischer Arten der Gattungen *Apinagia*, *Oserya*, *Marathrum*, *Mourera* und *Tristicha* wurden einige schon früher beobachtete Strukturen wiedergefunden: die Abwesenheit luftfüllter Hohlräume im Parenchym; das Auftreten von Xylelementen nahe dem Zentrum der « Stele », die oft sehr diskret ausgebildeten Verholzungsmale, welche die spiraligen oder ringförmigen (und dann oft sehr entfernt stehenden) Verdickungen dieser Xylelemente aufweisen; diese sind Tracheiden, welche normalerweise einen axialen Hohlraum umgeben.

Gekammerte Zellen kann man sowohl in der peripheren, oft kollenchymatischen Zone der Stele beobachten als auch nahe deren Zentrum, wo sie in Form kurzer radialer Zellreihen mit dünnen Zwischenmembranen auftreten.

Die Untersuchung kleinerer, einfacher gebauter « Stelen » scheint eine Deutung dieser Strukturen zu gestatten. Hier ist das Xylem schwach ausgebildet, oft auf ein einziges Element reduziert, oder fehlt sogar völlig. Der axiale Hohlraum ist sehr klein oder verschwindet ganz. Die peripheren gekammerten Zellen, welche das Phloem zu vertreten scheinen, bilden mehr oder weniger deutlich in einem Kreis angeordnete Inseln; in der Zentralzone fehlen Zellunterteilungen. Solche Stelen sind ihrer Erscheinung nach zentrisch gebaut, ohne dass man diesen Bautyp mit Sicherheit als ursprünglich oder als abgeleitet bezeichnen könnte. Dennoch stellt eine derartige Anordnung, welche man in verschieden guter Ausprägung auch bei anderen Hydrophyten wiederfindet, das Problem ihrer möglichen Ursprünglichkeit. Auch andere Tatsachen scheinen ja für das hohe Alter der Podostemaceen zu sprechen: spiraling oder annular verdickte Tracheiden mit oft sehr entfernt stehenden Ringstrukturen, häufiges Auftreten von Dichotomien, geographische Verbreitung.

Die « fleischigen Dornen » der Blätter von *Mourera fluviatilis*, welche den Nervengabelungen entspringen und in ihrer Struktur den Blattnerven selbst ähneln, scheinen einen dreidimensionalen Verzweigungsmodus der Blätter zu bezeugen.

I. INTRODUCTION

Historique

Dès 1847, Gardner s'était préoccupé de la structure des Podostémacées. Les premières recherches anatomiques méthodiques concernant cette famille paraissent

être celles de Cario (1881) sur *Tristicha trifaria* (*T. hypnoides*). Par la suite, des recherches anatomiques sur cette famille très aberrante ont été effectuées par Warming (1881-1890), Wächter (1897), Willis (1902), Mildbraed, qui lui consacra sa thèse en 1904, de même que Matthiesen en 1906, Goebel, Went (1908-1926), Gaffier (1932), Steude (1935). De ces travaux, ceux de Warming, de Willis, et de Went sont particulièrement importants. Des synthèses sur l'anatomie et la morphologie des Podostémacées ont été publiées par Warming (1890), Goebel (1891, 1913), Velenovsky (1907), Engler (1930), Gaffier (1932), Metcalfe et Chalk (1957).

Caractères anatomiques fondamentaux

Ces divers travaux ont mis en évidence un certain nombre de faits structuraux importants, qui éloignent cette famille à la fois de l'ensemble des Angiospermes et des plantes aquatiques classiques :

- absence de lacunes dans le parenchyme,
- présence de concrétions siliceuses, parfois extrêmement abondantes,
- absence d'endoderme et de péricycle,
- appareil conducteur aberrant, parfois entièrement cellulosique, parfois pourvu d'éléments annelés ou spiralés — la disposition des faisceaux étant, suivant les auteurs, interprétée comme collatérale (Warming, Mildbraed) ou comme concentrique (Matthiesen).

Les interprétations morphologiques

La morphologie des Podostémacées révèle aussi une originalité profonde, et a donné lieu à des interprétations divergentes et controversées. Si certains auteurs ont parlé de tiges, feuilles, rhizomes (Tulasne) et racines — accordant parfois à ces dernières un rôle fondamental (Warming, Engler) — d'autres ont employé le terme de *thalle*, même lorsque celui-ci paraît différencié en tiges et feuilles (Metcalfe et Chalk : 1101). Ce terme de *thalle* a d'ailleurs été utilisé, par divers auteurs, dans des acceptations très différentes. L'étude anatomique, en laquelle on s'attendrait à trouver une base précise permettant d'étayer les interprétations morphologiques, n'a, jusqu'à présent, pas paru susceptible d'apporter aucune conclusion.

Matériel étudié. Techniques

Le matériel étudié dans le présent travail provient des hauts de rivières de Guyane, où nous avons effectué, en 1961, une mission¹, dans le cadre des prospections entreprises sur l'initiative de M. le professeur Aubréville.

Le présent travail a eu pour objets essentiels l'étude de l'appareil conducteur et certains problèmes de morphologie foliaire, particulièrement dans le genre *Mourera*.

Outre les coupes à la main, qui ont l'avantage de permettre une bonne étude des stèles, mais présentent des difficultés en raison du parenchyme général très mou

¹ Nous tenons à remercier ici le Centre National de la Recherche Scientifique et l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer pour l'appui matériel qu'ils ont apporté à cette mission.

et fragile, nous avons pratiqué un grand nombre de coupes au microtome. Ces dernières — quelle que soit la technique utilisée — sont généralement déformées, voire lacérées, en raison des concrétions siliceuses. Nous avons donc été amené à procéder à une désilicification de cinq jours à l'acide fluorhydrique, suivie d'un rinçage à l'eau, puis d'une déshydratation aux alcools butylique et éthylique, et d'une inclusion classique à la paraffine; ainsi ont pu être obtenues des coupes à cellules non déformées; par contre le traitement désilicifiant entraîne l'inconvénient majeur d'une considérable difficulté de coloration des éléments lignifiés. La désilicification a pu être évitée pour certains organes jeunes (tels que fleurs encore incluses dans la tige). De façon générale les colorants utilisés ont été soit le carmin aluné et le vert d'iode, soit le vert lumière et la fuchsine ou la safranine, soit l'hématoxyline. La lignification a été précisée à la phloroglucine chlorhydrique, et par l'examen en lumière polarisée. Des macérations à la potasse ou à l'acide chromique ont permis, par dilacération, d'isoler les éléments du xylème, préalablement colorés (rosanine, ...).

L'identification des espèces a été effectuée en nous servant des très remarquables mémoires de P. van Royen (1951, 1953), ainsi que des travaux antérieurs et des diagnoses originales. Nous avons de plus examiné les spécimens, et particulièrement les types, conservés au Muséum national d'histoire naturelle de Paris et au Muséum botanique de l'Université d'Utrecht¹.

Nous exprimons notre reconnaissance à M. le professeur Aubréville, directeur du Laboratoire de phanérogamie du Muséum de Paris, ainsi qu'à M. le professeur Lanjouw, directeur du Muséum botanique d'Utrecht, et à ses collaborateurs, et particulièrement à M^{me} A. M. W. Mennega, Conservateur de l'herbier, et à MM. P. A. Florschütz et P. J. Maas, qui nous ont aimablement communiqué divers spécimens qu'ils ont récoltés. Nos remerciements vont également à notre confrère et ami F. Hallé, qui nous a confié bon nombre de spécimens intéressants de ses récoltes guyanaises.

Nous tenons enfin à remercier ici tous ceux de notre laboratoire qui nous ont, à des titres divers, apporté leur aide: M. G. Cusset, maître-assistant, M^{me} Tran Thi Tuyet-Hoa, attachée de recherches au C.N.R.S., M^{me} J. Duredon, aide technique.

II. LA FAMILLE DES PODOSTÉMACÉES. PROBLÈMES TAXINOMIQUES ET STRUCTURAUX

La famille des Podostémacées

Crée en 1815 par L. C. Richard, la famille des Podostémacées², qui comprenait alors 20 genres et 77 espèces, a été subdivisée par Tulasne (1849) en deux tribus: Eupodostémées, à fleurs hermaphrodites; Hydrostachyées, à fleurs unisexuées.

¹ L'étude systématique de nos récoltes sera publiée prochainement. Les spécimens étudiés ici ont été conservés dans l'alcool. Ils portent le même numéro que les exsiccata correspondants des mêmes plantes. Lorsqu'il s'agit d'échantillons récoltés par d'autres que nous, le nom du collectionneur est placé avant le numéro de récolte cité.

² Comme l'a souligné Sprague, le terme de Podostémacées est, étymologiquement, plus correct que celui de Podostémonacées.

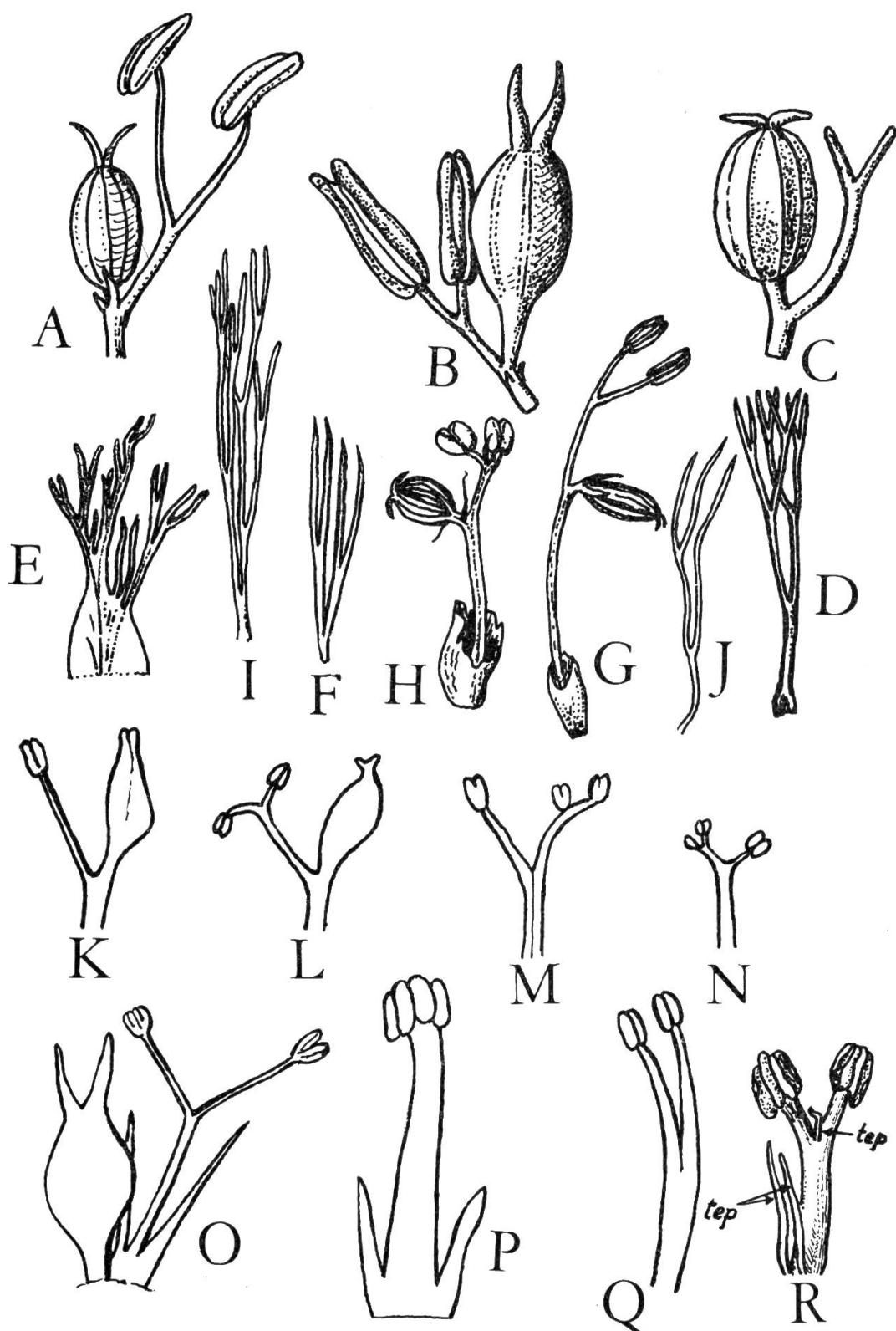


FIG. 1. — La dichotomie chez les Podostémacées

a: Fleur de *Jenmaniella varians* Engl.; **b**: Fleur d'*Inversodicraea batangensis* Engl.; **c**: Fleur d'*Inversodicraea zenkeri* Engl.; **d**: Feuille d'*Inversodicraea zenkeri* Engl.; **e**: Sommet de la

Weddell, en 1872, sépare les Hydrostachyées des Podostémacées, qu'il divise en trois tribus: Tristichées, Weddellinées, Eupodostémées. Warming après avoir conservé les *Hydrostachys* parmi les Podostémacées (1890), les en sépare ensuite (1891) en une famille distincte, sans parenté directe. Engler (1895) met également à part la famille des Hydrostachyacées — qu'il place en 1930 dans un ordre des Hydrostachyales, proche des Pipérales et des Salicales — donc très éloigné des Podostémacées. Hutchinson conserve les Podostémacées et les Hydrostachyacées groupées dans un même ordre des Podostémiales. Beaucoup d'auteurs actuels ont gardé cette conception d'une affinité des deux familles.

Outre les structures florales, divers caractères séparent les Podostémacées des Hydrostachyacées:

l'embryologie des deux familles est différente, alors que les Podostémacées présentent des concrétions siliceuses et sont démunies d'oxalate de calcium (à part quelques exceptions signalées: *Mourera fluviatilis*, *Oenone multibranchiata*), les Hydrostachyacées ne possèdent pas de silice, mais renferment des oursins d'oxalate de calcium, l'architecture de la plante, bien qu'à première vue comparable, est nettement différente dans les deux familles, la structure anatomique, enfin, est très différente.

Pour Rauh et Jäger-Zürn (1966), l'absence de suspenseur haustorial chez les *Hydrostachys* (contrairement aux conclusions de Palm en 1915) exclut une parenté avec les Podostémacées et les Rosales; par contre le développement de l'albumen, du sac embryonnaire et de l'embryon, la structure des ovules et celle du pistil, plaideraient, pour eux, en faveur d'un rapprochement des Hydrostachyacées avec les Tubiflores. Les analogies avec les Podostémacées seraient, d'après les mêmes auteurs, des convergences liées au mode de vie.

Les affinités des Podostémacées. Historique

La position systématique des Podostémacées a suscité des hypothèses très divergentes. Depuis Richard (1815), qui les rapprochait des Hélobiales, des affinités extrêmement diverses leur ont été attribuées. Alphonse de Candolle (1835) en disait: « il est douteux que ce soient des Phanérogames, et tout au moins leur place est

feuille d'*Apinagia crispa* van Royen; **f**: Derniers segments foliaires de *Macarenia clavigera* van Royen; **g**: Fleur d'*Inversodicraea adamesi* G. Taylor; **h**: Fleur de *Stonesia gracilis* G. Taylor; **i**: Feuille de *Stonesia fascicularis* G. Taylor; **j**: Feuille des *Letestuella tisserantii* G. Taylor; **k-n**: Fleurs et étamines de *Laviella doiana*; **o**: Fleur d'*Hydroanzia floribunda* (Koidz.) Koidz.; **p** et **q**: Etamines d'*Hydroanzia puncticulata* (Koidz.) Koidz.; **r**: Andropode et étamines, avec les tépales, de *Dicraea stylosa* Wight. (**a** à **d**: d'après Engler 1930; **e** et **f**: d'après van Royen 1951; **g** à **j**: d'après Taylor 1953; **k** à **q**: d'après Toshio Skin, Podostémaceae of Japan (*Nature of Kagoshima*, 1964); **r**: d'après Engler, 1930 (fig. 42, p. 51)). Tep: tépales. Rappelons que le « tépale » médian de la fourche de l'andropode a été interprété par certains auteurs (notamment par Taylor) comme étant au contraire un staminode. En faveur de cette interprétation plaide le cas d'espèces ayant 3 étamines au sommet d'un même andropode (cf. fig. 23h).

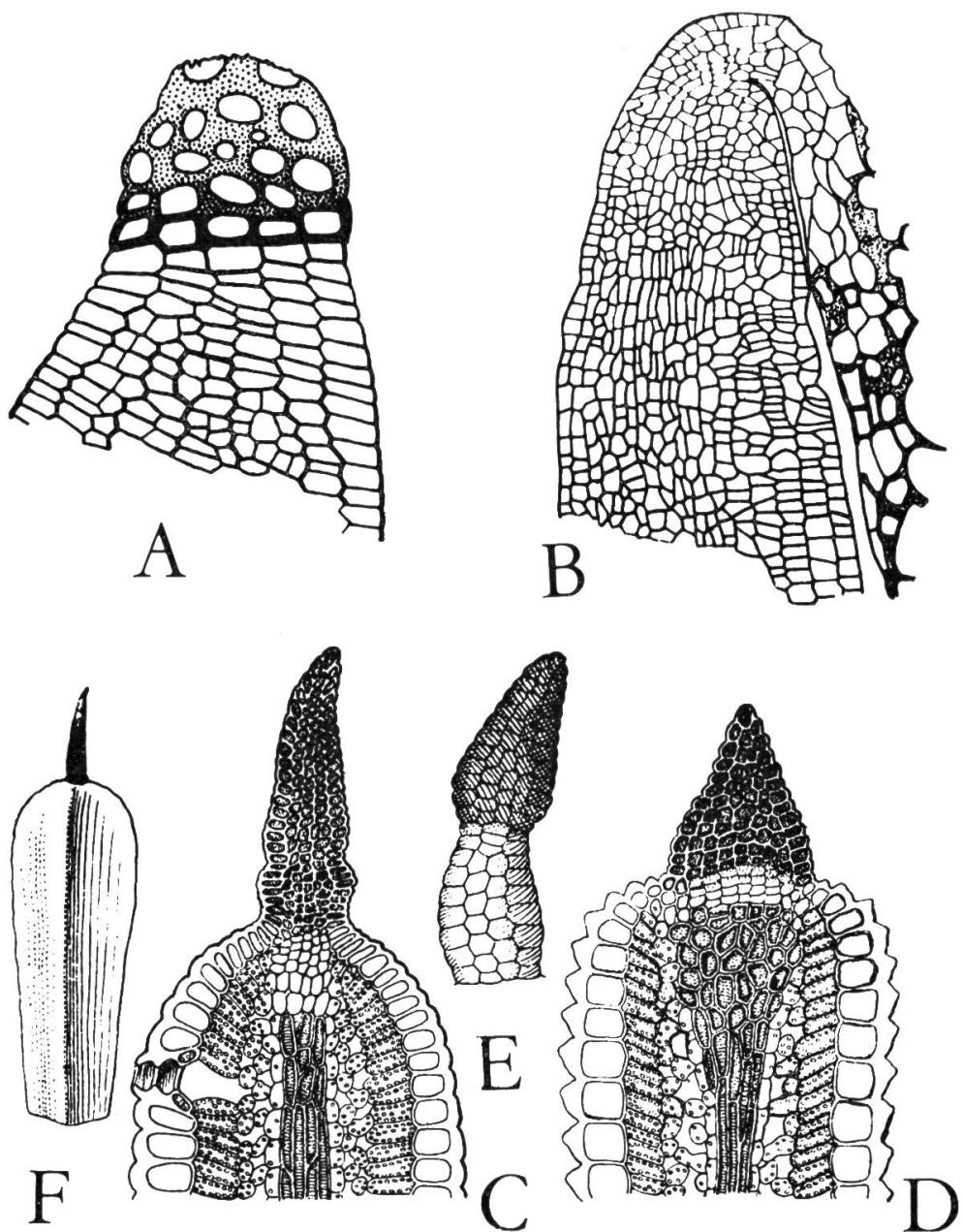


FIG. 2. — Comparaison entre la « coiffe » de la « racine » des Podostémacées et le sommet de la feuille des Bruniacées

a : « Coiffe » de la racine thalloïde d'*Hydrobryum olivaceum* Tul. (d'après Willis); b : « Coiffe » d'*Apinagia latifolia* (Goebel) van Royen (*Oenone latifolia* Goebel) (d'après Goebel, 1922); c à f : Sommet des feuilles de Bruniacées (d'après Niedenzu et Harms, in Engler et Prantl, Nat. Pfl., ed. 2, 18a: 288-303).

incertaine. M. de Martius les regarde comme touchant aux aroïdes, aux lemnacées, aux naïades et aux hépatiques (Nov. gen. et sp. bras., I, p. 6) ». Le rapprochement avec les Monocotylédones a été admis par bon nombre d'auteurs anciens. Lindley (1830) les considère comme des Dicotylédones — fait que confirmera bientôt l'étude

des germinations — et les rapproche des Pipéracées. La famille est tour à tour rapprochée de groupes divers: Népenthacées, Polygonacées, Scrophulariacées, et Lentibulariacées (Hooker), Caryophyllacées (Baillon 1886). Warming, se basant sur la structure florale, envisage une parenté avec les Saxifragacées — point de vue qui sera maintenu et développé par la suite. Engler rapproche les Podostémacées des Saxifragacées, et en fait l'ordre des Podostémonales, voisin des Rosales. Ces affinités avec les Rosales, et particulièrement les Saxifragacées et Crassulacées, sont actuellement admises par la grande majorité des auteurs. Hutchinson (1926, 1959) place les Podostémonales au voisinage immédiat des Saxifragacées. Van Royen (1951 : 7) se range à l'opinion classique, et envisage une origine des Podostémacées à partir des Saxifragacées. Pour Bezuidenhout (1964), leurs pollens s'accorderaient avec une position systématique « near the Crassulaceae and Rosaceae ».

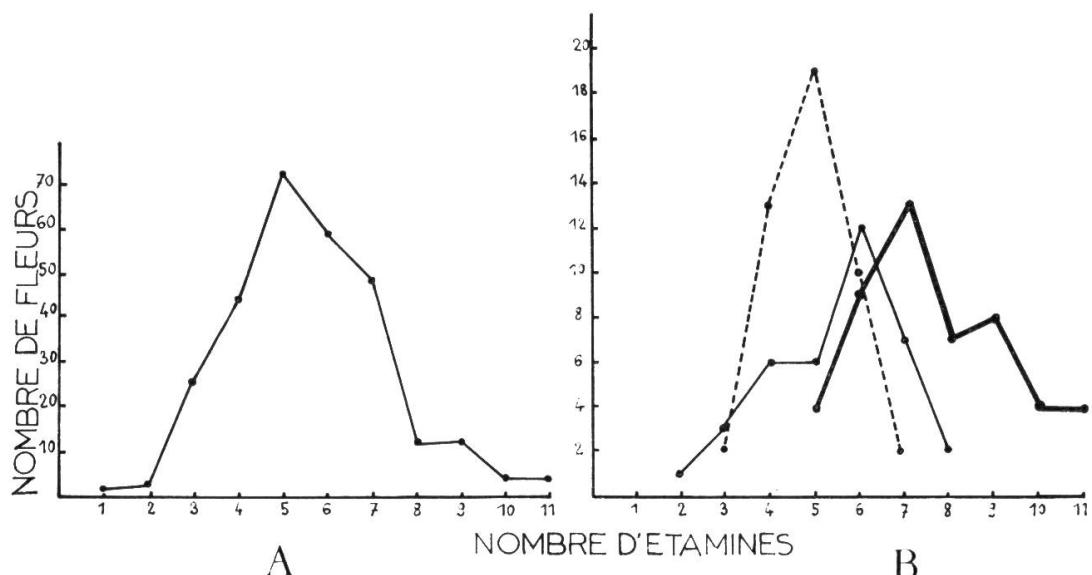


FIG. 3. — Diagramme du nombre d'étamines chez *Apinagia richardiana*, d'après les numérotations de Went

a : Diagramme concernant un lot de spécimens d'*A. richardiana*; b : Diagramme du nombre d'étamines chez des spécimens de grande taille (trait épais), de taille moyenne (trait plus fin) et de petite taille (trait discontinu). On constate que le nombre d'étamines est plus élevé chez les plus grands spécimens.

Bien que déjà Willis (1902 : 454), à la suite de Warming, ait admis des affinités de la famille avec les Saxifragacées, le rapprochement avec les Rosales paraît avoir été renforcé par les travaux de Went (1908) et de son élève Sara Rombach (1911). C'est cependant de façon fort prudente et en soulignant le caractère spéculatif de son hypothèse, que S. Rombach avait envisagé l'éventualité d'une possible affinité avec les Crassulacées — celle-ci étant basée moins sur des analogies de fait qu'une possibilité d'interpréter le sac embryonnaire réduit des Podostémacées à partir de celui des Crassulacées.

Rappelons que les Podostémacées sont caractérisées par la formation d'un pseudo-sac embryonnaire, constitué par désintégration de cellules ou nucelle, et servant à la nutrition de l'embryon. Suivant les espèces, le développement du sac embryonnaire serait à rattacher au type monosporé (répandu chez la plupart des Dicotylédones) ou au type disporé (Chiarugi, Schnarf). Schnarf (p. 195) rattache au type *Scilla* le développement du sac embryonnaire de diverses Podostémacées (*Lawia* ...), mais, pour d'autres espèces, un rapprochement a aussi été fait avec les types *Oenothera* et *Cypripedium*. La double fécondation a été observée chez *Lawia*

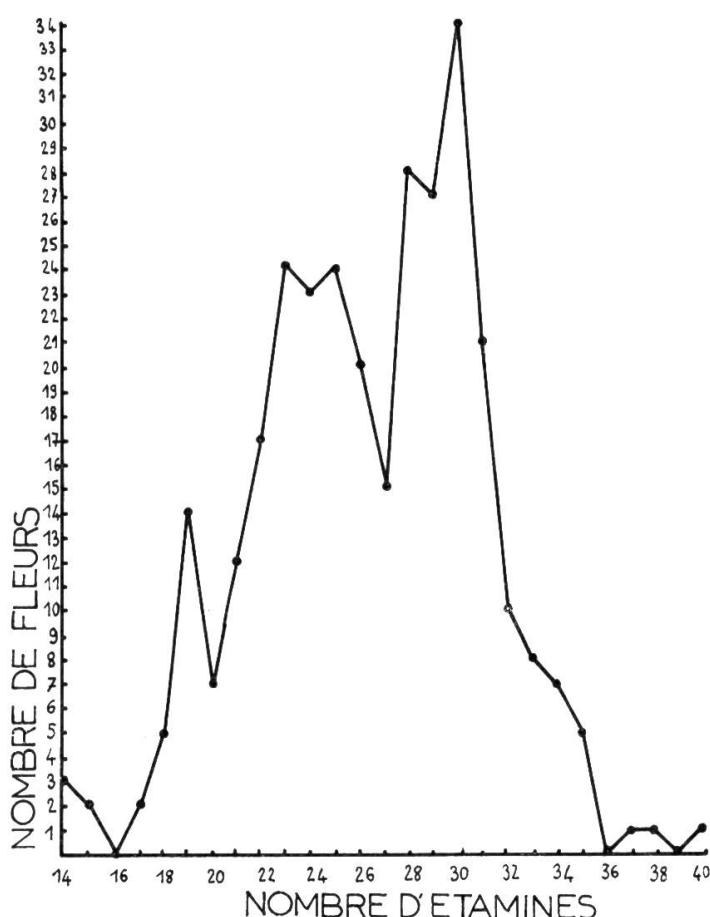


FIG. 4. — Diagramme du nombre d'étamines dans la fleur de *Mourera fluviatilis*, d'après les numérisations de Went

zeylanica. L'albumen ne se développe pas. Le cloisonnement des cellules-mères du pollen — du moins dans les espèces étudiées à ce jour — est successif — caractère qui permet un rapprochement avec les Monocotylédones et avec les Polycarpiques, mais se retrouve aussi dans quelques autres Dicotylédones. Rappelant les particularités de l'embryologie des Podostémacées, Maheswari (1964 : 58) souligne que « this combination of characters is not met with in any family... ». Le même auteur rappelle que Mauritzon (1933) a mis en évidence chez les Crassulacées un

appareil haustorial comparable à celui des Podostémacées; ce fait pourrait venir à l'appui d'un lien phylogénique entre les deux familles; on peut noter aussi, dans ce sens, que *Crassula aquatica* possède un albumen réduit.

L'opinion, actuellement à peu près classique, d'une affinité avec les Rosales, n'est cependant pas admise par tous les auteurs. Mac Lean et Ivimey-Cook (1956: 1683) soulignent que la position systématique attribuée à la famille est discutable, et concluent que «the inclusion of them in the Saxifragales is tentative». Leonhardt (1951) rapproche les Podostémacées des Ranales (Nymphéacées); nous verrons que certaines particularités morphologiques de la famille pourraient plaider effectivement dans ce sens.

Les faits caryologiques actuellement connus ne peuvent évidemment apporter aucun élément permettant de préciser les affinités des Podostémacées. Ils sont très

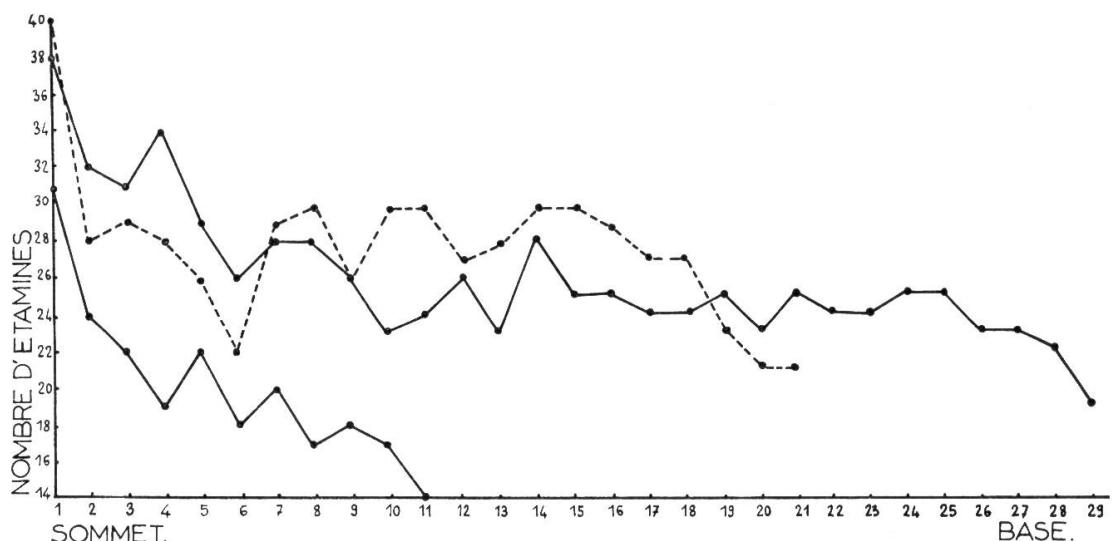


FIG. 5. — Diagrammes du nombre d'étamines chez *Mourera fluviatilis*, d'après les numérotations de Went

Chaque diagramme correspond à une inflorescence distincte. En abscisses le rang des fleurs dans l'inflorescence, depuis le sommet jusqu'à la base. En ordonnées le nombre d'étamines de chaque fleur. Le nombre d'étamines décroît des fleurs terminales aux basales. Il est plus élevé chez les inflorescences les plus robustes, à fleurs plus nombreuses.

peu nombreux. Went (1910, 1926) a figuré des noyaux et des mitoses de Podostémacées, et notamment de *Mourera fluviatilis*; il signale (1910 : 61) à propos de cette espèce la petite taille des chromosomes, qui rend leur comptage difficile, et estime leur nombre à 14. Chez *Apinagia imthurnii* (Goebel) van Royen (*Oenone imthurnii* Goebel), le nombre de chromosomes paraît, d'après Went (1910 : 15), être $n=13$, au moins approximativement; encore souligne-t-il que ce n'est que dans un seul cas qu'il fut possible d'effectuer cette numération. Les figures données par cet auteur (1910, pl. III-IV et XIV-XV) paraissent montrer des chromosomes courts. Les quelques mitoses que nous avons pu observer chez *Apinagia richardiana* permettent des conclusions comparables: chromosomes très petits, courts, leur nombre

étant du même ordre de grandeur que celui cité par Went. Les noyaux mesurent 3 à 7 μ .

Des caractères structuraux — morphologiques et anatomiques — très aberrants séparent les Podostémacées des autres groupes connus, sans qu'il soit possible de savoir s'ils sont le fait de leur isolement systématique ou le résultat d'une « adaptation » très accentuée à leur vie aquatique. Aussi est-on en droit de se demander, avec Weddell (1872) et Gaffier (1932 : 10), si « nous n'avons pas là quelques lambeaux vivants d'une flore qui a préexisté à celle qui orne actuellement la surface de notre globe... ». Ainsi se trouve posé le problème de l'ancienneté des Podostémacées.

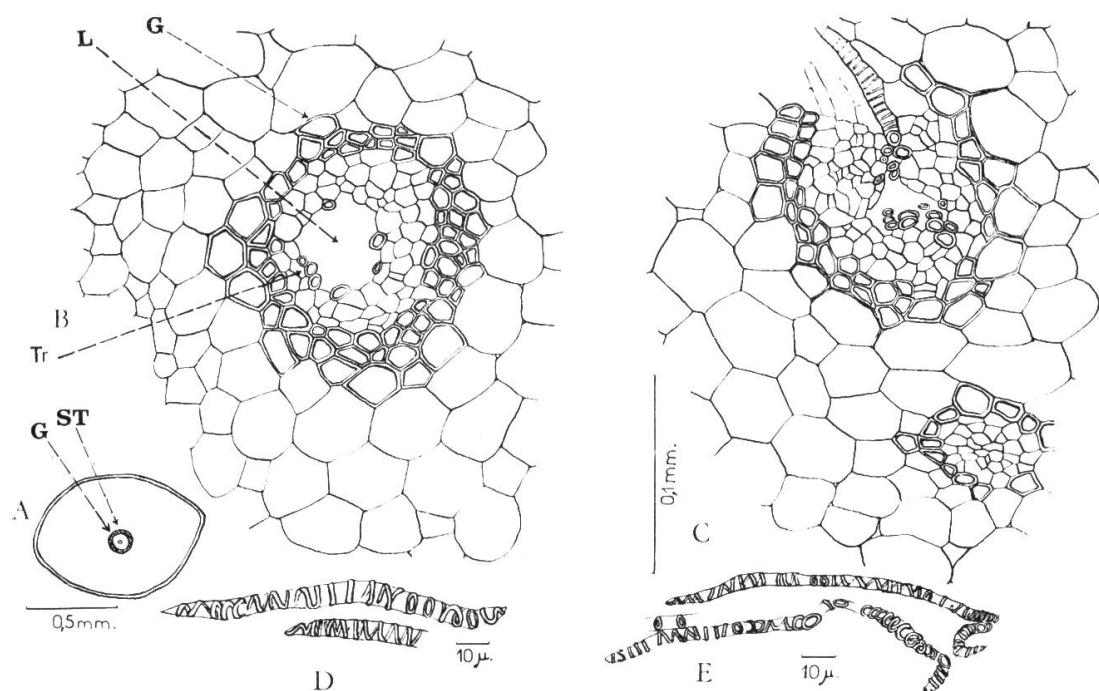


FIG. 6. — *Tristicha trifaria*

a: Coupe transversale schématique d'un rameau. ST: stèle; G: gaine lignifiée; **b**: Coupe transversale d'une stèle. G: gaine lignifiée; L: lacune; Tr: trachéides; **c**: Coupe transversale de deux stèles, une grande et une petite — cette dernière sans trachéides discernables; **d** et **e**: Trachéides dissociées après macération dans l'acide chromique.

L'ancienneté des Podostémacées

Engler (1926: 453 ; 1930) a supposé que les Podostémacées sont une famille très ancienne, qui aurait déjà existé à l'époque lointaine où l'Ancien-Monde et le Nouveau étaient reliés par des terres, sur lesquelles les oiseaux aquatiques auraient pu propager, de rivière en rivière, les graines de ces plantes, attachées à leurs pattes.

Effectivement les Podostémacées paraissent bien, de nos jours, être disséminées suivant une telle épizoochorie. On ne pourrait expliquer autrement l'existence, fréquemment constatée, d'une même espèce dans deux rivières différentes, ou dans deux bassins hydrographiques différents. Cette dissémination zoothore n'intervient

pas à l'échelle intercontinentale: les espèces et, de façon générale, les genres sont différents d'un continent à l'autre. *Tristicha trifaria* Spr. (*T. hypnoides* Spr.), qui existe à la fois en Amérique, en Afrique et à Madagascar, fait cependant exception;

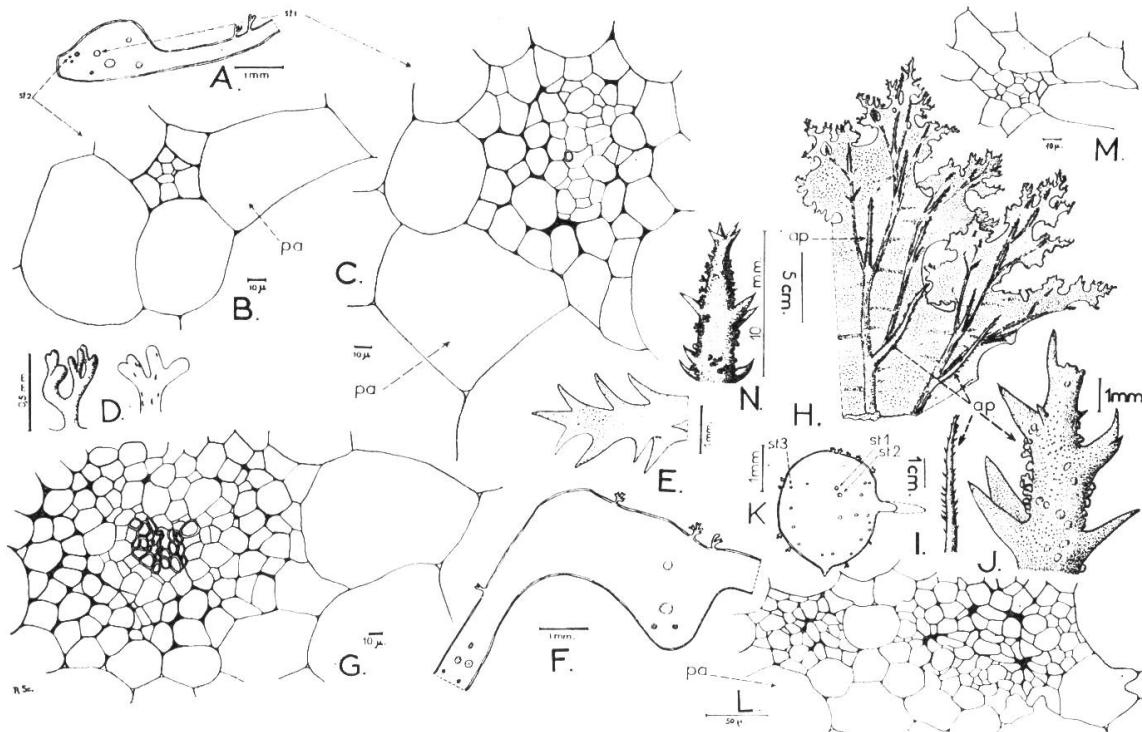


FIG. 7. — *Mourera fluviatilis*

a: Coupe transversale de la feuille dans sa région moyenne. Les stèles sont figurées en pointillé; **b**: Coupe transversale de la très petite stèle st2 figurée sur le schéma a; aucune trachéide n'est discernable; **c**: Petite stèle (st1 sur le schéma 1): une seule trachéide y est visible. On notera les îlots recloisonnés; **d**: Un poil ramifié de la face supérieure du limbe; le dessin de droite montre la disposition des concrétions siliceuses (figurées en noir) dans l'un de ces poils. On notera la ramifications dichotomique (suivant trois dimensions) de ces formations; **e**: Extrémité d'un lobe du limbe; **f**: Coupe transversale du limbe dans sa région basale; les stèles sont figurées en pointillé; **g**: Coupe transversale d'une stèle de la souche. On notera le petit diamètre des trachéides dans la région centrale du massif ligneux. Autour de celui-ci on observe des îlots recloisonnés; **h**: Face supérieure du limbe, avec les appendices (ap) au niveau des ramifications des nervures. On notera la décroissance de ces appendices de la base du limbe à son sommet, et les émergences qu'ils portent. (Dessin d'après un spécimen d'herbier); **i**: Détail de l'un de ces appendices. On notera les sortes d'écaillles non vascularisées qu'il porte; **j**: Sommet de l'un de ces appendices. L'observation de spécimens éclaircis au chloral-lactophénol ne décèle aucun élément lignifié, tant dans l'appendice que dans ses « microphylls »; **k**: Coupe transversale dans l'un de ces appendices; on notera la structure polystélique — où les « stèles » sont entièrement cellulosiques; la surface de l'appendice porte des poils ramifiés semblables à ceux de la surface du limbe (cf. fig. d); **l**: Détail des stèles st1 et st2 de la figure k. On y notera l'absence de trachéides, la présence d'éléments paraissant homologables à du phloème, et le caractère plus ou moins collenchymateux des éléments cellulosiques des stèles; **m**: Détail de la stèle st3 de la figure k (à un grossissement plus fort); plus petite que les précédentes, cette stèle ne comporte que peu d'éléments; **n**: Extrémité d'un appendice du limbe (spécimen conservé dans l'alcool). On remarque le sommet brun, à aspect d'épine, des « microphylls » portés par l'appendice; pa: parenchyme général.

son aire suggérerait une migration zoothore entre l'Ancien-Monde et le Nouveau, peut-être relativement récente puisqu'il s'agit, dans l'un et l'autre, de la même espèce — encore que la possibilité d'une absence de variation (ou d'une très faible variation, dont témoigneraient des différences mineures, qui avaient paru justifier la création d'espèces distinctes, ultérieurement mises en synonymie), depuis une époque lointaine, ne puisse être exclue.

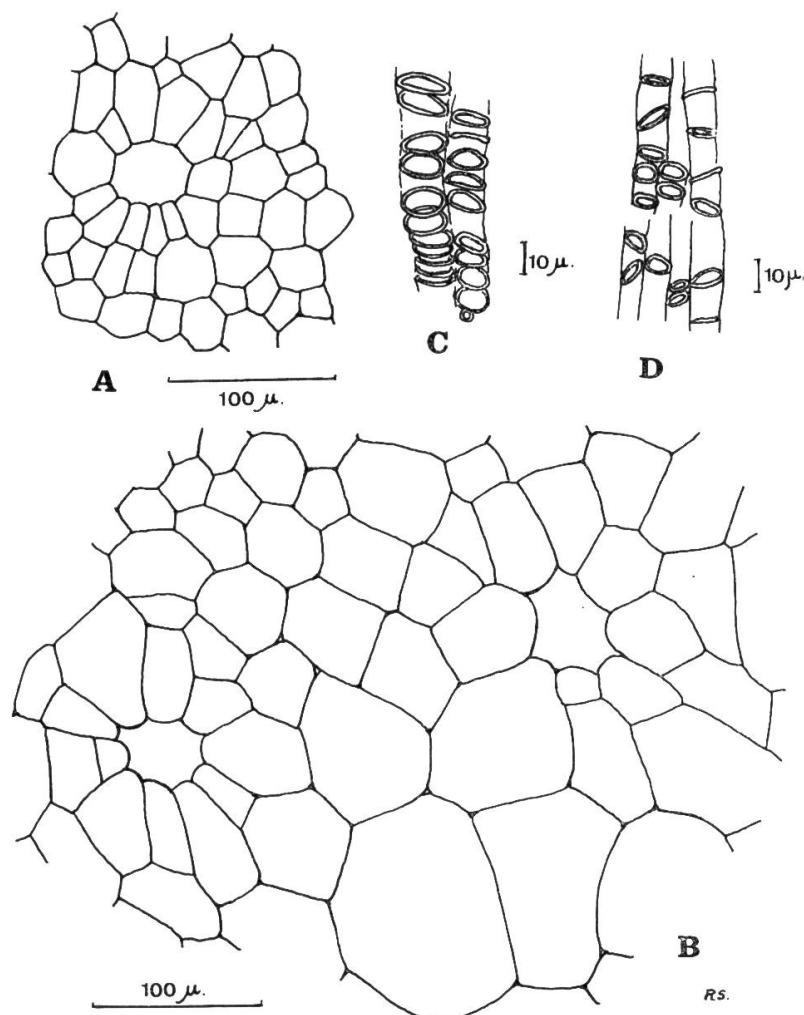
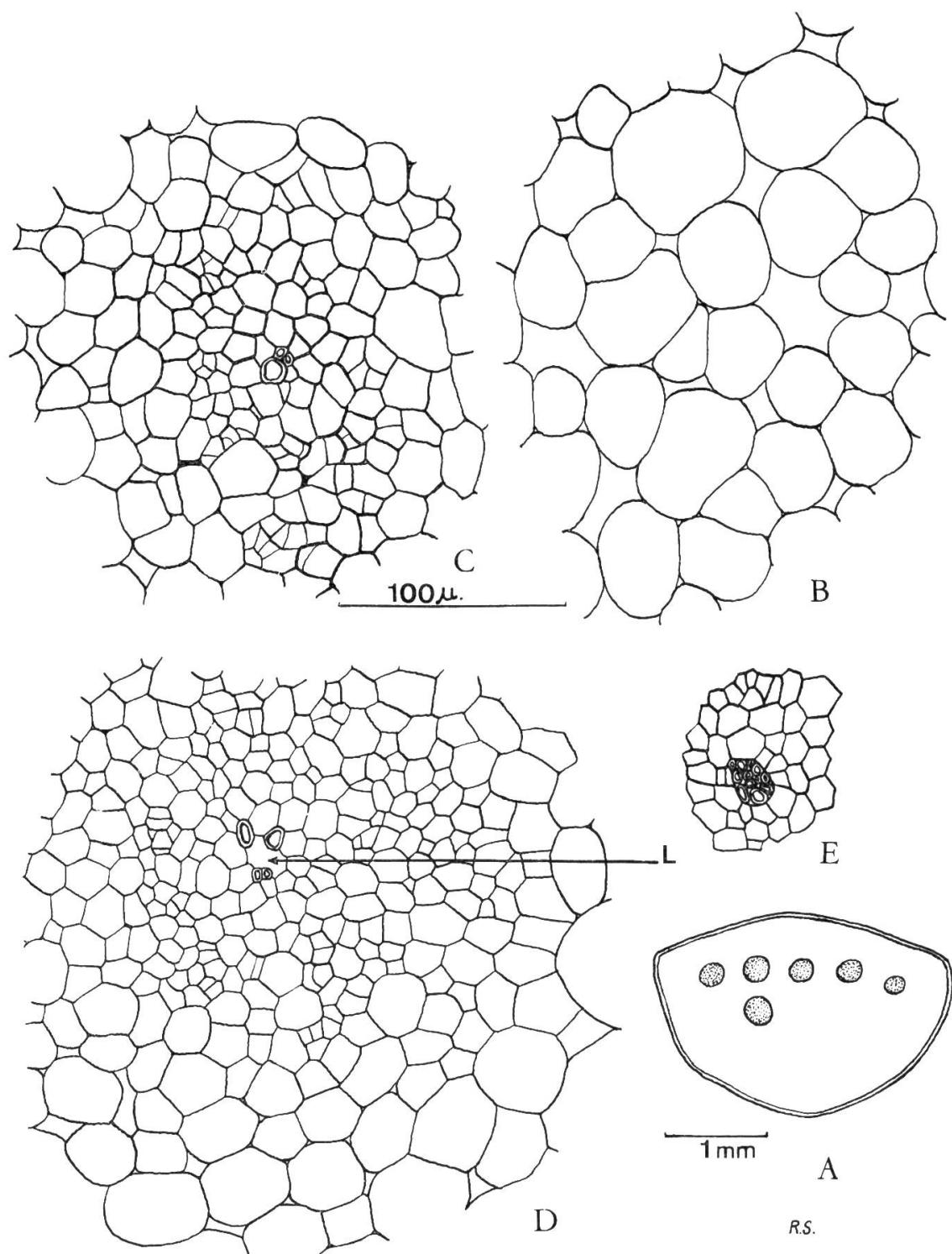


FIG. 8. — *Mourera fluvialis*

a: Un «canal sécréteur» du parenchyme général de la souche; b: Parenchyme général de la souche avec deux «canaux»; c et d: Trachéides de stèles de la souche.

De tels transports par les oiseaux — s'ils n'ont pas l'importance que les auteurs anciens leur attribuaient — paraissent intervenir assez fréquemment pour les espèces aquatiques (cf. l'aire africano-asiatique de *Drosera indica*, la vaste répartition de nombreuses espèces des marécages, etc.).

Dans l'ensemble, les Podostémacées de l'Ancien-Monde et du Nouveau sont très différentes, à la fois sur le plan taxinomique et sur le plan structural (les espèces

FIG. 9. — *Marathrum capillaceum*

a: Coupe schématique du pétiole, avec plusieurs stèles; **b**: Détail du parenchyme général, avec méats; **c**: Détail d'une stèle, paraissant dépourvue de lacune; **d**: Détail d'une stèle, avec lacune (L), assez développée; **e**: Centre d'une stèle, dessiné en faisant varier la mise au point dans une coupe épaisse: la « lacune » apparaît entièrement occupée par des trachéides — qui, en raison de l'espacement de leurs épaississements, ne sont visibles qu'à certains niveaux.

à « racines thalloïdes » étant essentiellement propres à l'Ancien-Monde). Ceci permet de supposer que les migrations ayant assuré leur mise en place sont elles-mêmes très anciennes. On peut les imaginer contemporaines de celles qui ont mis en place les groupes pantropicaux, c'est-à-dire crétacées — si ce n'est plus anciennes encore. S'il en est ainsi, on peut supposer que les Podostémacées se seraient différenciées à partir de groupes très anciens, qui n'existeraient plus dans les flores actuelles — ce qui expliquerait les incertitudes de leurs affinités systématiques.

Il n'existe cependant aucune confirmation paléobotanique d'une telle ancienneté, puisque les seuls fossiles rapportés à des Podostémacées sont relativement récents (Pliocène; cf. Weyland 1938, Szafer 1952). Il est vrai que des plantes à signification si réduite n'ont pu être un matériel de choix pour la fossilisation.

L'absence de groupes formant la transition avec d'autres familles, les structures très spécialisées des Podostémacées, leur permettant de vivre dans des conditions très sévères, la diversité de leurs habitats (cascades, dalles rocheuses, fonds rocaillieux) et des structures qui leur correspondent, l'existence d'organes originaux (haptères fixateurs, spathelle de la fleur), dont on ne voit pas d'équivalent dans d'autres familles¹, sont autant de faits plaidant pour l'ancienneté de l'évolution ayant abouti aux Podostémacées.

Enfin certains caractères structuraux des Podostémacées peuvent eux aussi, de façon spéculative, suggérer un archaïsme de cette famille: dichotomie assez fréquente des feuilles, disposition apparemment circinée des jeunes feuilles de certains *Apinagia*, structure de l'appareil conducteur.

III. LES PROBLÈMES MORPHOLOGIQUES

Le problème du « thalle » et de la tige feuillée

Suivant les cas, l'aspect extérieur des Podostémacées évoque soit une tige feuillée, soit un « thalle », sur lequel se dressent les fleurs ou les rameaux. Suivant les espèces, l'une ou l'autre de ces terminologies paraît, au premier examen, s'imposer. Cette dualité pose le problème d'une interprétation morphologique commune, permettant de rendre compte de ces deux aspects.

Bon nombre d'auteurs, à la suite de Warming et d'Engler, ont admis chez les Podostémacées l'existence de tiges, feuilles et racines. Ces dernières, interprétées comme telles en raison d'un organe paraissant être une coiffe (fig. 2), joueraient un rôle fondamental: chlorophylliennes, elles interviendraient dans l'assimilation; c'est sur leurs côtés que, chez de nombreuses espèces au moins, apparaissent les tiges. Quant à la fixation sur le substrat rocheux, elle est réalisée, non par les racines elles-mêmes, mais par des organes originaux, les haptères.

Si la tige et la feuille sont, dans certaines espèces (comme *Apinagia flexuosa*), nettement différenciées l'une par rapport à l'autre, il arrive (parfois même dans

¹ Encore que la spathelle des Podostémacées puisse peut-être être supposée homologue de la « spathe » des *Vallisneria* et des *Naias*, et que MacLean et Ivimey-Cook aient cru pouvoir comparer leurs haptères aux sucoirs des Loranthacées.

des espèces voisines des précédentes) que leurs limites deviennent imprécises, les bases foliaires passant progressivement à la tige, et s'y fusionnant. A l'extrême, la condensation de cet ensemble aboutit à un aspect thalloïde (certains *Oserya* et *Apinagia*): on parle d'espèces « thalloïdes ».

Le terme de « thalle », cependant, a été employé, pour les Podostémacées, dans des sens très différents suivant les auteurs. Cario (1881), dans son étude de *Tristicha trifaria*, a utilisé ce terme pour désigner l'organe que Warming et Engler qualifient de racine, et sur lequel apparaissent les rameaux feuillés. Cette racine, dans certains genres, est le siège d'une croissance en surface, qui lui donne l'aspect d'un thalle; on parle alors de « racines thalloïdes » (« thalloïdische Wurzel »; cf. Engler 1930 : 34, 53, 54, 55, etc.); ceci est réalisé dans des genres tels que *Lawia*, *Inversodicraea*, *Hydrobryum*.

Enfin Metcalfe et Chalk (1957 : 1101) appliquent le terme de « thalle » à l'ensemble de l'appareil végétatif des Podostémacées, même lorsqu'il est plus ou moins subdivisé en organes à aspect de tige, feuille et racine: « the vegetative body... consists of a thallus which, in some species, is differentiated into portions which roughly correspond to stems and leaves in superficial appearance ». Un tel point de vue est indiscutablement justifié par le fait que les feuilles des Podostémacées, même lorsqu'elles sont nettement individualisées par rapport à la tige, présentent un aspect différent de celui des feuilles habituelles des Angiospermes; à fortiori l'est-il lorsqu'il s'agit d'espèces dont la tige est mal différenciée par rapport aux feuilles, voire condensée et pratiquement absente (espèces thalloïdes).

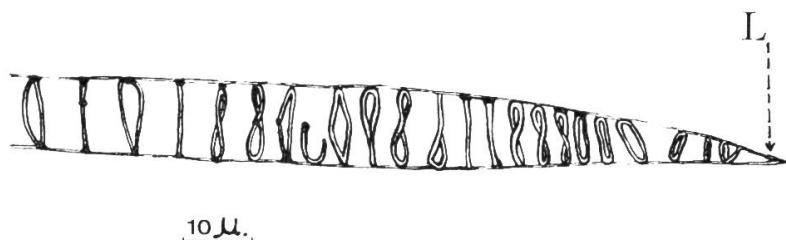


FIG. 10. — *Apinagia flexuosa*

Extrémité d'une trachéide de la nervure principale d'une feuille. L: point lignifié proche de l'extrémité.

Les caractères originaux des « feuilles » des Podostémacées

Malgré leur aspect et malgré la présence, dans certains genres (*Podostemon*, cf. Chodat, 1917: 227; *Wettsteiniola*, cf. van Royen, 1951: 24), d'organes interprétés comme des stipules ou des stipelles, les feuilles des Podostémacées diffèrent profondément des feuilles classiques des plantes supérieures. Il y a lieu de distinguer, parmi elles, deux types fondamentaux: microphylls, non vascularisés (*Tristicha*); feuilles de taille plus ou moins grande, vascularisées.

La forme de ces dernières est moins précise que celle des feuilles classiques des Angiospermes, et évoquerait plutôt, parfois, des thalles d'Algues. Leur forme peut varier dans une même espèce. Dans certains cas au moins (*Apinagia*), elles sont légèrement circinées dans leur jeune âge (cf. notamment fig. 63, pl. V in Went 1910, et fig. 13, p. 18, in Engler 1930), et paraissent conserver tardivement une croissance

apicale (cf. fig. 61, pl. V, in Went 1910): chez *Apinagia guyanensis* par exemple, les feuilles jeunes sont dépourvues des segments ultimes linéaires et dichotomes qui caractérisent la feuille âgée. Un tel mode de croissance, exceptionnel chez les Angiospermes, peut être rapproché de celui des feuilles glanduleuses de *Triphyophyllum peltatum* Airy Shaw (Dioncophyllacées) — dont on notera par ailleurs qu'elles sont circinées.

Si, chez certaines espèces, comme *Apinagia flexuosa*, la feuille paraît nettement individualisée par rapport à la tige, il existe de nombreuses espèces (notamment dans le même genre) chez lesquelles existe un passage graduel entre les feuilles et la tige, qui apparaît ainsi comme une somme de bases de feuilles; la distinction, classique chez les Angiospermes, entre tiges et feuilles, paraît ici plus ou moins abolie. W. Zimmermann (1965: 203) a très justement pu dire que, chez les Podostémacées, « ist in manchen Gattungen die kormöse Gliederung in Sprossachsen und Blätter völlig verlorengegangen ».

De telles feuilles ne semblent souvent différer des tiges — elles aussi souvent dorsiventrales (cf. Engler, 1930 : 8) — que par leur palmure. Encore existe-t-il bon nombre d'espèces (telles qu'*Apinagia guyanensis*) dont la feuille, non palmée, est constituée de segments étroits, plus ou moins linéaires et dichotomes (au moins les ultimes) (pl. VI, fig. 1). Si *Mourera fluviatilis* possède des feuilles bien individualisées, grâce à une palmure accentuée, *M. weddelliana* a des feuilles laciniées, à palmure réduite aux régions proximales, et à segments ultimes étroits.

L'opposition entre les Podostémacées à microphylles (*Tristicha*) et celles à feuilles plus grandes et vascularisées peut, au prime abord, être mise en parallèle avec celle qui existe entre les Hépatiques à feuilles et les Hépatiques à thalles, entre les Sélaginelles et les Fougères, entre les Hélobiales à petites feuilles (*Elodea*) et celles à feuilles relativement grandes (*Ottelia*, *Hydrocharis*...). Comparaison qui pose le problème de processus homologues dans ces diverses dualités. Rappelons enfin, pour mémoire, que, chez *Tristicha*, Perrier de la Bâthie considère les rameaux comme des feuilles, et par conséquent les feuilles comme des folioles — interprétation qui a été adoptée, à sa suite, par Gaffier (1932 : 103).

Cette dualité structurale introduit dans la famille des Podostémacées une hétérogénéité, à laquelle se superposent des différences dans la structure florale, et qui suggère l'idée de phylums différents. Willis (1915) avait séparé les genres *Tristicha*, *Dalziellia*, *Lawia*, *Terniola*, *Weddellina* du reste des Podostémacées, pour en faire la famille des Tristichacées, caractérisée par la présence d'un périanthe (de type 3 ou 5) et l'absence de la spathelle, qui est typique du reste de la famille.

D'autres hétérogénéités apparaissent d'ailleurs dans la famille des Podostémacées, et semblent témoigner d'une longue évolution séparée de lignées apparemment distinctes; la prédominance de la racine, à structure thalloïde, caractérise essentiellement certains groupes paléotropicaux.

La dichotomie chez les Podostémacées

Il est remarquable que, dans des genres variés des Podostémacées, les feuilles, au moins dans leur partie supérieure, présentent une ramification dichotomique (fig. 1). Dans certains cas, ce mode de ramification passe, vers la base, au type penné.

C'est essentiellement chez les feuilles, ou sommets de feuilles, à divisions linéaires que se rencontrent de telles dichotomies. Ce mode de ramification, comme chez les Ranales, paraît ainsi lié à l'absence de laminarisation¹.

De telles dichotomies foliaires existent dans d'assez nombreux genres, tels que: *Apinagia* (*A. penicillata* v. Royen, *A. rangiferina* v.R., *A. batrachifolia* (Mildbr.) v.R., *A. fimbriifolia* v.R., et pour le sommet des feuilles: *A. crispa* v.R., *A. digitata* v.R., *A. boliviiana* v.R., etc.), *Macarenia* (*M. clavigera* v.R.), *Marathrum* (*M. minutiflorum* Engl., *M. pauciflorum* Tul.), *Rhynchoscolas*, *Jenmanniella* (*J. varians* Engl., *J. isoetifolia* v.R., *J. Jenmannii* (Engl.) v.R.), *Oserya* (*O. minima* v.R., *O. sphaerocarpa* Tul. et Wedd.), etc... Warming avait mentionné l'existence de dichotomies chez les Podostémacées; Velenovsky (II, 1907: 612) avait estimé qu'il ne pouvait s'agir de véritables dichotomies, mais ses arguments ne concernaient que les tiges.

On peut citer ici les dichotomies apparentes que présentent parfois les étamines, réunies par deux au sommet d'un andropode: *Apinagia peruviana* (Wedd.) v.R., *A. boliviiana* v.R., *Marathrum striatifolium* v.R., divers *Jenmanniella*, *Stonesia*, *Inversodicraea*, etc. Ce caractère est particulièrement répandu dans le genre *Podostemum* — dont la distribution très vaste (Amérique du Sud et Centrale, sud de l'Amérique du Nord, Afrique tropicale, Inde, Ceylan) paraîtrait attester l'ancienneté.

Chez diverses espèces à andropode, un « tépale » impair (interprété par Taylor comme un staminode) existe au niveau de la bifurcation des deux filets staminaux. Chez d'autres, au contraire, la base de l'andropode se trouve encadrée par deux tépales latéraux (*Apinagia boliviiana*). Chez *Marathrum striatifolium*, ces pièces latérales peuvent se trouver soit à la base de l'andropode, soit en un point plus élevé de celui-ci (cf. pl. VII, fig. 31-33, in van Royen 1951) — paraissant illustrer les possibilités de migration de ces organes (cf. Emberger, 1960 : 1372, fig. 1806).

Sans négliger l'éventualité possible d'une soudure, on ne peut manquer, à propos de telles structures de l'androcé, d'évoquer l'hypothèse, développée par P. Bertrand et Ch. Dehay (1942 : 207), et en accord avec la théorie du téloïde de W. Zimmermann, d'une évolution de l'étamine à partir de 4 téloïdes fertiles, progressivement condensés. Dans le cadre de cette hypothèse, le cas, fréquent chez les Podostémacées, d'étamines groupées par deux au sommet d'un andropode représenterait un stade ancien de cette évolution. Soulignons l'aspect spéculatif d'une telle interprétation.

Enfin peut être rappelée l'existence de deux carpelles chez la quasi-totalité des Podostémacées.

L'existence fréquente d'un « tépale » au niveau de la bifurcation de l'andropode, et certaines interprétations qu'il suggère, paraissent cependant enlever de sa valeur à l'idée d'un caractère fondamental de la dichotomie dans la morphologie des Podostémacées, et particulièrement chez leurs étamines (cf. fig. 23). La question sera discutée dans la fin de ce travail, sur la base des faits apportés par diverses espèces.

Le problème de la « racine » des Podostémacées

La racine principale n'est pas développée chez la plantule des Podostémacées. Par contre, il se forme sur l'hypocotyle des racines adventives (Willis). Celles-ci

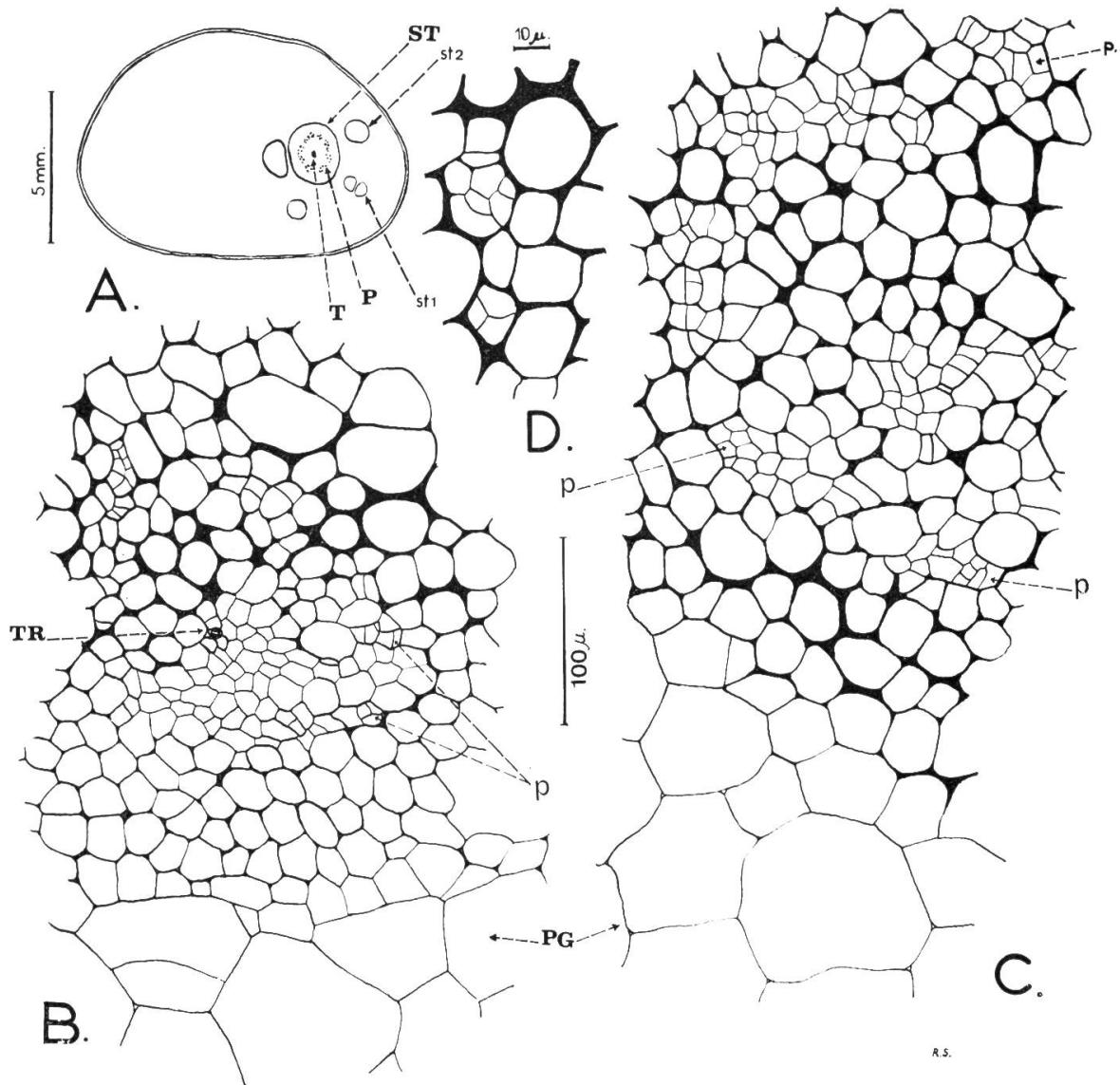
¹ Nous employons à dessein ici le terme de « laminarisation » — dans le sens de palmure — plutôt que celui de « foliarisation », que nous réservons, suivant la définition d'Emberger, à l'apparition d'une symétrie bilatérale.

prennent un développement plus ou moins considérable; sur leurs flancs naissent des pousses feuillées. Couramment plus ou moins aplatie, la racine, dans certains groupes, présente une considérable croissance en surface, au point de prendre un aspect thalloïde; elle peut alors constituer l'essentiel du corps de la plante; des pousses feuillées peuvent se former sur sa face supérieure. Goebel a distingué trois types fondamentaux de racines: racines encore reconnaissables, bien que dorsiventrales et chlorophyliennes; racines crustacées (*Krustenwurzeln*), fixées au rocher, à croissance marginale (*Hydrobryum olivaceum* Tul.) et ramification exogène; racines flottantes (*Dicraea*).

La dorsiventralité des racines, la présence de chlorophylle et parfois même (*Dicraea*) d'un tissu d'aspect palissadique, leur origine parfois exogène, illustrent le caractère aberrant de ces organes. « Die Wurzelcharaktere sind bei dem Hydrobryumthallus fast alle verloren gegangen. Am Hypokotyl der Keimpflanze entshelt er nach Willis bald endogen, bald exogen. Seine Gestalt gleicht nicht im mindesten der einer typischen Wurzel... » (Goebel, 1922 : 1291).

A vrai dire, l'interprétation comme racines de ces organes aberrants (que Tulasne avait qualifiés de rhizomes) est basée, non sur des structures anatomiques, mais sur le fait qu'ils portent une coiffe. Celle-ci a été signalée par Warming (1881), qui avait souligné son aspect « unguiforme », c'est-à-dire dorsiventral, et mentionné son absence chez *Tristicha* (fait qui s'ajoute à d'autres pour éloigner ce genre du reste de la famille). Cette coiffe, cependant, ne paraît pas avoir fait l'objet d'études anatomiques nombreuses et précises. Les figures publiées par Willis et par Goebel (Org. Pfl., 2^e éd. : 1288 et 1291) indiquent, à sa base, des files longitudinales de cellules (fig. 2). Goebel (1922: 1287) souligne son caractère aberrant: « Von einer Haube kann man eigentlich nicht mehr reden — so sehr ist sie verändert ». Cette coiffe atypique suggère des interprétations diverses, et notamment une comparaison avec l'organe apical des feuilles de Bruniacées (cf. les figures publiées par Niedenzu et Harms, d'après Marloth, in Engler et Pr., Nat Pfl., 18a, 1930 : 291), qui possède un aspect assez comparable et des files de cellules analogues; il ne saurait cependant être question d'homologuer à priori la coiffe des Podostémacées à cet organe, peu connu et d'interprétation douteuse, qui pourrait représenter soit une région foliaire modifiée, soit une rémanence archaïque, que l'on pourrait rapprocher du caractère vraisemblablement ancien de cette famille (cf. Cusset, 1965 : 200-203). Toujours est-il qu'il faut souligner, pour la coiffe des Podostémacées, à la fois sa structure aberrante et l'aspect hypothétique de son interprétation; or elle a constitué l'argument essentiel permettant de qualifier de racine l'organe qui la porte.

La théorie du rôle fondamental de la racine dans la structure des Podostémacées paraît actuellement admise par la majorité des botanistes. Reprise par Engler (1930), elle avait été formulée dès 1881 et 1888 par Warming, qui avait décrit ces racines « plus ou moins déprimées et planes », et les « pousses endogènes » qui naissent avec une régularité souvent remarquable sur leurs flancs (1888: 493-494). La « tige feuillée » des Podostémacées serait ainsi un organe issu de la racine — soit qu'elle soit effectivement à homologuer à une tige feuillée d'Angiosperme — soit qu'elle doive être considérée comme une ramification modifiée de l'organe interprété comme racine. Rappelons que des bourgeons et des tiges feuillées se forment sur les racines de plantes variées (*Rumex*, *Linaria*, *Taraxacum*, *Cirsium*, *Geranium*, *Salix*, etc.);

FIG. 11. — *Apinagia flexuosa*

a: Coupe schématique de la tige, montrant une grande stèle ST et plusieurs petites stèles. Dans la grande stèle sont figurées: en pointillé, la région où existent les massifs de cellules recloisonnées à membrane mince (P), en noir (au centre), la région où existent quelques trachéides entourées de cellules à recloisonnements tangentiels (T); **b**: Détail de la petite stèle st1: on y remarque une trachéide unique (TR) et une série d'îlots de petites cellules à membrane mince (p); **c**: Détail de la petite stèle st2; aucune trachéide n'y est discernable (du moins dans cette coupe), par contre les îlots recloisonnés sont nombreux (p); **d**: Détail d'îlots recloisonnés dans le collenchyme d'une stèle; PG: Parenchyme général de la tige. La grande stèle ST fait l'objet de la figure 12.

cf. Duhamel 1758, Dubard 1903, Goebel 1922 : 1276-1278, etc.), et que des racines soumises au milieu aquatique peuvent être chlorophylliennes (Bondois 1913); ces faits suffisent pour ne pas exclure à priori l'éventualité d'une origine des Podostémacées — malgré les singularités de leur structure — à partir de plantes terrestres.

L'inflorescence des Mourera

Sans équivalent dans le reste de la famille des Podostémacées, l'inflorescence des *Mourera* est constituée par des sortes d'épis, dressés, portant un rang de fleurs sur chacune de leurs marges, et interprétés par Warming (1888 : 500) comme formés de deux sympodes. Comme nous avons pu le constater, ces inflorescences possèdent, contrairement aux feuilles, un géotropisme négatif, et se redressent verticalement lorsqu'on les place horizontalement.

Ces « épis » se trouvent au centre de la plante, dressés au milieu des feuilles issues de la souche et plus ou moins horizontales (pl. I). Cette disposition évoquerait une comparaison avec certaines Fougères (comme *Blechnum spicant*), à feuilles fertiles dressées au milieu d'un cercle de feuilles stériles, avec les Bennettiales ou avec les *Cycas*. Le caractère hermaphrodite de l'épi de *Mourera* doit cependant être souligné. Si une structure d'aspect floral est ainsi réalisée au niveau de la plante entière, la fleur, telle qu'on la conçoit pour les Podostémacées, est une entité bien plus réduite; encore faut-il souligner que ces « fleurs » de *Mourera*, constituées par l'association d'un gynécée bicarpellé et d'étamines plus ou moins nombreuses, sont inconstantes dans leur structure — leur nombre d'étamines variant du sommet à la base de l'épi.

La variabilité intraspécifique du nombre des étamines

A la variabilité de l'aspect végétatif se superpose, chez les Podostémacées, une labilité fréquente de la fleur. Le nombre des étamines est souvent variable, parfois de façon très large, dans une même espèce. Entre deux espèces affines, différencierées par les taxinomistes d'après leur nombre d'étamines, peuvent exister des formes de transition.

Cette variabilité est particulièrement remarquable chez *Apinagia richardiana* — espèce également polymorphe pour d'autres caractères — qui compte suivant les cas 2 à 10 étamines. Les faits cités par Went (1910) et van Royen (1954) montrent que ce sont les formes de petite taille qui possèdent le moins d'étamines, et les plus robustes qui en ont le plus (cf. fig. 3). Went attribuait à ces variations une cause trophique; en l'absence de culture expérimentale (dont on imagine les difficultés pratiques), l'hypothèse d'une cause génotypique ne saurait cependant être exclue.

Une telle variabilité en fonction de la taille de la plante peut être rapprochée de la variation du nombre des fleurs dans les inflorescences de certaines espèces dans des familles diverses. Chez *Cyanotis lanata* (Commelinacée), les spécimens de petite taille vivant sur des substrats pierreux peuvent avoir des inflorescences réduites à une seule fleur.

Chez *Mourera fluviatilis*, les numérotations faites par Went montrent que ce sont les inflorescences les plus robustes (à nombre de fleurs plus élevé), qui possèdent

les fleurs à étamines les plus nombreuses (cf. fig. 5). Le même auteur a montré (1910 : 60) que, chez cette espèce, le nombre des étamines décroît du sommet à la base de l'inflorescence.

Cette variabilité contribue à accentuer l'originalité des Podostémacées. Elle semble suggérer que leur « fleur » ne possède pas un développement entièrement autonome, mais résulte de la coalescence d'un nombre plus ou moins grand d'éléments — nombre qui serait commandé par la morphologie de l'ensemlee db la plante. On peut à ce propos rappeler l'opinion de Croizat (1960: 117) : « it is indeed difficult to say whether the podostemonaceous « flower » is a true flower or, rather, but a pseudo-flower associating in close proximity aggregates of male and female organs... ».

III. LES PROBLÈMES ANATOMIQUES

L'anatomie des Podostémacées a été étudiée, par divers auteurs, dans les genres *Apinagia*, *Castelnavia*, *Dicraea*, *Hydrobryum*, *Lawia*, *Lophogyne*, *Marathrum*, *Mniopsis*, *Mourera*, *Podostemon*, *Rhynchoscolacis*, *Sphaerothylax*, *Tristicha*, *Weddellina*, *Zeylanidium*.

De façon générale, on peut reconnaître le plan structural suivant:

- parenchyme général assez homogène, sans différenciation particulière; chez *Castelnavia lindmanniana*, les cellules de l'assise externe de ce parenchyme sont plus ou moins allongées, tendant à un aspect palissadique (Mildbraed),
- « stèles »¹ dans la région interne de ce parenchyme général; elles sont parfois entourées d'une gaine à membranes épaissies présentant les réactions de la lignine; la stèle elle-même est généralement entièrement cellulosique, sauf au centre où peuvent exister quelques éléments de xylème; il existe couramment plusieurs « stèles » — les latérales ayant été interprétées par les auteurs comme des traces foliaires cheminant longuement dans la tige; le xylème est parfois signalé comme constituant deux massifs (cf. Gaffier : 100, 109, 120; Metcalfe et Chalk : 1102); suivant les auteurs, la structure a été considérée comme collatérale ou comme centrique.

Plusieurs faits se dégagent des travaux antérieurs:

1) L'épiderme ne se distingue du parenchyme général sous-jacent que par la taille plus petite de ses cellules; il renferme des chloroplastes; si Mildbraed a signalé de la cutine chez *Castelnavia lindmanniana*, et Chodat et Vischer chez *Podostemon atrichus*, Steude (1935) souligne qu'il n'a pu mettre en évidence aucune cutinisation chez *Mourera aspera*; il n'y a pas de stomates.

2) Absence de lacunes dans le parenchyme général — caractère qui oppose les Podostémacées aux autres plantes aquatiques; Matthiesen (1908) aurait vu cependant des lacunes chez certains *Apinagia* et *Rhynchoscolacis*.

¹ Bien que certains auteurs aient cru pouvoir, chez les Podostémacées, parler d'un péricycle, les stèles ne paraissent pas entièrement réductibles à la stèle classique, telle que la définit van Tieghem.

3) Tissu de soutien réduit à du collenchyme (qui, d'après Went, pourrait se transformer en sclérenchyme)¹ et à la gaine lignifiée des stèles (dans certaines espèces).

4) Abondance fréquente d'amidon dans le parenchyme général; Willis (1902), à propos de *Lawia zeylanica*, avait envisagé la possibilité d'un rapport entre ces réserves abondantes et la rapidité de la floraison et de la fructification.

5) Présence de concrétions siliceuses, souvent très abondantes; elles remplissent fréquemment la quasi-totalité de la cellule; d'après Gaffier (1932 : 20), elles renfermeraient de petites inclusions liquides; selon Chodat et Vischer, leur abondance varierait avec l'écologie des espèces: très abondantes chez les espèces exposées à une action brutale de l'eau (cascades), elles deviennent plus rares chez celles vivant dans des eaux moins agitées.

6) Absence d'endoderme et de péricycle.

7) Appareil conducteur parfois entièrement cellulosique, ou à xylème réduit à quelques éléments annelés ou spiralés, constituant dans certains cas deux petits massifs (cf. Cario : 31; Gaffier : 109).

8) Présence fréquente, dans l'axe de la stèle, d'une petite lacune, interprétée par Mildbraed et Steude comme canal aérifère; certains auteurs mentionnent une désagrégation des éléments de xylème au niveau de cette lacune.

9) La présence d'un phloème a été discutée par les premiers auteurs; si certains auteurs ont conclu à son existence, aucun crible ne paraît avoir été signalé.

10) Absence de cambium; cependant Matthiesen a signalé, chez *Weddellina squamulosa*, des divisions cellulaires tangentielles; Gaffier (p. 119, fig. 32) a figuré des recloisonnements chez *Dicraea minutiflora*; Willis (1902, pl. VIII), a représenté des structures semblables qu'il interprète comme un début de formations secondaires.

11) Présence, chez certaines espèces (*Oenone*, *Rhyncholacis*, *Mourera*, *Castelnavia...*) d'éléments interprétés comme des canaux sécréteurs (Mildbraed, Matthiesen).

12) Présence de petits appendices ramifiés, très nombreux, sur les feuilles de *Mourera*, de « filaments » (généralement en touffes) sur celles d'assez nombreuses espèces (*Apinagia*): un rôle dans les échanges gazeux, par augmentation de la surface, leur a été attribué par certains auteurs anciens.

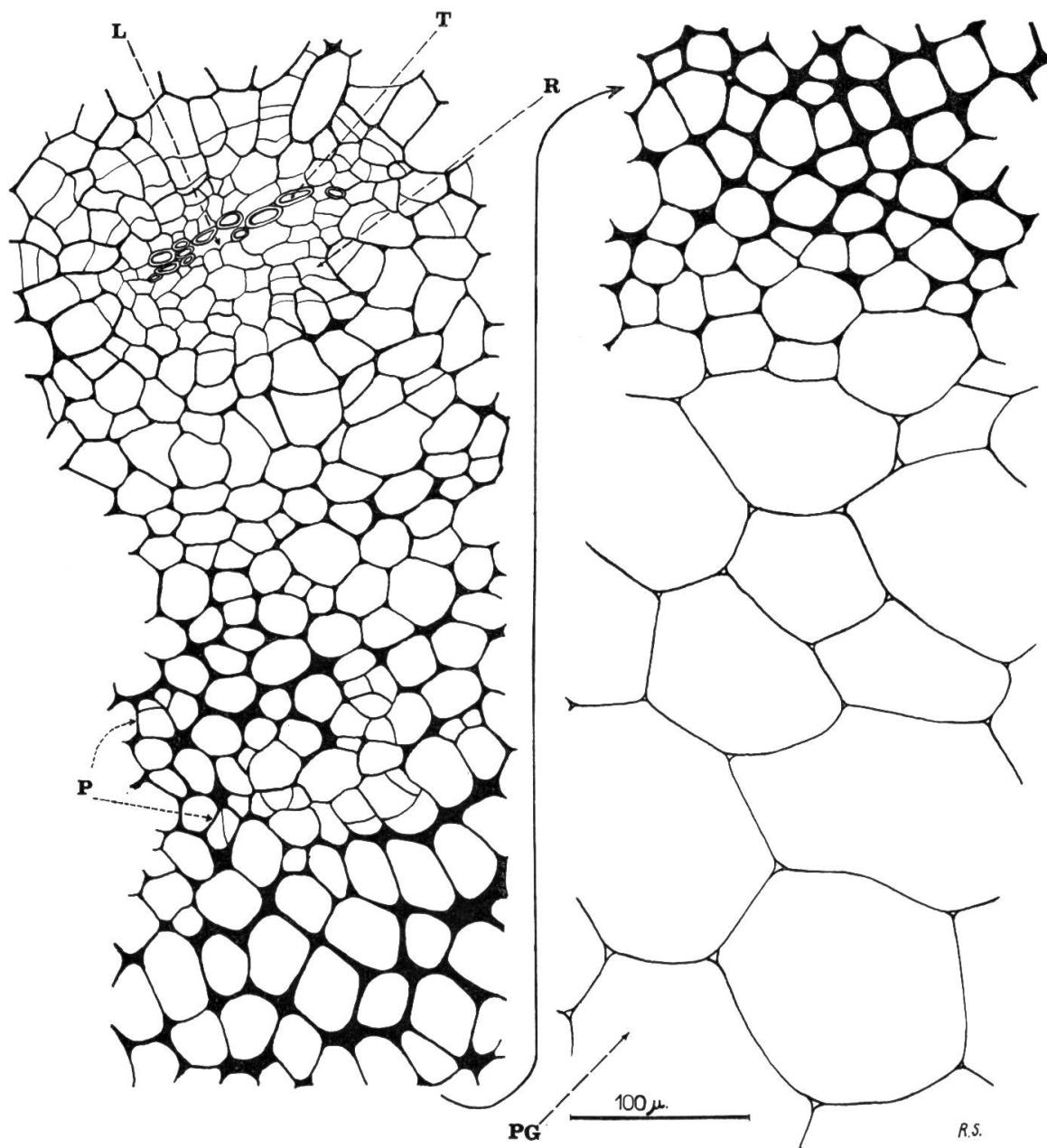
V. ETUDE ANATOMIQUE DE QUELQUES PODOSTÉMACÉES DE GUYANE

Tristicha trifaria (Bory ex Willd.) Sprengel; syn. *T. hypnoides* (St. Hil.) Sprengel²

Cette très petite espèce, à port de mousse, existe à la fois en Amérique du Sud, en Afrique et à Madagascar. Son étude anatomique a été effectuée dès 1881 par Cario. Ce travail, qui a fait date dans la connaissance des Podostémacées, a porté

¹ Une telle transformation de collenchyme en sclérenchyme a été signalée dans d'autres groupes: diverses Ombellifères (Duchaine, *C.R. Ac. Sc.*, 1953 : 839-841), *Eryngium* (Schwendener, *Das mechan. Princip. des anat. Bau der Monok.* 1871), Pipéracées (J. E. Weiss, *Flora*, 1876), Pipéracées et *Eryngium* (Ambronn, *Pringsh. Jahrb. w. Bot.* 1879-1881).

² Nous ne donnons ici que les synonymies les plus usuelles.

FIG. 12. — *Apinagia flexuosa*

Dessin de détail de la grande stèle ST représentée sur la figure 11a. On notera, au centre, une lacune (L) bordée de quelques trachéides (T), entourées d'une zone à recloisonnements tangentiels, donnant naissance à de courtes files radiales (R). Dans le collenchyme de la stèle existent des îlots d'éléments à membrane mince (P), qui paraissent représenter le phloème; ces îlots sont disposés en cercle. A l'extérieur, le parenchyme général de la tige (PG), à grandes cellules.

à la fois sur le « thalle » (c'est-à-dire ce qu'Engler appelle « racine », et qui constitue l'organe fondamental dont naissent les tiges) et sur les pousses feuillées, précisé la disposition et la structure des concrétions siliceuses, mis en évidence de petits massifs de xylème à éléments annelés ou spiralés, discuté la présence de phloème, dont la présence semble pouvoir être affirmée sur la base de divers arguments (parmi lesquels la présence de cellules paraissent être des cellules-compagnes), étudié la feuille, typiquement à une assise cellulaire (« einschichtig »), et examiné la ramification de la tige et la structure de la fleur.

Les spécimens étudiés ici (n° 12244) proviennent des rives du Marouini¹ où nous les avons recueillis en septembre 1961, sur une dalle rocheuse subhorizontale, presque émergée (épaisseur d'eau de 1 à 2 cm environ), le sommet des plantes atteignant la surface de l'eau; en peuplement assez dense, ces plantes étaient en fleurs.

La tige, ramifiée, a une section subelliptique (diamètre 0,8-1 mm). L'épiderme, à cellules petites, recouvre un parenchyme général à cellules de grande taille (50 à 30 μ environ), à membranes cellulosiques minces. Elles sont bourrées de grains d'amidon.

Il existe une ou deux « stèles », entourées d'une gaine de 1-2 assises (de 5 à 10 μ) à membranes légèrement épaissies et lignifiées, se colorant en rouge franc par la safranine. La stèle elle-même est constituée d'un tissu à petits éléments (diamètre: 0,01 mm, parfois moins), à membrane cellulosique mince. Par endroits s'y trouvent des îlots d'éléments plus petits, paraissant constituer du phloème, bien que (tout au moins dans les coupes examinées) il ne paraisse pas s'y trouver de cibles. Le centre de la stèle présente généralement une lacune, bordée par quelques éléments de xylème, de petit diamètre (3-5 μ) (fig. 6); leur lignification est faible et ne donne qu'une faible coloration par les réactifs de la lignine — fait que Cario avait déjà mentionné. Dans certaines stèles, la lacune n'existe pas, et la partie axiale est occupée par un petit massif de trachéides. Ceci permet de supposer que cette lacune résulte (au moins en partie) de la disparition des éléments les plus centraux du xylème. La structure de la stèle paraît centrique. Les trachéides possèdent, comme l'avait déjà vu Cario (p. 3), des épaississements annelés ou spiralés. Dans les plus petites stèles, aucun élément lignifié n'est discernable (fig. 6c). Les feuilles ne possèdent aucune vascularisation.

Mourera fluviatilis Aubl.

Cette très grande Podostémacée possède une souche épaisse, charnue et dure, fixée aux rochers, et dont partent des feuilles robustes, d'un vert franc et foncé, atteignant couramment 50 cm de longueur, et souvent beaucoup plus — jusqu'à 2 mètres (d'après van Royen, 1953 : 11) (pl. I, phot. 1). Leur nervure principale est très épaisse à la base; le limbe lui-même est épais et solide, surtout dans sa partie proximale. En herbier, souche et feuilles sont très minces, fait qui s'explique par le fait qu'elles sont constituées essentiellement par un parenchyme à membranes minces, la solidité des parties basales de la plante étant le résultat de la turgescence.

¹ Pour la localisation géographique des stations, voir la carte publiée dans *Adansonia* (1965 : 314).

Le limbe, à marge découpée, finement laciniée, est rugueux sur la face supérieure, en raison d'un revêtement de petits éléments ramifiés, à aspect d'arbuscules pédicellés, et dont la valeur paraît être celle de poils (fig. 7d, et pl. V, fig. 2); ils renferment des concréctions siliceuses, de forme allongée (fig. 7d), c'est-à-dire comparables à celles que l'on trouve couramment sur la périphérie des stèles des Podostémacées. Ces arbuscules de la surface du limbe ont été décrits par Went (1910), qui, reprenant un point de vue déjà développé par Goebel, leur attribue un rôle d'organes « branchiaux » (« Kiemen » : 55), favorisant les échanges gazeux de la feuille.

La morphologie des feuilles de *Mourera fluviatilis* est profondément différente de celle des feuilles classiques des Dicotylédones. Elles sont extrêmement polymorphes, non seulement par leurs dimensions (longueur variant de 8 à 200 cm) mais aussi par leur forme (pl. II, fig. 2, et III, fig. 1). Elles sont plus ou moins disséquées en segments, dont les ultimes sont très fins. A l'extrême, la partie proprement laminaire se trouve parfois très réduite, alors que les segments laciniés constituent la partie essentielle de la feuille (pl. III, fig. 1).

De façon générale, la face supérieure du limbe porte de curieux appendices, en forme d'épines charnues plus ou moins longuement cylindro-coniques; ces « épines », très riches en eau à l'état vivant, sont, herbier, complètement aplatis contre la surface du limbe (fig. 7h, et pl. IV, fig. 1 et 2). Ces épines charnues avaient été mentionnées dès 1775 par Aublet, qui les situait à tort sur la face inférieure; Went (1910) les a décrites et figurées; si l'utilité de ces appendices pour la plante a parfois été envisagée (Went 1910 : 56), leur valeur morphologique paraît n'avoir jamais été discutée. Went (1910 : 56) signale qu'ils font défaut chez les premières feuilles formées par la jeune plante.

L'anatomie de ces épines révèle une structure polystélique (fig. 7k): dans un parenchyme général semblable à celui du limbe se trouvent plusieurs petites « stèles », dans lesquelles (du moins chez les cas observés) aucun élément n'est lignifié; il ne paraît pas s'y trouver de trachéides; par contre certains éléments pourraient être interprétés comme du phloème; on notera de plus, dans ces stèles, qu'un certain nombre des éléments cellulaires sont collenchymateux (fig. 7l). Par cette structure, ces appendices dressés sur la feuille se révèlent autre chose que de simples émergences; leur structure s'apparente à celle du limbe, qui sera décrite plus loin. Comme lui, ils portent de nombreux poils ramifiés.

Ces appendices dressés sur le limbe portent eux-mêmes des appendices très petits, ayant un aspect d'écaillles, voire de microphylles, et ne renfermant aucun appareil conducteur différencié; leur sommet, aigu, se singularise par une teinte brunâtre; on notera l'analogie superficielle de leur aspect avec celui des épines des rameaux de *Psilophyton* — analogie qu'accentue leur sommet foncé, rappelant le « tip with dark content » des microphylles de Psilotales (cf. Andrews, Studies in Paleobotany, 1961: 38 et 40); rappelons pour mémoire qu'une comparaison entre les Podostémacées et les Psilotales avait été évoquée par Buscalioni (Boll. Soc. Sc. nat. ed. econ., Palermo, 1928, 9: 12-15). Sans chercher des comparaisons aussi lointaines, on peut poser le problème d'une homologie de ces écaillles avec les microphylles des *Tristicha*.

La localisation de ces épines charnues dressées sur le limbe de *Mourera* ne paraît pas avoir été soulignée par les auteurs qui les ont décrites; elles sont insérées

dans l'angle des nervures¹. Leur longueur varie généralement de 10 à 60 mm. Elle varie suivant leur position sur la feuille: maximale à la base du limbe, elle décroît progressivement vers le sommet de celui-ci. L'interprétation de ces appendices sera discutée à la fin du présent travail.

L'anatomie de *Mourera fluviatilis* a été étudiée dès 1904 par Mildbraed, qui en a décrit les faisceaux constitués par une masse de collenchyme à épaississements angulaires; au centre de ce tissu se trouvent quelques éléments annelés, entourant une « lacune », interprétée par Mildbraed comme un canal aérifère (« *Luftgang* »). Le même auteur souligne que le phloème n'est pas discernable, et pense qu'une partie du collenchyme de la stèle peut en assumer les fonctions. Mildbraed a également signalé la présence de nombreux canaux sécréteurs, dont le contenu présenterait des analogies avec les résines.

Le spécimen étudié ici (n° 11394) provient du fleuve Maroni, dans la région d'Hermina-Dorp. L'espèce y vit sur de gros blocs rocheux, notamment au niveau des sauts, et affleurant en août-septembre; la plante fleurit à ce moment, les hampes florales roses se dressant dans l'air, alors que les feuilles, subaffleurantes, sont encore baignées par le courant rapide.

L'espèce, en Guyane, nous a paru devoir être séparée en deux variétés:

var. *fluviatilis* (à laquelle appartiennent les spécimens étudiés), à feuilles plus ou moins fortement laciniées, à segments parfois étroits, et à poils ramifiés grêles (cf. pl. III, fig. 1);

var. *gigantophylla*, à feuilles plus grandes (couramment 1 m et même plus), à contour largement ové-lancéolé, à segments marginaux petits, à poils ramifiés plus trapus, presque coralloïdes; cette seconde variété, dans la mesure où nos prospections permettent de conclure, paraîtrait essentiellement localisée dans les hauts de rivières (région de Grand Soula) (cf. pl. II, fig. 2)².

La souche de la plante, courte, épaisse et dure, formée par la coalescence des bases foliaires, et constituée par un parenchyme général à grandes cellules (50 à 150 μ), à membranes minces, renferme d'assez nombreuses « stèles », dépourvues de gaine lignifiée. La périphérie de ces stèles (fig. 7g) est constituée par un tissu plus ou moins collenchymateux dont les membranes sont très nettement épaissies aux angles. La masse même de la stèle est formée de petits éléments (10-20 μ), à membranes épaisse. Si aucun tube criblé n'a pu y être décelé, certains de ces éléments (cf. fig. 7b, c et g), qui constituent des îlots semblent bien pouvoir être considérés comme du phloème, avec des cellules-compagnes.

Quelques trachéides de petit calibre (5-10 μ) forment un massif au centre de la stèle, en contact avec une lacune axiale, dont la présence est, apparemment, quasi-constante. Dans certains cas, l'observation de coupes assez épaisses permet, en faisant varier la mise au point, de constater, dans cette lacune, l'existence de trachéides, paraissant souvent plus ou moins dissociées.

¹ Par cette localisation, comme par leur aspect, elles rappellent les épines de la Nymphéacée *Euryale ferox*. Notons cependant que, chez cette dernière, les épines existent sur les deux faces du limbe (cf. Mittmann, 1888).

² La diagnose de cette variété sera publiée prochainement dans l'étude taxinomique des spécimens récoltés.

En coupe longitudinale, on constate que ces trachéides sont annelées, l'espace-ment entre les anneaux successifs variant de 10-25 μ chez les plus étroites à 5-10 μ chez celles de calibre plus grand. Des trachéides spiralées existent également (fig. 8c et d), comme l'avait déjà signalé Mildbraed.

L'existence d'un massif axial de xylème, dont les éléments les plus étroits (souvent disparus au niveau de la lacune axiale) se trouvent au centre, et la disposition périphérique des éléments paraissant homologables à du phloème, suggèrent une structure centrique.

Les nervures du limbe présentent une structure très comparable. Elles renferment plusieurs stèles, également sans gaine lignifiée, et à région périphérique formée d'un collenchyme à angles épaissis. Des îlots de petits éléments paraissent, ici aussi, représenter le phloème — bien qu'aucun crible n'ait, à ce jour, été observé. Les trachéides forment un massif central comparable à celui des stèles de la souche, et ont un calibre semblable. Le parenchyme général de la feuille est semblable à celui de la souche.

Tant dans la feuille que dans la souche, le parenchyme renferme d'assez nombreux « canaux », entourés chacun d'un cercle de cellules assez petites, parfois pourvues de recloisonnements tangentiels (fig. 8a). Il paraît s'agir là des éléments qui avaient été décrits par Mildbraed comme des « canaux sécréteurs ».

Marathrum capillaceum (Pulle) van Royen; syn. *Lophogyne capillacea* Pulle

Cette très belle espèce possède des feuilles de 10 à 30 cm, très finement divisées, à aspect de feuilles d'ombellifères, et à lobes ultimes linéaires. Ces feuilles rayonnent horizontalement à partir d'une souche charnue, d'où s'élèvent des fleurs roses longue-ment pédicellées. La plante vit sur des dalles rocheuses subhorizontales, souvent légèrement en cuvette, à l'écart des courants rapides. Lors de la floraison (septembre), il n'y a là que quelques centimètres d'eau, où flottent les feuilles, les fleurs étant émergées. Nous avons trouvé cette espèce dans plusieurs hauts de rivières du bassin du Maroni. Le spécimen étudié (n° 11832) provient de la rivière Grand-Ouaqui, près de Saut-Macaque.

La base des pétioles — à section subelliptique ou semi-circulaire — renferme plusieurs stèles, dans un parenchyme général. Celui-ci est formé de grandes cellules arrondies (50 μ environ), avec des méats (fig. 9a et b). Les concrétions siliceuses sont rares dans ce parenchyme général; elles abondent, par contre, dans les stèles et sur leur pourtour.

Ce parenchyme général renferme de très nombreux grains d'amidon, normale-ment invisibles en raison de leur transparence, sauf leur hile punctiforme colorable par la safranine. En lumière polarisée, ils donnent la croix noire typique. Les cellules du parenchyme en sont bourrées.

Les « stèles » ne possèdent pas de gaine lignifiée. Elles comportent une masse d'éléments cellulosiques, à membrane légèrement épaissie. Ici encore, bien qu'aucun crible n'ait pu, à ce jour, être observé, des îlots recloisonnés, disposés en cercle, paraissent interprétables comme du phloème.

Au centre même de la stèle se trouvent quelques trachéides de petit calibre (3 à 10 μ), formant un petit massif, accolé à une lacune axiale. Dans certains cas,

cette lacune est absente (fig. 9c, d), ce qui paraît indiquer qu'elle résulte de la disparition de quelques trachéides (et sans doute aussi de la croissance en volume des éléments voisins). Là encore, la structure de la stèle paraît pouvoir être interprétée comme centrique. La faible colorabilité des trachéides paraît indiquer une lignification peu accentuée de leurs épaississements.

***Apinagia flexuosa* (Tul.) van Royen; syn. *Ligea flexuosa* Tul., *Oenone flexuosa* (Tul.) Wedd.**

Le grand genre *Apinagia*, qui regroupe, à la suite de van Royen (1951), les genres *Apinagia* Tul., *Oenone* Tul. et *Ligea* Tul., comprend des espèces très variées par leur forme, leur taille et leur écologie.

A. flexuosa est une plante de grande taille, vivant sur des fonds rocheux des hauts de rivières à courant rapide. Ses tiges, longues de plusieurs décimètres, flottent dans le courant; elles portent de grandes feuilles plus ou moins distiques, entières à bord ondulé, à nervure principale forte, saillante et flexueuse (fig. 14d). Les spécimens étudiés (n° 11839) proviennent de la rivière Grand-Ouaqui, près de Saut-Macaque.

La tige présente: un épiderme sans différenciation particulière, à cellules assez petites, un parenchyme général à grandes cellules (40 à 60 μ), bourrées de grains d'amidon simples, à hile allongé et parfois fourchu (fig. 13c), plusieurs stèles (une grande et plusieurs petites).

Une grande stèle (fig. 12) comporte:

- une zone périphérique constituée de collenchyme surtout épaissi aux angles; dans ce tissu sont inclus des îlots de cellules plus petites, à membranes minces, qui paraissent issues de recloisonnements, sans orientation constante,
- une zone de parenchyme, avec des recloisonnements tangentiels, ayant constitué des groupes de cellules en files radiales (R), formant une zone subcirculaire plus ou moins continue,
- une zone centrale à membranes minces, renfermant dans sa région axiale un groupe de trachéides de petit calibre (3-10 μ), à épaississements faiblement colorables, entourant une lacune.

Dans les petites stèles de la tige, la structure est plus simple. Le nombre des trachéides y est réduit, parfois à une seule (fig. 11b); souvent même aucune trachéide n'est discernable. Aucune zone à recloisonnements tangentiels ne s'observe autour de la région axiale de la stèle. Par contre des îlots de petits éléments paraissant être du phloème y existent, comme chez les grandes stèles, dans la région périphérique; on aurait donc ici encore une disposition d'apparence centrique. La structure plus complexe des grandes stèles s'interpréterait alors comme une structure également centrique, à laquelle serait venue se surajouter, dans la région interne, une zone à recloisonnements tangentiels.

La feuille présente, dans ses nervures, une structure très semblable. Une grosse nervure comporte couramment trois stèles, dont une médiane plus importante.

Des nodules de silice abondent sur la périphérie de ces stèles. Le parenchyme général est constitué de grandes cellules (60-80 μ) à membrane mince, avec de petits méats triangulaires. Les stèles de la feuille sont très comparables à celles de la tige. Elles sont constituées par un tissu à membranes cellulosiques légèrement épaissees aux angles. Il s'y trouve des îlots de petites cellules issues de recloisonnements, à orientations variées; la structure rappelle celle des petites stèles de la tige. Souvent aucun élément lignifié n'est discernable dans ces stèles foliaires; dans d'autres cas, on y trouve quelques trachéides de petit calibre, faiblement colorables.

Les éléments du xylème d'*Apinagia flexuosa*, séparées par dilacération après traitement à la potasse, ont environ 300 μ de longueur et sont effilés aux extrémités; leurs épaissements sont annelés et assez espacés (d'environ 7 μ); l'absence de perforations est très nette, il s'agit indiscutablement de trachéides (fig. 10).

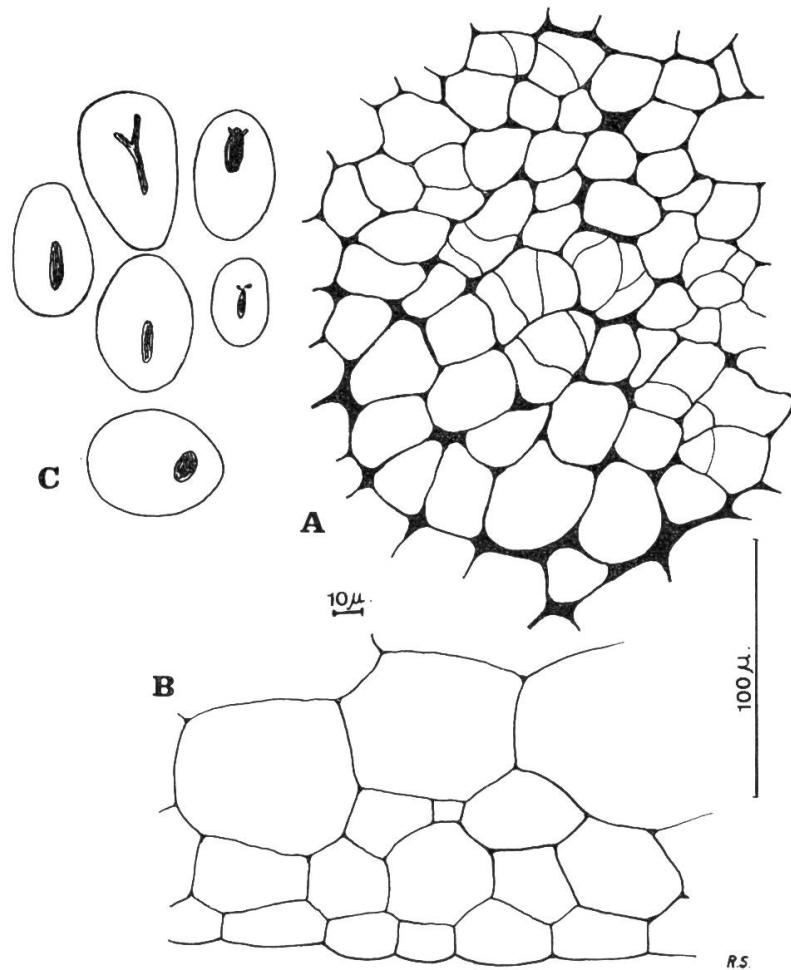
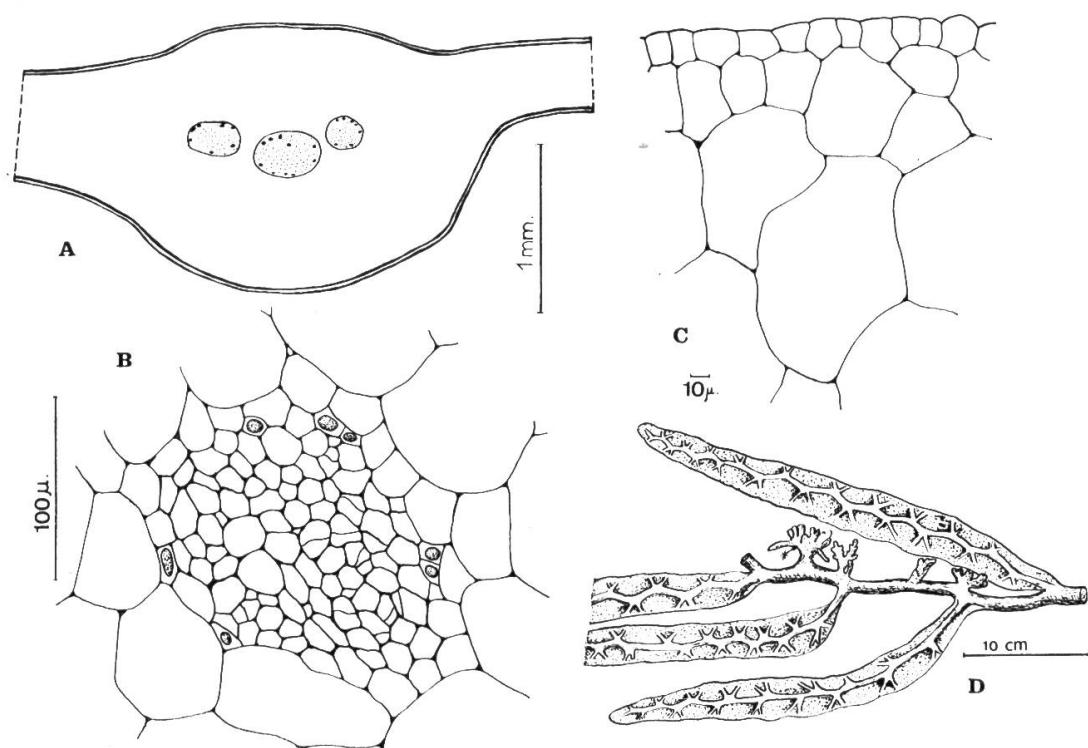


FIG. 13. — *Apinagia flexuosa*

a : Ilots recloisonnés dans la région périphérique d'une stèle; b : Epiderme et région externe du parenchyme général de la tige; c : Grains d'amidon du parenchyme général (à un grossissement plus fort).

FIG. 14. — *Apinagia flexuosa*

Spécimen: n° 11839: a: Nervure principale et limbe. En pointillé fin: les stèles; en gros pointillé: les inclusions de silice en périphérie des stèles. Aucune signification n'est visible dans les stèles de cette coupe; b: Une des stèles latérales figurées sur le dessin a. On notera les inclusions de silice dans la région périphérique, et les recloisonnements. Autour de la stèle: le parenchyme général, à grandes cellules; c: Détail de l'épiderme et du parenchyme général de la feuille; d: Portion de tige portant des feuilles. On notera que la tige est nettement individualisée par rapport aux feuilles. (Dessin fait d'après un spécimen vivant.)

***Apinagia richardiana* (Tul.) van Royen; syn. *Ligea richardiana* Tul., *Oenone richardiana* (Tul.) Warm.**

Apinagia richardiana est une des espèces les plus répandues en Amérique tropicale. Son aire est très vaste, de la Guyane au nord-est du Brésil. Cette espèce est très polymorphe, variant depuis des formes petites, à 2 étamines, jusqu'à des formes plus grandes, à 10 étamines (cf. van Royen, 1951, 1954).

L'appareil végétatif de cette espèce se rattache à un type très répandu dans le genre *Apinagia* (cf. pl. VI, fig. 2): l'individualisation des feuilles par rapport à la tige y est moins accentuée que chez *A. flexuosa*, leurs bases confluant pour constituer une tige d'aspect fascié, parfois très condensée. Les feuilles, pennatilobées, sont remarquables par les touffes de filaments insérées en certains points de leur surface — caractère qui se retrouve également dans d'autres espèces du genre (fig. 16e).

La plante étudiée ici a été récoltée entre Maripasoula et Dégrad-Roche (n° 11719, 2.9.1961), sur les rochers du lit du fleuve.

La tige renferme, dans un parenchyme général à grandes cellules (70 à 130 μ), à membranes minces, plusieurs stèles, dont la plus importante seule (parfois dédoublée, cf. fig. 15d) possède une gaine de sclérenchyme bien individualisée. La stèle elle-même comporte des éléments collenchymateux (diamètre 20-30 μ), parmi lesquels sont répartis des îlots de petites cellules à membranes minces, disposées plus ou moins en cercle. Au centre, quelques trachéides, de 3 à 15 μ de diamètre, entourent une lacune axiale; leurs épaississements annelés sont espacés de 5 à 15 μ . Autour de ce massif central de trachéides, s'observent couramment des recloisonnements tangentiels aboutissant à de courtes files d'éléments à membranes minces.

La feuille présente un parenchyme général semblable à celui de la tige, et renfermant de petites stèles dépourvues de gaine de sclérenchyme. Des îlots recloisonnés s'y rencontrent; les trachéides y font défaut, au moins dans de nombreux cas (fig. 16b).

Sur certains spécimens d'*Apinagia richardiana*, la surface du limbe présente un aspect pustuleux; il ne s'agit ni de particularités morphologiques ni de cécidies, mais de nymphes d'insectes (Simulidés)¹ (cf. Hoehne 1955: 120; cf. Lutz, *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, I : 125).

Apinagia aff. richardiana (Tul.) van Royen

L'échantillon étudié ici est très voisin du précédent par sa morphologie, et peut-être conviendrait-il de le rattacher lui aussi à la très polymorphe espèce *A. richardiana*. Il s'en différencie cependant par les membranes beaucoup plus minces des éléments de la stèle. Il a été récolté sur les blocs rocheux du lit du Maroni, en face de Gaa-Caba (nº 11443, 24.8.1961). Sa fleur possède 2 étamines.

La tige est constituée par un parenchyme à grandes cellules (de l'ordre de 100 μ), à membranes minces, dans lequel se trouvent plusieurs stèles. La plus importante d'entre elles possède une gaine de fibres de sclérenchyme, qui peut être épaisse (fig. 17a). Les plus petites stèles en sont dépourvues. Le tissu constitutif de la masse de la stèle, bien qu'ayant des membranes cellulosiques plus épaisses que celles du parenchyme général, n'a rien d'un collenchyme bien individualisé. Il renferme des îlots de petits éléments, disposés en cercle. Au centre, quelques trachéides, d'un calibre de 5-10 μ , entourent la lacune axiale. Leurs anneaux lignifiés sont espacés de 15-30 μ .

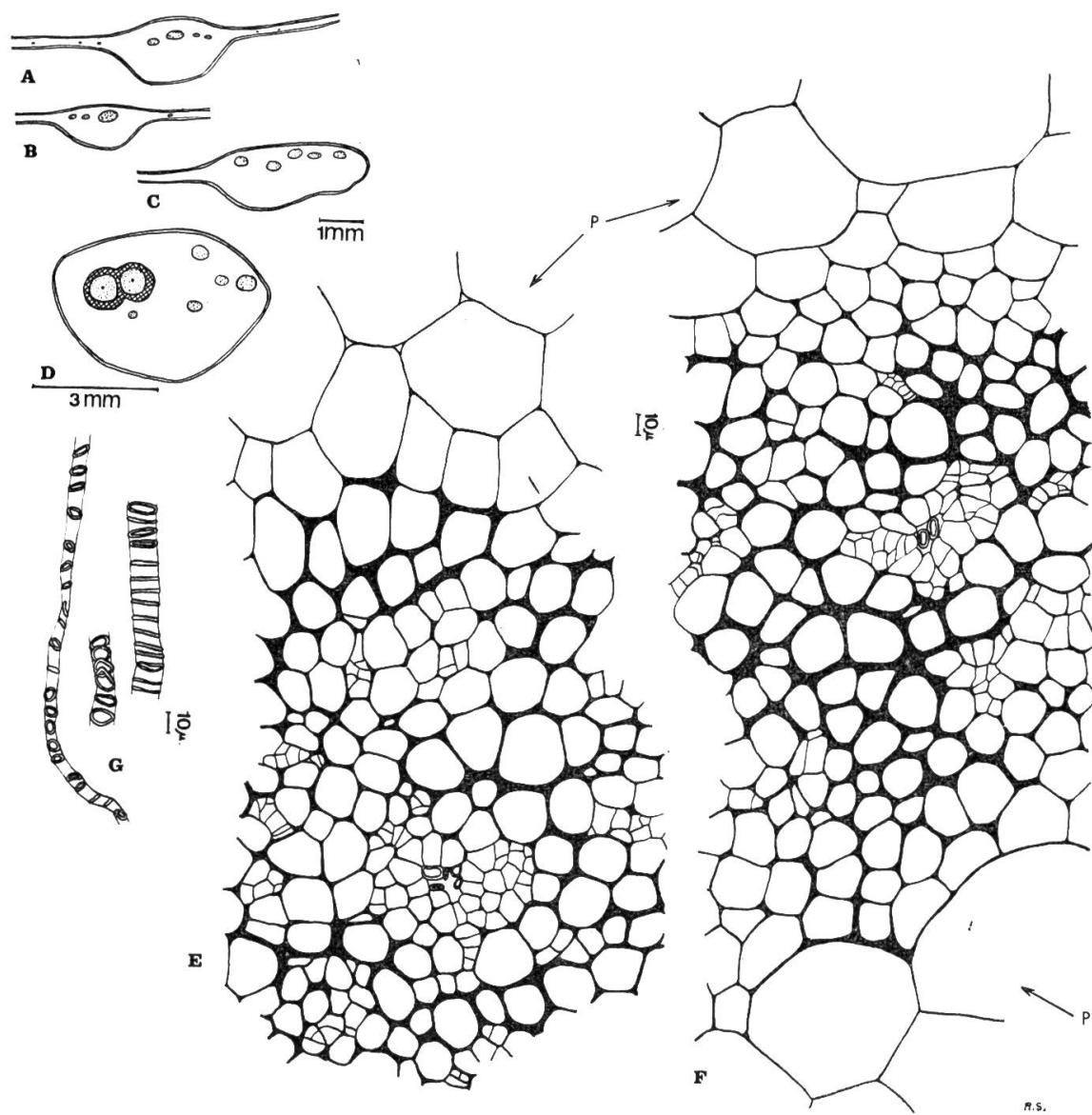
La feuille possède un parenchyme général semblable à celui de la tige, et plusieurs stèles, dont la plus grande est entourée d'une gaine de sclérenchyme. La structure des stèles est comparable à ce que l'on observe dans la tige.

Le pédoncule du fruit, observé chez un spécimen émergé lors de la décrue, est entièrement constitué par des cellules lignifiées, d'environ 5 μ de diamètre (fig. 17f).

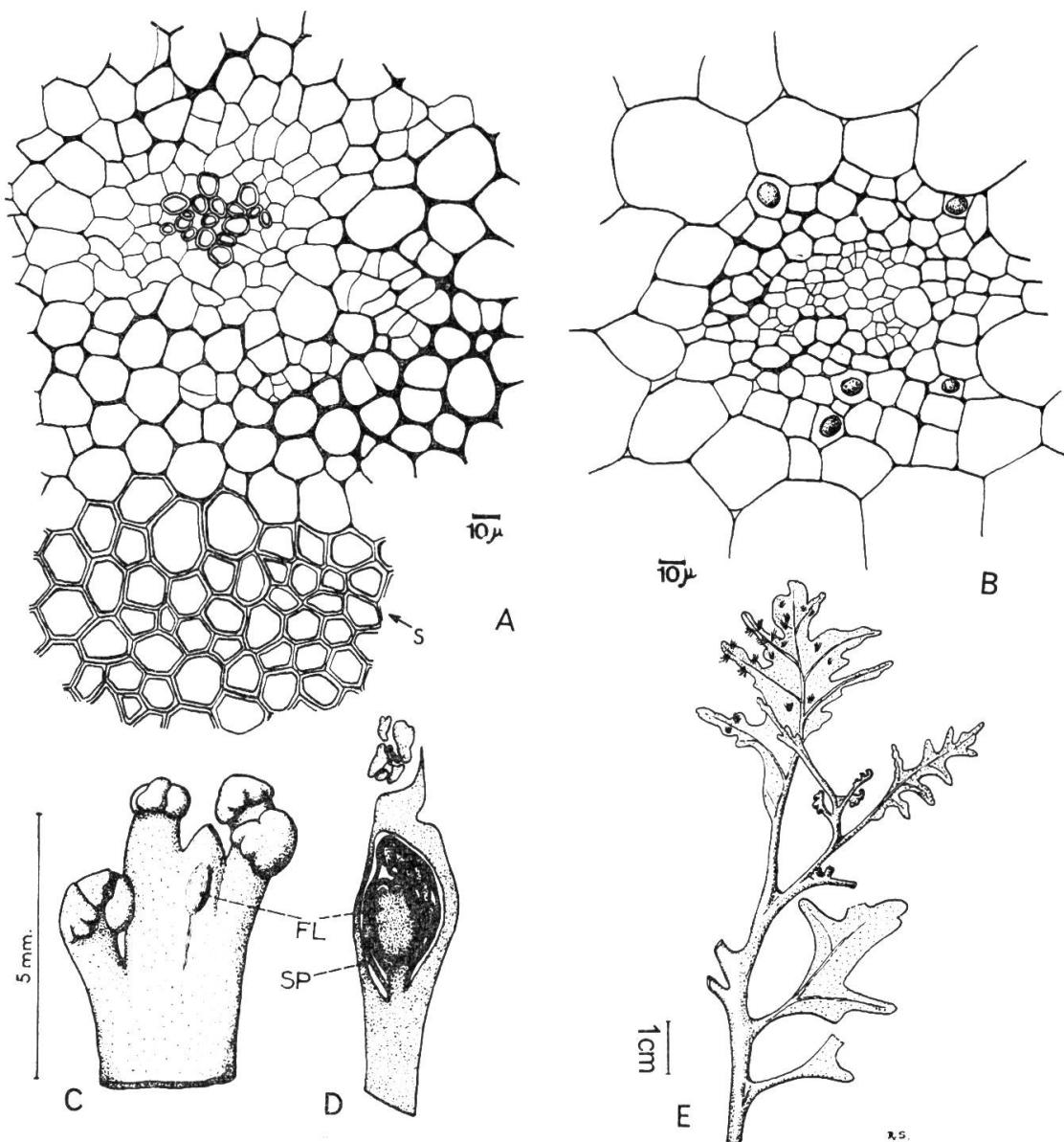
Apinagia aff. marowynensis (Went) van Royen; syn. *Oenone marowynensis* Went in Pulle, 1909

Cette plante, que nous avons récoltée sur les rochers du lit du Maroni, entre Hermina-Dorp et Loca-Loca (nº 11393, 23.8.1961), se distingue d'*A. richardiana* par ses segments foliaires non arrondis, se terminant souvent par des filaments linéaires assez longs (fig. 18c). Elle nous a paru devoir être rapprochée d'*A. marowynensis*, sinon même rattachée à cette espèce.

¹ Nous remercions M. A. Villiers, du Muséum national d'histoire naturelle, qui a bien voulu examiner les nymphes portées par nos plantes.

FIG. 15. — *Apinagia richardiana*

Spécimen n° 11719: a, b, c: Coupes schématiques dans la feuille. Les stèles sont figurées en pointillés; d: Coupe schématique dans une tige. En hachures entrecroisées: la gaine de sclérenchyme des plus grandes stèles; e: Une petite stèle de la tige, sans gaine de sclérenchyme. Au centre: quelques trachéides et la lacune axiale. Autour se trouvent des îlots de phloème disposés en cercle; f: Autre petite stèle de la tige, également sans gaine lignifiée; g: Fragments de trachéides isolées après macération à la potasse.

FIG. 16. — *Apinagia richardiana*

Spécimen n° 11719: a: Une grande stèle de la tige, avec gaine de sclérenchyme (S). La stèle comporte un collenchyme développé. Au centre: groupe de trachéides; b: Une très petite stèle de la feuille, dépourvue de gaine de sclérenchyme, et de trachéides. On notera les nodules de silice sur sa périphérie; c: Extrémité d'un rameau, avec ébauches de feuilles, et jeune fleur encore incluse (FL); d: Coupe sagittale dans cette extrémité de rameau, avec la fleur (FL) dans sa spathelle (SP). La coupe de cette fleur fait l'objet de la photographie 2 de la planche VI; e: Fragment de la plante. On notera les touffes de «filaments» sur le limbe et le passage progressif de la feuille à la tige.

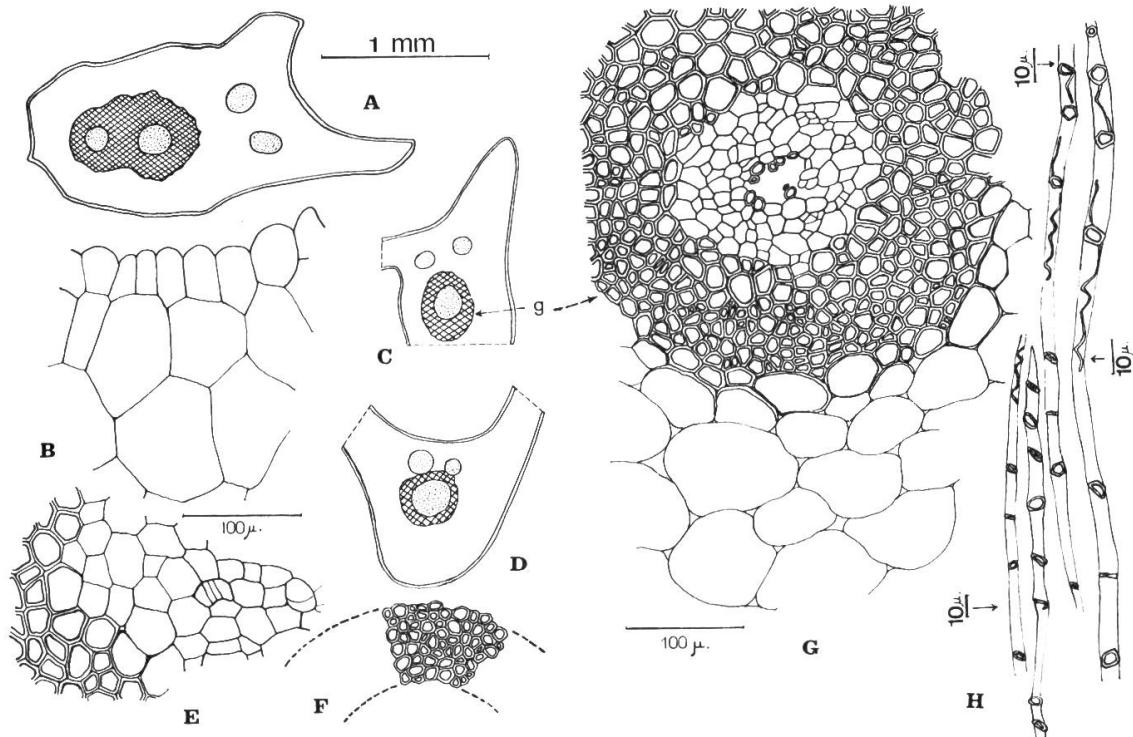


FIG. 17. — *Apinagia* aff. *richardiana*

Spécimen n° 11443: a: Schéma de la tige, en coupe transversale; les stèles sont figurées en pointillé; les plus grandes sont entourées d'une gaine lignifiée (en hachures entrecroisées); b: Epiderme et région externe du parenchyme général de la tige; c: Nervure principale du limbe, avec grande stèle et deux petites; d: Pétiole, également avec trois nervures; e: Détail de recloisonnements dans une stèle de la tige; f: Coupe transversale du pédoncule fructifère, lignifié; g: Une stèle de la tige; la gaine lignifiée est épaisse; quelques trachéides entourent une lacune axiale; on notera un cercle d'îlots recloisonnés; autour de la stèle: parenchyme général; h: Trachéides d'une stèle du pétiole, isolées par dilacération.

La tige, formée par la coalescence des bases des feuilles, comporte, dans un parenchyme général à grandes cellules (50-100 μ), à membranes minces et à petits méats triangulaires, plusieurs stèles; la plus importante, seule, comporte une gaine constituée par un sclérenchyme à membranes très peu épaissies et peu lignifiées — caractère qui la différencie d'*A. richardiana*. Dans la stèle elle-même, les cellules, de 15-20 μ de diamètre, possèdent des membranes relativement minces; la différenciation collenchymateuse, accentuée chez *A. richardiana*, n'est ici qu'à peine esquissée. Au centre, quelques trachéides, de 5-15 μ de diamètre, entourent une lacune axiale (fig. 18h). Celle-ci, dans quelques cas, est très réduite, voire indiscernable. Dans les plus petites stèles de la tige, aucune trachéide n'est visible.

La feuille porte des touffes de « filaments », insérées sur des nervilles. Ces filaments, formés de plusieurs épaisseurs de cellules, paraissent avoir une valeur morphologique autre que celle de simples poils (fig. 18k). Les nervilles, à cellules allongées, sont marquées par des alignements de concrétions siliceuses également allongées, voire aciculaires (fig. 18l).

La feuille présente un parenchyme général semblable à celui de la tige, avec de grandes cellules (50-100 μ) à membranes minces. Elle renferme des stèles étroites (60 à 100 μ), sans gaine lignifiée; aucune trachéide n'a pu y être discernée; les îlots cellulaires paraissant constituer le phloème y sont au nombre de 2 ou 1 seulement; aucune lacune n'est différenciée.

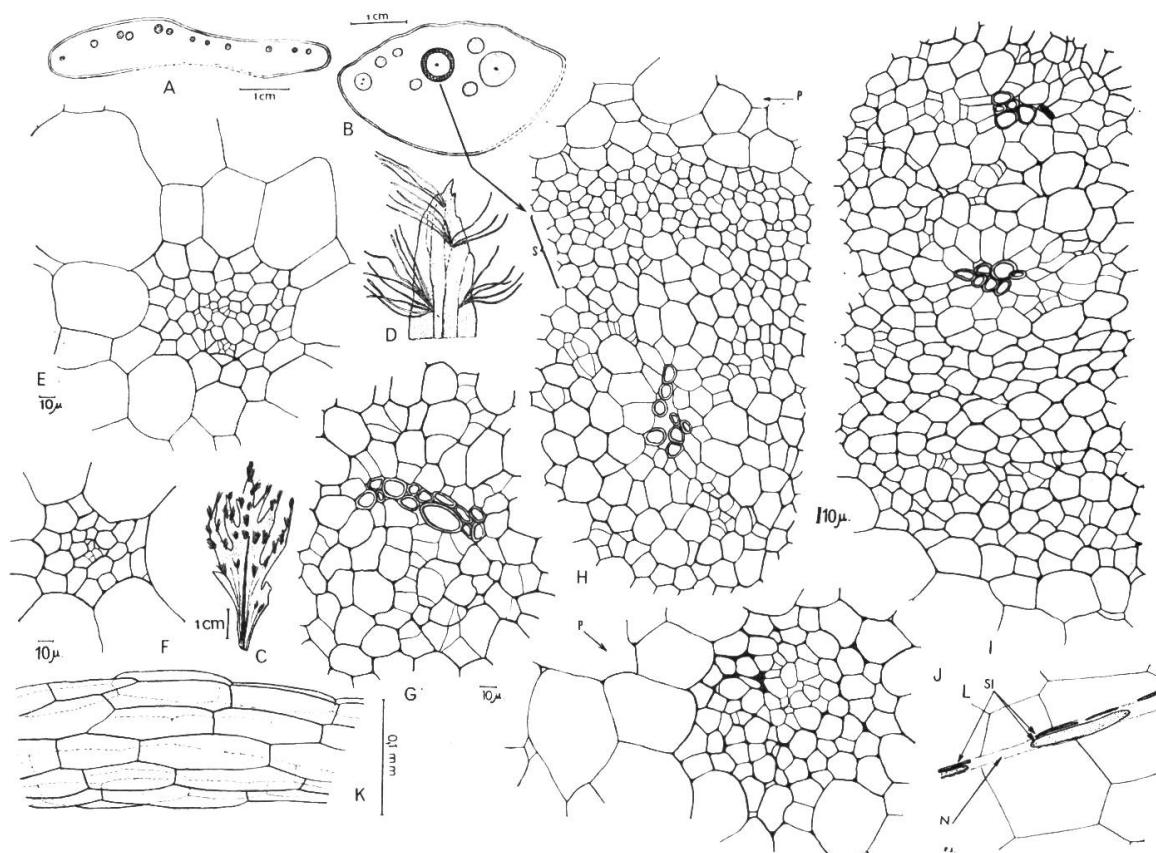
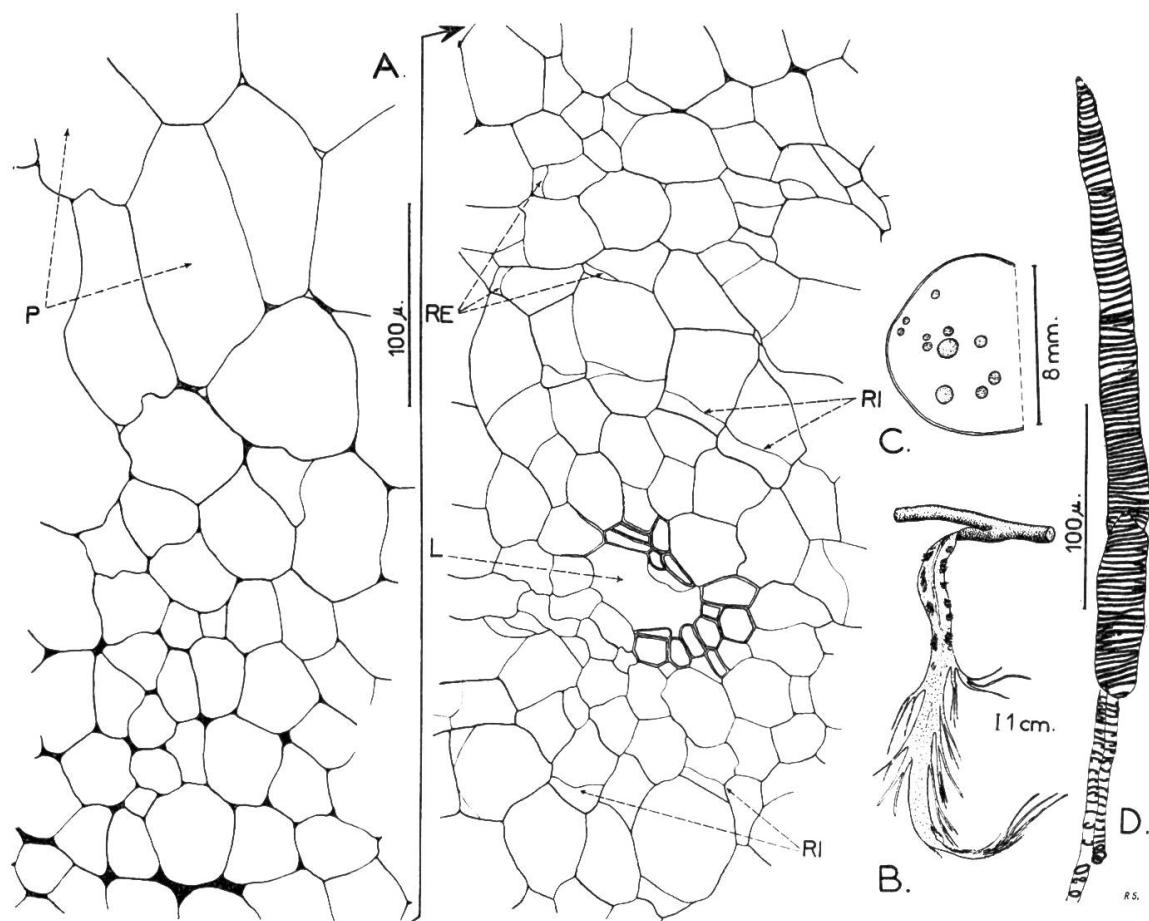


FIG. 18. — *Apinagia* aff. *marowynensis*

Spécimen n° 11393. La plante paraît devoir être rattachée à l'espèce *A. marowynensis*. **a**: Coupe schématique d'une base de feuille. Les stèles sont figurées en pointillé. Elles n'ont pas de gaine lignifiée; **b**: Coupe de la tige. Une des grosses stèles possède une gaine de sclérenchyme (figurée en hachures entrecroisées). La stèle de gauche possède 2 massifs de trachéides. Les groupes de trachéides sont figurés par des taches noires; **c**: Feuille, avec ses touffes de « filaments »; **d**: Extrémité d'un lobe de la feuille; **e**: Petite stèle de la feuille; aucun trachéide n'y est visible; **f**: Autre petite stèle de la feuille, également sans trachéides; **g**: Centre d'une stèle de la tige. On notera les recloisonnements; **h**: Grande stèle de la tige, entourée d'une zone périphérique lignifiée (S) mais à membranes restées minces. Les membranes cellulaires, dans la stèle, sont considérablement plus minces que chez *A. richardiana*. P: parenchyme général à grandes cellules; **i**: Stèle de la tige, sans gaine, mais à deux massifs de trachéides; **j**: Petite stèle, sans trachéides visibles; **k**: Détail d'un « filament » de la surface du limbe. La structure rappelle celle des « feuilles » de petite taille qui existent chez certains groupes de Podostémacées; **l**: Epiderme vu de face, et nervure (N) bordée de cellules renfermant des concrétions siliceuses allongées (SI). Feuille éclaircie au chloral-lactophénol.

FIG. 19. — *Apinagia staheliana*

Spécimen: Florschütz et Maas n° 2716: a: Détail d'une stèle de la tige. On notera la présence d'un groupe de trachéides entourant une lacune (L), et l'existence de deux sortes de recloisements, les uns externes (RE) sans orientation constante, les autres internes (RI), tangentiels, aboutissant à de courtes files radiales de cellules. La région périphérique de la stèle est légèrement collenchymateuse. P: parenchyme général de la tige, à grandes cellules; b: Une feuille et un fragment de tige. On notera que la tige est nettement individualisée. Suivant les individus, les proportions relatives de la partie rubanée du limbe, et de sa partie distale, laciniée, sont très variables. On remarque les nombreuses touffes de « filaments » sur la surface du limbe. (Dessin fait d'après un spécimen conservé en alcool); c: Coupe schématique de la tige, montrant des stèles assez nombreuses (en pointillé fin), dispersées dans le parenchyme général; d: Trachéides d'une stèle de la tige, isolées par macération dans la potasse. Les trachéides étroites, les plus internes, possèdent des épaississements annelés espacés. Les plus grosses trachéides ont des épaississements plus serrés.

Apinagia staheliana (Went) van Royen; syn. *Oenone staheliana* Went

La plante étudiée ici, récoltée en Surinam (Coppename Rivier, Sidonkroetoe Falls) par MM. P. A. Florschütz et P. J. Maas (n° 2716, 30.1.1965), a été rapportée à nous à l'espèce *Apinagia staheliana*. Elle possède une tige robuste (d'environ 1 cm d'épaisseur), bien individualisée par rapport aux feuilles, et longue de plusieurs décimètres. L'espèce est signalée par van Royen (1951: 40) comme pouvant atteindre

jusqu'à 2 m de longueur. Les feuilles comportent une partie basale rubanée et une région distale disséquée, à segments ultimes filiformes et plus ou moins dichotomes. Suivant les spécimens, la partie basale rubanée peut être très développée, ou au contraire très courte, la feuille étant dans ce cas réduite à sa portion distale laciniée. Cette plante vit dans les cascades et les rapides violents, parfois en peuplements denses (cf. pl. VI, in van Royen 1953).

La tige, approximativement circulaire, renferme, dans un parenchyme général à grandes cellules, plusieurs stèles (fig. 19c). Chacune de celles-ci comporte: une région externe très légèrement collenchymateuse (épaississements aux angles), et une région centrale renfermant des îlots recloisonnés (fig. 19a), les uns périphériques, et sans orientation précise (RE), les autres internes (RI), à courtes files radiales de cellules. Enfin, dans la région axiale, quelques trachéides peu colorables entourent une lacune. Ces trachéides sont de deux sortes; trachéides grêles (diamètre 5 μ), à épaississements annelés espacés (5 à 15 μ), et trachéides plus larges (de l'ordre de 20 μ), à épaississements relativement serrés.

Comme chez les espèces précédentes, la structure paraît pouvoir être interprétée comme centrique, avec, en plus, des cloisonnements tangentiels dans la région interne de la stèle.

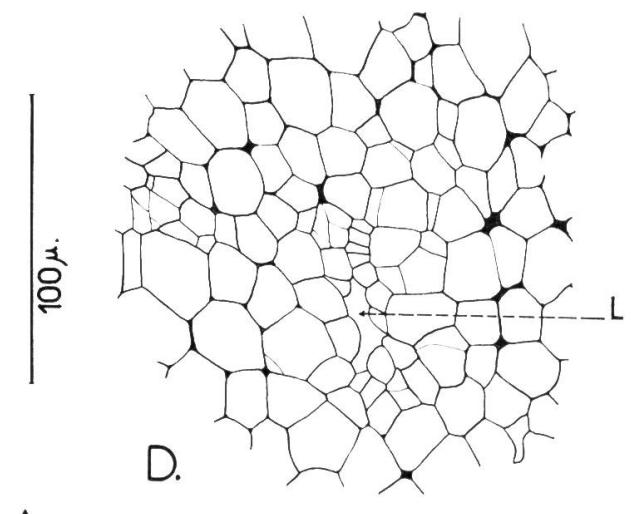
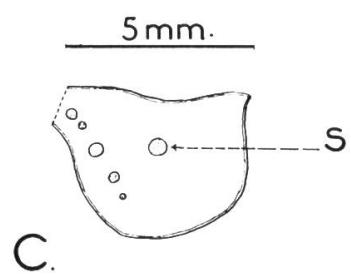
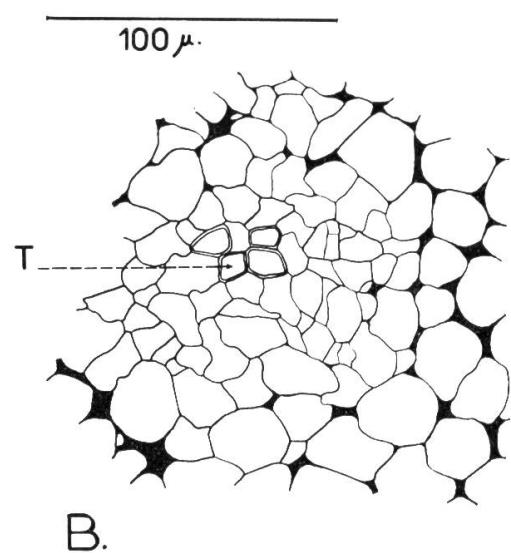
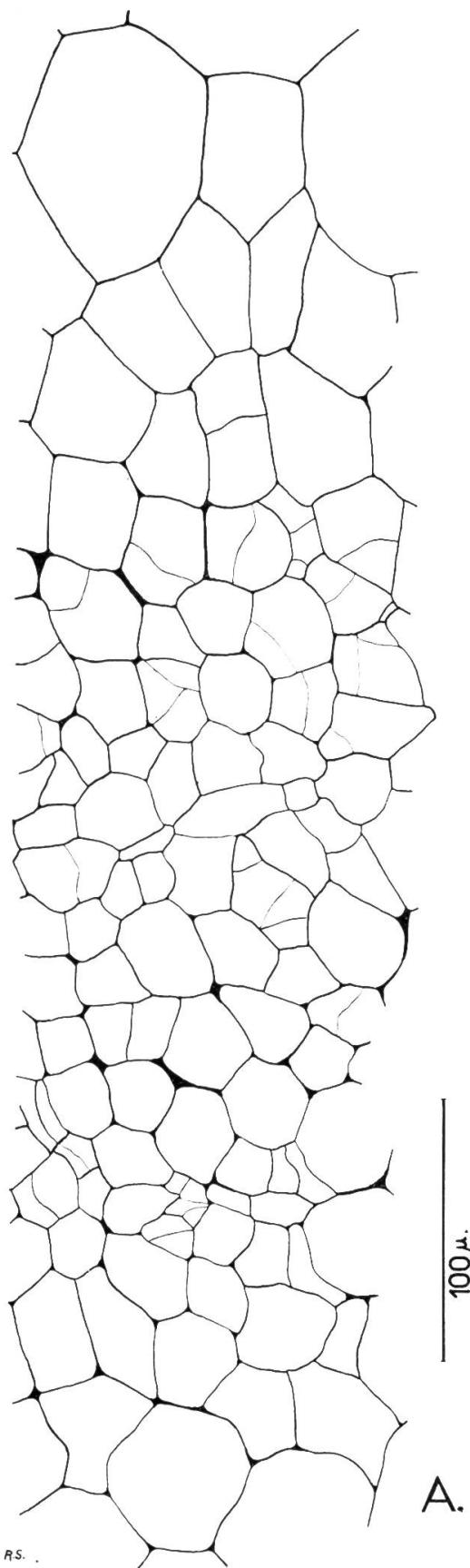
Le pétiole, à section dorsiventrale, présente une polystélie comparable à celle de la tige (fig. 20c et d). Les stèles y ont une structure semblable, avec, toutefois, des recloisonnements moins développés que dans la tige. Dans un certain nombre de stèles observées, aucun élément lignifié n'était visible.

Oserya perpusilla (Went) van Royen; syn. *Apinagia perpusilla* Went

Proche du genre *Apinagia*, dont il se distingue par son étamine extrorse unique, souvent adossée à un tépale, le genre *Oserya* comprend des plantes de taille petite ou très petite.

L'espèce étudiée ici, *O. perpusilla* (n° 12243, 21.9.1961), provient du Marouini, près de son confluent avec le Ouéti-Ouéta. Elle y vit sur des dalles rocheuses subhorizontales; au moment de la récolte, elle était en fleurs, et atteignait la surface, la couche d'eau étant de l'ordre de 1-2 cm d'épaisseur.

La tige présente, dans un parenchyme à grandes cellules (20 à 40 μ), arrondies et à méats, plusieurs stèles, chacune entourée par une gaine de 2-3 assises de cellules lignifiées. La stèle elle-même est formée d'éléments cellulosiques minces; en plusieurs points s'observent des îlots recloisonnés; parfois ces recloisonnements ont abouti à de courtes files radiales de cellules; au centre se trouvent quelques trachéides de petit calibre (environ 5 μ), entourant une lacune (fig. 21d et 22a). Dans un cas, des recloisonnements assez nombreux avaient affecté une cellule interne de la gaine lignifiée, qui se trouvait ainsi subdivisée en une quinzaine de petites cellules à membrane cellulosique mince (fig. 21d). Une interprétation de ces stèles et de leurs recloisonnements paraît pouvoir être fournie par les petites stèles, plus simples, qui cheminent dans la tige parallèlement à la tige principale (fig. 22b). Leur gaine n'est que peu lignifiée (coloration imperceptible, faible brillance en lumière polarisée). Fréquemment aucune trachéide n'y est visible; on peut cepen-



dant souvent, en observant à des niveaux différents la même stèle apparemment dépourvue de trachéides, voir apparaître un élément de xylème, à membrane un peu plus épaisse que celle des cellules voisines, et n'ayant pris le colorant du bois que de façon très faible, quasi-indiscernable. L'absence apparente d'éléments ligneux dans certaines de ces stèles apparaît ainsi comme due au fait que la coupe, très mince, passe entre deux anneaux lignifiés très espacés.

Dans ces petites stèles, s'observe, contiguë à cette trachéide, une petite « lacune », bordée par les parois bombées des cellules voisines (fig. 22b). Les îlots recloisonnés sont moins nombreux que dans les grandes stèles. Leur disposition suggère une structure centrique. Les files radiales de cellules, développées dans les grandes stèles, sont ici absentes ou très réduites.

VI. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Problèmes généraux envisagés

La présente étude, portant sur *Tristicha trifaria* et sur diverses espèces appartenant aux genres *Apinagia*, *Oserya*, *Marathrum* et *Mourera*, n'a abordé qu'une partie des problèmes posés par ces plantes. Ont notamment été laissées de côté les concréctions siliceuses (jadis étudiées par Cario et par Warming), la racine (au sens d'Engler), la feuille de *Tristicha* (étudiée par Cario), la nature exacte des « canaux sécréteurs » décrits par Mildbraed, les caractères de la lignine (dont on pourrait attendre des indications sur les affinités taxinomiques).

Il est remarquable de souligner que, dans l'ensemble, malgré la diversité morphologique, parfois accentuée des espèces, les structures anatomiques observées révèlent une grande uniformité — les variantes étant constituées par des degrés différents de l'épaississement des membranes dans les stèles et par la présence ou l'absence d'une gaine de sclérenchyme.

Dans les organes étudiés, le parenchyme général, plus ou moins développé, et entouré d'un épiderme à petites cellules, renferme généralement plusieurs « stèles », une grande et une ou plusieurs petites — dans lesquelles on peut voir des traces foliaires (cf. Mildbraed, 1904, Engler, 1930, etc.). Ces stèles, qui, dans certaines espèces, sont entourées d'une gaine lignifiée, sont constituées par un tissu à membranes cellulosiques, souvent plus ou moins épaissies, au centre duquel se trouvent couramment un ou plusieurs éléments de xylème, contigus à une lacune. Nous avons tenté d'interpréter la structure de l'appareil conducteur, précédemment considérée, suivant les auteurs, comme collatérale ou comme centrique.

FIG. 20. — *Apinagia staheliana*

Spécimen: Florschütz et Maas no 2716: **a**: Détail d'une petite stèle de la tige. On y remarque des îlots recloisonnés; **b**: Détail d'une petite stèle de la tige, avec quelques trachéides (T) et des îlots recloisonnés; **c**: Schéma de la structure du pétiole, en coupe transversale. Plusieurs stèles (en pointillé fin) dispersées dans le parenchyme général. La stèle S fait l'objet du dessin d; **d**: Une stèle du pétiole. L: lacune axiale. Aucune trachéide n'est visible dans cette coupe.

Le parenchyme général

Le parenchyme général est constitué de cellules généralement de grande taille (40 à 100 ou même 150 μ), à membranes très minces, avec de très petits méats triangulaires. Contrairement aux plantes aquatiques classiques, il ne renferme pas de lacunes aéifères — fait qui peut, à priori, suggérer soit que les Podostémacées ne seraient pas, comme celles-ci, le résultat d'une « adaptation » à la vie aquatique, soit que, vivant dans les eaux naturellement riches en gaz dissous, elles n'ont pas besoin de telles lacunes.

De façon générale, ce parenchyme est riche en amidon, particulièrement dans sa région interne — où l'abondance de ses grains est comparable à celle que l'on trouve communément dans des organes de réserve. Les grains d'amidon, dans les espèces étudiées, sont simples, à hile soit punctiforme soit allongé et même fourchu. Très transparents, ils sont souvent peu discernables sans coloration ou recours au microscope polarisant.

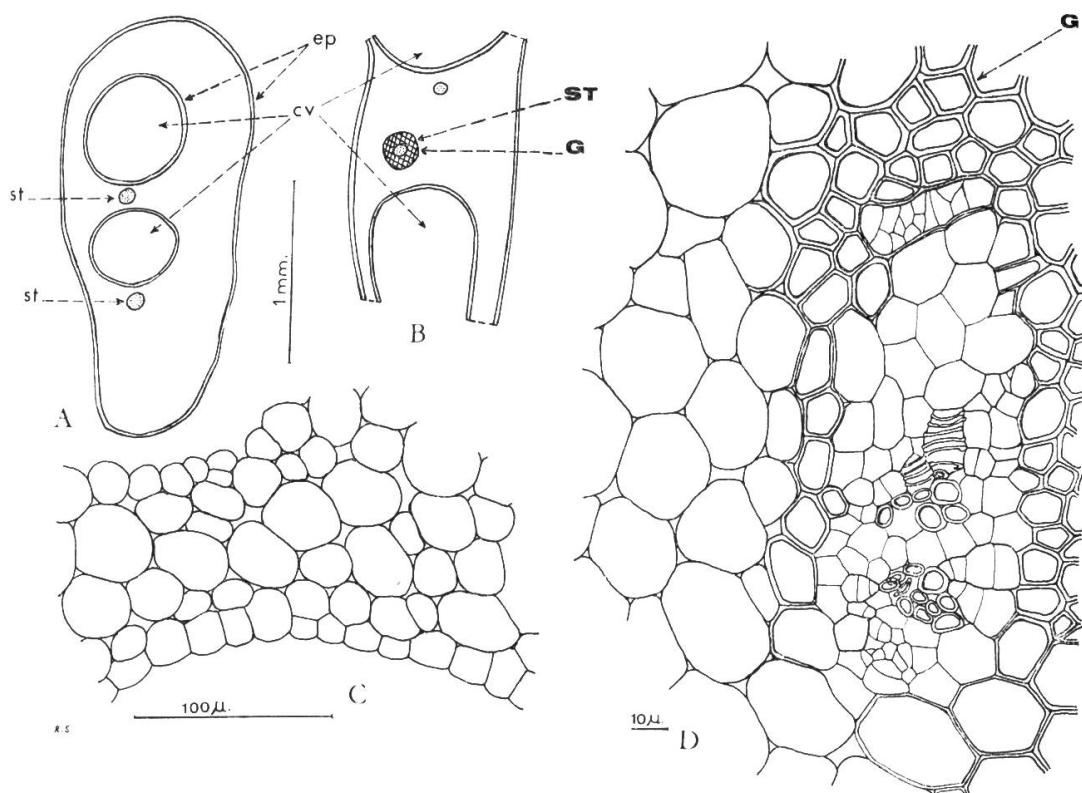


FIG. 21. — *Oserya perpusilla*

Spécimen n° 12243: a et b: Sommet de la tige, avec les cavités (cv) où se trouvent logés les pédoncules floraux, ep: épiderme; ST: grande stèle avec gaine lignifiée développée; st: petites stèles; c: Epiderme et parenchyme général; d: Détail d'une stèle; G: gaine lignifiée; on notera les trachéides en bordure d'une petite lacune, et les îlots de cellules recloisonnées. On notera également que l'une des cellules lignifiées de la gaine a été l'objet de recloisonnements.

Remarques sur les concrétions siliceuses

Nous nous bornerons à quelques remarques sur leur disposition dans la plante.

Dans les cellules allongées, les concrétions siliceuses sont elles-mêmes allongées, voire fusiformes ou aciculaires. De façon générale, il existe une abondance particulière de cellules à silice sur la périphérie des stèles. On trouve également le long des très fines nervilles non vascularisées du limbe (cf. *Apinagia?* *marowynensis*, n° 11393), des cellules étroites et très allongées renfermant de longues et fines concrétions de silice (fig. 187).

Cette localisation préférentielle des concrétions siliceuses le long des stèles ou des nervilles, n'est pas sans rappeler la localisation des oursins d'oxalate de calcium, abondants le long de l'appareil conducteur chez de très nombreuses plantes de familles diverses.

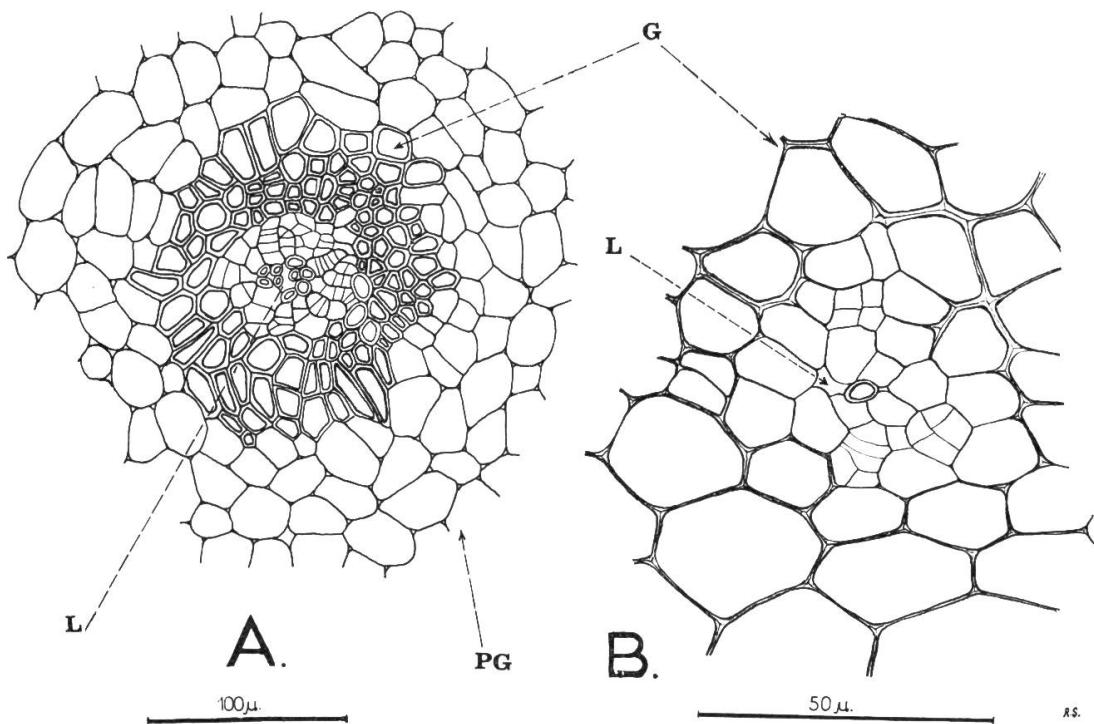


FIG. 22. — *Oserya perpusilla*

Spécimen n° 12243: a: Grande stèle, présentant, à l'intérieur d'une gaine de sclérenchyme G (caractère qui rapproche anatomiquement ce genre des *Apinagia*): une lacune centrale (L), quelques trachéides bordant celle-ci, une masse d'éléments cellulaires présentant des recloisonnements, les uns tangentiels, les autres sans orientation définie; b: Petite stèle, avec trachéide unique accolée à une « lacune » (L); autour: îlots d'éléments recloisonnés, à membrane cellulosique mince. Cette structure, plus simple que la précédente, paraît constituer une stèle moins avancée dans son développement, où les recloisonnements tangentiels n'ont pas eu lieu. La gaine lignifiée est nettement mise en évidence en lumière polarisée.

La comparaison est d'autant plus spectaculaire que, chez les *Hydrostachys* (jadis rattachés aux Podostémacées), les oursins d'oxalate de calcium sont généralement extrêmement abondants dans les cellules internes du parenchyme général, en bordure des stèles; il y a une véritable « zone à oxalate » autour des stèles (Gaffier, 1932).

Le parallélisme entre la localisation « péristélique » de la silice chez les Podostémacées et de l'oxalate chez les Hydrostachyacées et chez bien d'autres plantes pose le problème d'une éventuelle homologie de ces deux types de concrétions dans le développement de ces végétaux. Soulignons pourtant que, chez les Podostémacées, les concrétions siliceuses peuvent être abondantes dans d'autres tissus, et notamment dans l'épiderme — où elles sont renfermées dans des cellules de taille plus grande. L'accumulation de silice par les Podostémacées est incontestablement un caractère très remarquable de la physiologie de ces plantes; elle gagnerait à être étudiée en relation avec leur métabolisme et avec la composition des eaux où elles vivent.

Le xylème

L'importance réduite du xylème rapproche les Podostémacées des autres plantes aquatiques.

Matthiesen (1908: 41) avait déjà signalé la difficulté qu'il peut y avoir à discerner les éléments du xylème. Leur absence dans certaines stèles peut n'être qu'apparente, en raison de l'espacement des épaississements; sur des coupes minces, passant entre ceux-ci, certains de ces éléments, sinon tous, peuvent ne pas être reconnaissables. L'observation de ce xylème se heurte également à la difficulté issue de sa colorabilité souvent faible. Cario (1881: 31), à propos de *Tristicha trifaria*, avait déjà souligné ces faits, notant, à la fuchsine, «eine etwas abweichende Färbung», et à la phloroglucine chlorhydrique, «eine schwache Holzstoffreaktion». Si, dans certains cas, ces éléments de xylème sont nettement colorés à la safranine, à la fuchsine et à la phloroglucine, il arrive aussi qu'ils ne présentent qu'une coloration d'un rose très pâle, parfois quasi-indiscernable. De même, en lumière polarisée, la brillance des épaississements du xylème est tantôt nette, tantôt très faible.

En ce qui concerne la nature des éléments du xylème, les termes de « vaisseaux » (Mildbraed 1904) et de « trachéides » (Solereder, Matthiesen) ont été tour à tour employés par les premiers auteurs. Les dilacérations faites après macération dans la potasse ou dans l'acide chromique ont mis en évidence des éléments ligneux souvent très longs, annelés, parfois spiralo-annelés ou spiralés, sans perforations discernables.

Les épaississements annelés de ces trachéides sont plus ou moins espacés. Dans un spécimen (*Apinagia* aff. *richardiana*, n° 11443), leur espacement était égal à environ 2 à 5 fois le diamètre des trachéides. On conçoit que, dans les coupes minces, ces éléments du xylème puissent passer inaperçus. Il paraît cependant certain — comme Matthiesen (1908: 41) l'avait déjà mentionné — qu'il puisse exister des stèles dépourvues d'éléments de xylème; du moins, d'après nos observations, paraît-il en être ainsi pour certaines petites stèles.

On peut, comme pour d'autres structures des Podostémacées, se demander si la présence de ces trachéides d'aspect primitif est à considérer comme un caractère véritablement archaïque ou au contraire comme une régression liée au milieu aqua-

tique. En fait, si certaines plantes aquatiques (notamment les Nymphéacées) n'ont pas de véritables vaisseaux, il en existe chez d'autres, à hydrophytisme aussi accentué (*Nymphoides*, *Hippuris*).

L'espacement des épaississements lignifiés est particulièrement marqué dans le genre *Apinagia*. Chez *A. richardiana*, espèce polymorphe à aire très vaste (cf. van Royen 1951, 1954), les anneaux lignifiés, larges de 3-15 μ , sont espacés de 5-15 μ . Chez une plante très voisine (n° 11443), peut-être à rattacher à la même espèce, les épaississements, larges de 5-10 μ , sont couramment espacés de 20-50 μ . Chez *Apinagia flexuosa*, l'espacement est moindre: 5 à 10 μ pour des anneaux larges de 10-12 μ ; cette espèce possède une tige et des feuilles plus nettement différenciées. *Mourera fluviatilis* dont la structure paraît avoir atteint un assez haut degré de spécialisation, présente un espacement des anneaux lignifiés qui varie de 10-25 μ pour une largeur de 6-10 μ , à 5-10 μ pour une largeur de 10-15 μ . Enfin, chez *Tristicha trifaria*, les spires lignifiées, relativement épaisses, des trachéides, sont assez serrées.

La lacune axiale des stèles

La présence d'une lacune axiale dans les stèles des Podostémacées a été mentionnée par les premiers auteurs. Cario (1881) l'avait signalée et figurée (pl. I, fig. 13) chez *Tristicha trifaria*. Mildbraed (1904 : 17 et 21) a décrit de telles lacunes chez *Mourera fluviatilis* et chez les Apinagiées, les interprétant comme des canaux aéifères. Matthiesen (1908 : 47) élève des réserves vis-à-vis d'une telle interprétation, et envisage qu'elles puissent n'être que le résultat de la croissance des tissus: « Vielleicht sind sie nur als Folge des Wachstums entstanden ».

Les relations de ces lacunes avec les éléments ligneux et leur évolution ont cependant été envisagées par les premiers auteurs. Cario avait mentionné chez *Tristicha* la rapide disparition des éléments du xylème dans la tige, et figuré (pl. I, fig. 13) des restes de xylème (« Gefässresten ») dans les lacunes centrales des stèles. Solereder (1899 : 761) admet, chez cette même espèce, la rapide disparition des trachéides dans la tige, en même temps que se forme la lacune centrale. Mildbraed (1904 : 17), chez *Mourera fluviatilis*, signale, sur la périphérie de la lacune, des restes d'éléments annelés et spiralés, et mentionne (p. 21) l'état de « désorganisation » de ces éléments, autour de la lacune, chez les Apinagiées. Matthiesen (1908 : 41) signale que la région centrale des plus grandes stèles est, dans le jeune âge, continue (« geschlossen »), mais que, plus tard, elle s'ouvre (« reisst auseinander ») et que des restes de trachéides sont encore visibles dans la cavité ainsi formée. Effectivement, chez les petites stèles observées dans ce travail, la lacune centrale est soit absente, soit très petite.

Un parallèle peut être établi entre cette lacune des Podostémacées et la « lacune vasculaire » (au sens de Sauvageau, 1891 : 100, etc.) connue chez de nombreuses autres plantes (Monocotylédones notamment), et particulièrement chez les hydrophytes, et interprétée comme le résultat de la croissance des tissus et de la disparition d'éléments du xylème (cf. Sauvageau 1891), voire de celle d'un procambium (cf. Sanio 1865, Arber 1920 : 86).

Le phloème

Les premiers auteurs qui ont étudié l'anatomie des Podostémacées ont souvent éprouvé quelque difficulté à identifier avec certitude un phloème. Cario (1881 : 32), à propos de *Tristicha trifaria*, écrivait: « Ob hier ausgebildete Siebröhren vorhanden sind, kann zwar zweifelhaft erscheinen... ». Se basant sur divers arguments (parmi lesquels la présence de cellules paraissant être des cellules-compagnes), Cario conclut que certains éléments peuvent être homologués à un phloème; l'expression par laquelle il les désigne (« siebröhrenartige Elemente ») est très démonstrative de cette interprétation.

Mildbraed (1904 : 15), étudiant *Mourera fluviatilis*, se heurta à des incertitudes comparables: « Es gelang mir nicht, hier an dem ungünstigen Herbarmaterial Siebröhren und Geleitzellen zu constatieren, jedenfalls aber muss ein Teil des collenchymatisch ausgebildeten Gewebes Leptomfunktion ausüben; etwas collenchymatische Entwicklung des Leptoms kommt ja auch sonst zuweilen vor ». Ce qui n'empêchera pas Matthiesen (1908 : 41) d'écrire: « Siebröhren mit Geleitzellen sind oft deutlich zu erkennen, wie bei *Mourera fluviatilis* ». Solereder (1899 : 761) écrit de son côté: « In dem Phloem sind die Siebröhren nicht immer deutlich... »

L'hypothèse de Mildbraed, supposant qu'une partie du collenchyme des stèles pourrait assumer les fonctions du phloème (leptome), pourrait être rapprochée du caractère collenchymateux du phloème mis en évidence chez *Trollius* par C. Müller, et des analogies qui existent entre le développement du collenchyme et celui du phloème (cf. J. C. Roland, *C.R. Ac. Sc.* 1965, 260 : 2296). Pourtant, bien que des cribles ne paraissent pas avoir été observées à ce jour chez les Podostémacées, certains groupes de cellules, dans les stèles, paraissent pouvoir être interprétés comme du phloème.

Les recloisonnements cellulaires dans les stèles

Des recloisonnements cellulaires ont été décrits dans les stèles des Podostémacées. Warming (1881, pl. III) en a figuré chez *Podostemon ceratophyllum*. Matthiesen a signalé des divisions cellulaires tangentielles chez *Weddellina squamulosa*. Gaffier a retrouvé des recloisonnements comparables, mais sans orientation précise, chez *Dicraea minutiflora* Tul.

Nous avons retrouvé de tels recloisonnements, plus ou moins nets, plus ou moins abondants, chez toutes les espèces examinées. Exceptionnellement (*Oserya*), ils pouvaient même se rencontrer à l'intérieur d'une cellule périphérique à membranes lignifiées.

Certains de ces recloisonnements sont dépourvus d'orientation précise, et aboutissent à de simples îlots de petites cellules à membranes minces — îlots entourés par la membrane plus épaisse de la cellule primitive recloisonnée (fig. 11d). Dans d'autres cas, une orientation plus ou moins nette s'observe, et il existe de courtes files radiales de cellules, l'ensemble étant également limité par la membrane plus épaisse de la cellule qui s'est divisée, et dont le contour est encore plus ou moins discernable. Le premier cas se rencontre particulièrement dans la région périphérique des stèles, et le second dans leur partie interne, au voisinage du xylème. Mais les deux types de recloisonnements peuvent être contigus, de sorte que l'on n'observe

qu'une masse générale de cellules recloisonnées, où les directions privilégiées d'orientation n'apparaissent nettement que dans la portion centrale.

Suivre dans le temps le développement d'une stèle présente des difficultés que l'on peut imaginer — les stades jeunes, profondément immergés, étant difficiles à identifier. Par contre l'étude des petites stèles, moins complexes, semble permettre de dissocier les problèmes et de se prêter à une tentative d'interprétation.

Les petites stèles et l'interprétation des structures

Dans les petites stèles (cf. fig. 22b), les recloisonnements tangentiels de la région centrale font défaut ou sont peu développés. Par contre il existe des îlots recloisonnés — sans orientation constante — disposés plus ou moins en cercle. Les deux types de « recloisonnements » paraissent avoir des significations différentes, et les petites stèles paraissent représenter un stade moins complexe, vraisemblablement moins évolué, que les grandes stèles.

Les « îlots recloisonnés » — qui nous paraissent assimilables (bien que des cibles, à ce jour, n'y aient pas été observés) à du phloème — souvent au nombre de plus de deux, et formant plus ou moins un cercle autour du xylème, suggèrent une structure centrique (cf. De Bary, 1877, Chauveaud 1911 : 230). Il n'est cependant pas possible de préciser si cette structure d'apparence centrique ne dérive pas d'une structure superposée classique, suivant un mécanisme comparable à celui qui a été envisagé pour d'autres plantes aquatiques. L'homologuer à la structure centrique présentée par certains groupes primitifs ne pourrait, dans l'état actuel des faits connus, être que spéculatif.

Quant aux recloisonnements tangentiels de la région centrale des stèles, leur analogie avec une ébauche de cambium a pu être envisagée. C'est une interprétation de ce genre qui avait déjà été formulée par Willis (1902, cf. pl. XVIII), qui, décrivant des recloisonnements comparables, parlait d'un « commencement of formation of secondary tissue ». De même, Metcalfe et Chalk (p. 1103) ont qualifié de « a form of secondary thickening » les recloisonnements tangentiels que Matthiesen avait décrits chez *Weddellina squamulosa*. Soulignons que l'analogie avec un cambium réside essentiellement dans l'orientation des cloisonnements aboutissant à des files radiales de petites cellules; il ne paraît pas possible de parler d'« assise génératrice »; il existe cependant des cellules privilégiées où se localisent les recloisonnements.

Remarques sur l'interprétation de la structure des stèles chez les Podostémacées

La structure de la stèle des Podostémacées étudiées dans ce travail nous a paru devoir être rapprochée de la disposition centrique. Celle-ci, qui est connue chez les Ptéridophytes actuelles (base de la tige de *Psilotum triquetrum*, premières feuilles de *Pteris cretica*, cf. Chauveaud 1911 : 211 et 267) et chez des groupes anciens, est couramment considérée comme « l'arrangement le plus primitif que présentent les éléments conducteurs chez les plantes vasculaires » (Chauveaud 1911 : 230). Il faudrait cependant se garder d'homologuer de prime abord à cette disposition archaïque la structure des stèles des Podostémacées, qui pourrait ne constituer qu'une convergence avec celle-ci, et mériterait alors plutôt le qualificatif de « pseudo-centrique ».

En effet, une structure d'apparence centrique est connue chez des plantes aquatiques de position taxinomique variée — soit sous forme d'un massif axial (parfois très réduit ou même constitué d'un seul élément de xylème (*Potamogeton*, *Echinodorus*, *Alisma*, *Najas*, etc.), soit sous forme d'une lacune axiale interprétée comme due à la résorption du xylème ou des cellules procambiales (*Vallisneria*, *Ruppia*, *Ceratophyllum*, etc.). Dans certains cas la structure est apparemment très semblable à celle de la stèle des Podostémacées, et suggère que celle-ci relève d'une interprétation comparable. La dispersion taxinomique de telles structures paraît un argument pour les considérer comme liées au milieu — le xylème se concentrant dans la région axiale pour réaliser une disposition d'aspect centrique, rappelant extérieurement celle réalisée dans certains groupes primitifs.

L'existence de structures qui, au premier abord, paraissent plus ou moins centriques (xylème réduit à quelques éléments situés dans la région axiale), mais qui, en fait, se déduisent directement de structures classiques d'Angiospermes (*Callitricha*, *Myriophyllum*, *Floscopia axillaris*, etc.) paraît témoigner d'une telle tendance à la condensation axiale du xylème. Une telle disposition, plus ou moins complète suivant les groupes, est couramment considérée comme l'une des structures typiques des plantes aquatiques. L'exemple des *Potamogeton*, dont diverses espèces montrent les stades successifs d'une telle concentration, est particulièrement remarquable (cf. Arber 1920, 1963 : 62-65); la structure de la stèle de *P. pectinatus* est qualifiée par Arber de « completely concentric structure ». La disposition d'aspect centrique réalisée dans certaines plantes à hydrophytisme très accentué (certaines Hélobiales, *Ceratophyllum*) pourrait, dans cette conception, n'être que le terme ultime d'une telle condensation; pour Arber (Ibid. : 179): « *Ceratophyllum* may be regarded as representing the extremest stage in the simplification characteristic of the stem-anatomy of dicotyledons water-plants ». Sans entreprendre ici une comparaison avec les intéressantes observations de Pitot (*Bull. IFAN*, 1958, 20, 4 : 1103-1138), concluant à une disposition protostélique dans les faisceaux des rhizophores de *Rhizophora*, on notera l'apparente convergence de telles structures chez de nombreux hydrophytes.

En fait, la disposition d'aspect centrique n'est nullement générale chez ces plantes aquatiques, même pour la racine. La comparaison des genres *Ceratophyllum* et *Myriophyllum*, tous deux à hydrophytisme accentué et à morphologie très particulière, apparemment comparable, est à cet égard très démonstrative. Chez *Ceratophyllum*, la stèle de la tige présente, au centre d'un cercle d'îlots de phloème, une lacune axiale interprétée comme issue de la résorption d'un groupe d'éléments procambiaux (cf. Arber 1963 : 86). Chez *Myriophyllum*, au contraire, la stèle (bien que l'on ait pu parler d'une « masse axiale d'éléments fibro-vasculaires ») paraît bien se déduire d'une structure superposée (cf. fig. 117 : 179, in Arber 1963). Si *Ceratophyllum* est généralement considéré comme relativement primitif (proche des Nymphéacées), les affinités de *Myriophyllum* avec les Myrtales sont communément admises.

C'est, semble-t-il, essentiellement chez des hydrophytes appartenant à des groupes considérés comme relativement primitifs (Hélobiales, *Ceratophyllum*), que se rencontrent des structures plus ou moins centriques. On notera que, dans ces groupes, le xylème est couramment constitué de trachéides, non de vaisseaux. On

serait tenté de voir dans ces structures centriques la manifestation d'un archaïsme des groupes. Pourtant, malgré le nombre élevé des travaux consacrés à la morphologie et à l'anatomie des plantes aquatiques, il ne semble pas que nous ayons des éléments suffisants pour étayer un tel point de vue de façon autre que spéculative. D'ailleurs, attribuer une valeur archaïque à la structure centrique des Angiospermes aquatiques se heurte à l'objection que celles-ci sont taxinomiquement fort éloignées des groupes primitifs que caractérise une telle structure — à moins de supposer que ces hydrophytes aient conservé ces caractères à partir de groupes aquatiques très anciens — l'état angiospermique ayant été atteint parallèlement par des phylums aquatiques et terrestres.

Ainsi l'interprétation de la structure centrique de certains hydrophytes — comme celle de bien d'autres structures qu'ils présentent — nous place devant l'alternative de deux hypothèses toutes deux spéculatives: maintien de caractères archaïques ou structures acquises, liées à l'hydrophytisme. Si l'existence d'une structure d'apparence centrique chez les Podostémacées étudiées paraît plaider en faveur de leur archaïsme, elle ne saurait cependant nullement en constituer une preuve.

Remarques sur l'interprétation des dichotomies chez les Podostémacées

Des considérations homologues peuvent être développées à propos des dichotomies foliaires, fréquentes chez de nombreux groupes de Podostémacées (cf. fig. 1). De telles dichotomies sont chose fort exceptionnelle parmi les Angiospermes, chez lesquelles la ramification des axes et des feuilles comporte typiquement une dominance apicale. Foster (1959), à propos des Ranales asiatiques *Kingdonia* et *Circaeaster*, pose la question d'une signification des dichotomies de la nervation comme « the persistence of a primitive type of vasculature, somewhat comparable to the persistence of vesselless xylem... in other ranalian plants ».

A l'interprétation des dichotomies des Podostémacées comme une rémanence archaïque, paraît, de prime abord, s'opposer le fait que des dichotomies foliaires (au moins dans les segments ultimes — les ramifications primaires pouvant être ternées) se rencontrent également dans d'autres groupes de plantes aquatiques (diverses Ranales, certains *Utricularia*; cf. les figures publiées par Glück): la présence de telles structures chez des hydrophytes de position taxinomique variée paraîtrait plaider pour leur interprétation comme des structures liées à la vie aquatique.

Pourtant un grand nombre de plantes aquatiques sont dépourvues de telles dichotomies. Si celles-ci ne se rencontrent que dans certains groupes, on peut se demander si elles n'ont pas une signification phylogénique. C'est effectivement parmi les Angiospermes considérées comme les plus primitives qu'on les rencontre: *Cabomba*, *Ranunculus*, *Ceratophyllum*. S'il n'en existe pas chez les Hélobiales, peut-être pourrait-on en imaginer la cause dans la valeur morphologique de leur feuille; encore conviendrait-il de rappeler les tiges apparemment dichotomes des *Najas*. La comparaison d'hydrophytes tels que *Ceratophyllum* et *Myriophyllum* paraît plaider pour un rôle des faits taxinomiques dans la répartition des dichotomies: des dichotomies caractérisent la feuille du premier, alors que le second, à hydro-

phytisme apparemment aussi accentué, n'en possède pas; la place de ces deux genres dans la phylogénie est très différente.

A l'idée d'un lien de ces dichotomies avec la phylogénie, s'oppose le fait qu'il en existe chez les *Utricularia*. Si celles-ci dérivent d'Angiospermes terrestres évoluées, on ne saurait guère voir dans leurs dichotomies une rémanence ancestrale. Rappelons ici que Croizat (1960 : 95, 117, 119, 227, etc.) a souligné l'existence de certaines analogies entre les *Utricularia* et les Podostémacées, et envisage (p. 119) l'origine de ces deux groupes à partir d'une souche aquatique commune. Une telle hypothèse impliquerait évidemment que la structure florale des *Utricularia* serait le fait, non d'un lien direct avec les Tubiflorales, mais d'une évolution parallèle réalisée dans un phylum aquatique. Ce ne serait donc que sur la base d'une telle conception taxinomique que l'on pourrait attribuer, de façon homologue, une valeur de rémanences archaïques aux dichotomies foliaires présentées par des plantes apparemment aussi diverses que certaines Renonculacées et Nymphéacées, *Ceratophyllum*, les *Utricularia* et les Podostémacées. Il est inutile de souligner combien une telle interprétation reposera sur une base hypothétique.

Remarques sur la feuille de Mourera fluviatilis et l'interprétation de ses appendices

L'homologie structurale de ces « épines » de la feuille de *Mourera fluviatilis* avec les nervures du limbe de cette plante amène à voir en elles des ramifications de la nervation: une nervure se divise en deux branches situées dans le plan de la feuille, plus une troisième située hors de son plan. Il y aurait ainsi une ramification trichotome, que l'on peut rapprocher de structures présentées par d'autres Podostémacées (feuille trilobée de certains *Inversodicraea*) (cf. fig. 23g) et par les feuilles de diverses Ranales aquatiques (fig. 23a, b); on notera qu'une structure trifide de la feuille se rencontre également chez certains *Saxifraga*.

Les épines de la feuille de *Mourera* suggèrent une comparaison — au moins formelle — avec le « tépale » impair situé à la bifurcation de l'andropode fourchu de certaines espèces (cf. fig. 1h, r). L'existence d'andropodes à 3 étamines (*Winklerella* [fig. 23h], *Dicraeanthus taylorii* De Wilde et Guill., etc.) plaide pour l'interprétation (déjà soutenue par Taylor) de ce « tépale » médian comme un staminode — la structure tristaminée étant primitive. Comme ce « tépale », les « épines » de *Mourera* représenteraient une troisième branche moins développée d'une trichotomie.

La localisation des épines de *Mourera fluviatilis* à l'aisselle des nervures rappelle celle des formations qualifiées d'« acarodomaties » (bien que n'ayant pas de lien direct avec les acariens) et répandues dans de très nombreux groupes de Dicotylédones. De façon comparable, certaines glandes sont localisées, chez des plantes variées, à l'aisselle des nervures. Le gradient dimensionnel des épines de *Mourera* peut lui-même être rapproché de celui que présentent, au moins dans certains cas, les acarodomaties (cf. *Cola marsupium*) et les glandes¹. Plus ou moins déprimées en cuvettes ou en cryptes, les acarodomaties paraissent devoir leur structure à un

¹ Cf. Schnell et Cusset, Glandularisation et foliarisation (*Bull. Jard. Bot. Etat, Bruxelles* 1963, 33 : 525-530).

retard de croissance à leur niveau; tant chez les glandes que chez les acarodomaties (To Ngoc Anh 1966) subsiste tardivement un tissu à petites cellules, qui n'a pas suivi la croissance en volume des tissus voisins. Si une comparaison est légitime entre la feuille des Podostémacées et celle des autres Angiospermes (ce qui impliquerait évidemment qu'elle en soit homologue), les appendices du limbe de *Mourera* pourraient traduire des corrélations intralaminaires autres que celles normalement réalisées chez la feuille des Angiospermes. Il n'y aurait pas, ici, l'inhibition qui affecte de façon générale les aisselles de nervures. A ce point de vue, ces «épines» de *Mourera* pourraient être rapprochées des bourgeons épiphyllés qui existent chez certaines plantes aux bifurcations des nervures. Elles en différeraient cependant par le fait que leur croissance reste limitée.

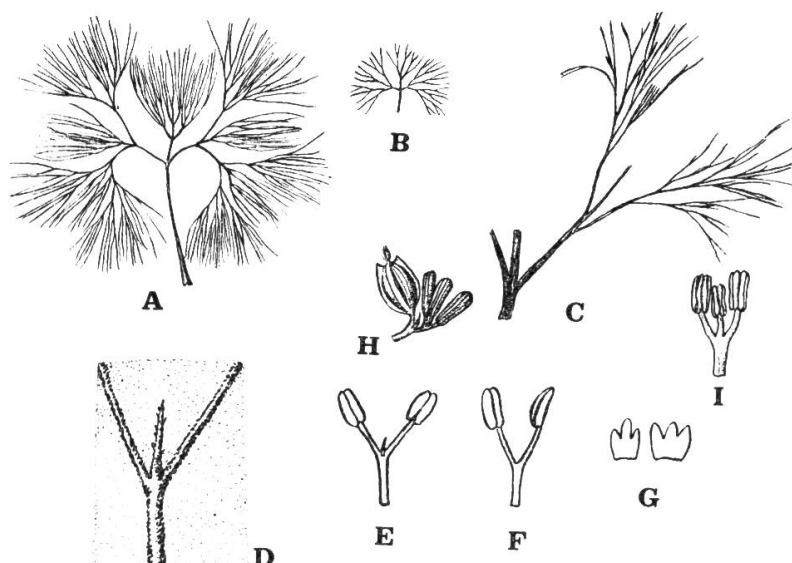


FIG. 23. — Dichotomie et trichotomie chez les Podostémacées et chez les Ranales

a : Feuille de *Ranunculus aquatilis*, d'après Glück 1924, pl. II, fig. 8; b : Feuille de *Ranunculus divaricatus*, d'après Glück 1924, pl. I, fig. 8b; c : Fragment de feuille d'*Apinagia guyanensis* (spécimen: Hallé 705, Guyane). (Voir aussi pl. VI, fig. 1); d : Epine charnue et nervures de *Mourera fluvialis*; e : Etamines sur andropode fourchu, chez diverses Podostémacées (*Dicraea*, *Stonesia*...). Au niveau de la fourche: «tépale», parfois interprété comme un staminode (G. Taylor 1953: 59); f : Etamines sur un andropode fourchu, sans «tépale» angulaire. (Voir aussi fig. 1); g : Feuilles trifides d'*Inversodicraea ledermannii* Engl. (d'après G. Taylor 1953 : 71); h : Fleur de *Winklerella dichotoma* Engl. (d'après Engler, 1930 : 67, fig. 60), à andropode portant 3 étamines; i : Andropode et étamines d'*Inversodicraea taylorii* de Wilde et Guillaumet (d'après de Wilde et Guillaumet, *Adansonia*, 1964, 4 : 92). Par rapport aux structures a et b, les structures d et e paraissent indiquer une réduction de la troisième branche de la trichotomie. Les structures h et i peuvent être rapprochées des structures e et f, et pourraient représenter un stade trichotome primitif de l'androcée; l'adoption de cette interprétation amènerait à considérer le «tépale» angulaire comme un staminode. Quelle que soit l'interprétation adoptée concernant les rapports entre les dichotomies et les trichotomies des Podostémacées, on notera que la coexistence de ces deux types de structures permet d'établir un parallèle entre elles et les Ranales aquatiques.

Les microphylls de *Tristicha* et la dualité structurale des Podostémacées

Par ses tiges portant des microphylls, le genre *Tristicha* s'oppose au premier abord à l'ensemble des Podostémacées — différence qui, jointe à quelques autres (notamment la trimétrie du périanthe et de l'ovaire), a été à l'origine d'une subdivision de la famille en Tristichacées et Podostémacées *sensu stricto*.

Comme nous l'avons rappelé plus haut, cette différence évoque celle qui oppose le genre *Elodea* aux Hélobiales à grandes feuilles, ou les Hépatiques à tiges feuillées aux Hépatiques à thalle.

On est en droit de se demander si les microphylls de *Tristicha* — manifestement d'autre nature que les feuilles des autres Podostémacées — n'auraient pas chez celles-ci des homologues morphologiques. On peut en particulier poser le problème d'un rapprochement de ces microphylls avec les petits éléments squamiformes portés par les « épines charnues » de *Mourera fluviatilis*, elles-mêmes à aspect d'axes (fig. 7i, j). Ces écailles, elles aussi dépourvues de vascularisation, diffèrent des microphylls de *Tristicha* par leur petite taille et leur absence de « palmure ».

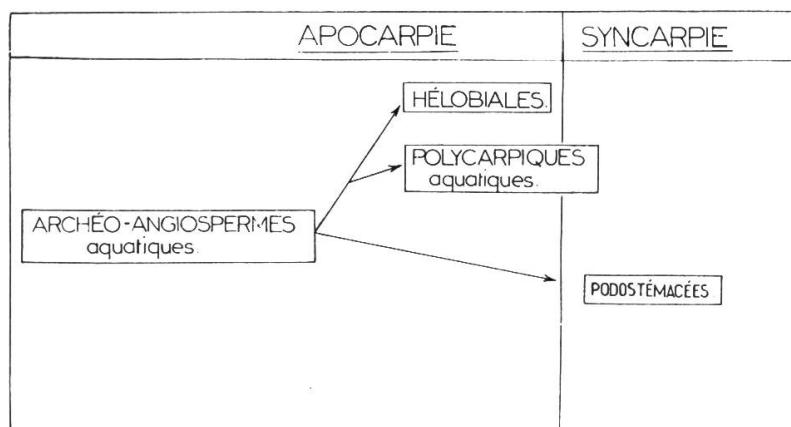


FIG. 24. — Essai d'un schéma phylogénétique hypothétique

Si les dichotomies et l'appareil conducteur des Podostémacées sont effectivement des rémanences archaïques, et non des caractères acquis en relation avec la vie aquatique, on serait amené à les placer dans un schéma tel que celui-ci — qui rendrait compte de la présence de structures semblables parmi d'autres groupes de plantes aquatiques. En application de ce schéma, la structure microphylle des genres *Tristicha* et *Elodea* pourrait être autre chose qu'une convergence fortuite. De même la trimétrie florale de *Tristicha* pourrait être un argument en faveur d'une telle hypothèse.

A l'appui de cette homologation, on pourrait mentionner que les jeunes tiges se développant sur le « thalle » (racine) de *Tristicha ramosissima* ne portent que des feuilles minimes, éparses (Willis 1902, pl. VIII, 4), ayant le même aspect et la même disposition que les squamules des épines de *Mourera*.

Mettre en homologie ces deux sortes d'organes amènerait à entrevoir, sous la diversité des faits, une unité de plan morphologique chez les Podostémacées. Développées en surface chez *Tristicha*, où elles constituent le seul système foliaire,

les microphyllles seraient réduites à de simples écailles aciculaires chez *Mourera*, qui possède des feuilles développées, peut-être interprétables comme un système d'axes ayant subi une palmure. Il y aurait ainsi — toutes proportions gardées — un parallélisme avec le cas, réalisé chez bon nombre d'Angiospermes, où l'aplatissement du rameau (qui devient ailé ou même se transforme en cladode) s'accompagne d'une réduction des feuilles, voire de leur disparition.

Allant plus loin, on pourrait se demander si les touffes de « filaments » portées par les feuilles de nombreuses Podostémacées (*Apinagia*) — jusqu'à présent interprétées, sans préoccupation morphologique, dans le cadre de l'adaptation, comme des organes « branchiaux » facilitant les échanges gazeux — ne seraient pas équivalentes à des groupes de microphyllles (c'est-à-dire à des rameaux feuillés contractés) insérés sur des « feuilles » à valeur de systèmes d'axes ayant subi une palmure.

VII. CONCLUSIONS GÉNÉRALES, APPLICATION DES STRUCTURES A UN ESSAI D'INTERPRÉTATION TAXINOMIQUE

Parmi les faits notables abordés dans ce travail, figure d'abord l'existence déjà mentionnée antérieurement (Willis, Weddell, Metcalfe et Chalk), de *reclisonnements tangentiels* dans les stèles. Faut-il y voir l'annonce d'un cambium dans un groupe primitif, ou au contraire les vestiges de formations secondaires qui existaient dans les groupes dont sont issues les Podostémacées ? Ce problème est lié à celui du caractère archaïque ou dérivé de la famille, mais l'absence de chaînons reliant celle-ci à d'autres groupes ne paraît pas laisser entrevoir une réponse certaine à ces questions.

De même la structure d'apparence centrique des stèles, et les dichotomies foliaires fréquentes (au moins dans les segments ultimes) peuvent s'interpréter à priori soit comme des rémanences archaïques, soit comme des caractères secondairement acquis, en relation avec la vie aquatique. Il ne paraît pas possible dans l'état actuel des faits connus, de choisir avec certitude l'une de ces interprétations.

Bornons-nous à souligner que l'hypothèse de l'archaïsme des Podostémacées aurait eu en sa faveur un certain nombre de faits :

- biogéographie de la famille, paraissant, comme Engler l'avait déjà pensé, témoigner de sa grande ancienneté (aire très vaste, avec des structures morphologiques différentes dans l'Ancien-Monde et le Nouveau),
- présence de trachéides à caractères primitifs,
- absence de chaînons taxinomiques réunissant les Podostémacées à d'autres familles connues, ce qui semblerait exclure leur différenciation récente¹,
- absence de formes écologiques transitionnelles qui pourraient relier la famille à des groupes terrestres : toutes les Podostémacées sont franchement aquatiques, avec des « adaptations » très poussées²,

¹ Cette absence de formes transitionnelles a amené van Royen (1951 : 8-9) à supposer que les Podostémacées pourraient s'être individualisées à partir de plantes terrestres par une mutation fondamentale unique.

² Mentionnons toutefois que, comme l'a observé Guillaumet en Côte d'Ivoire, certaines Podostémacées (*Tristicha...*) peuvent, dans certains habitats, vivre non immergées, mais seulement baignées par les embruns de cascades — au moins pendant une partie de l'année.

- originalité de l'appareil végétatif (« feuilles » très différentes des feuilles habituelles des Angiospermes, etc.) et de la « fleur » (variabilité considérable du nombre des étamines, même au sein d'une espèce, comme *Apinagia richardiana*, andropode dichotome dans de nombreux groupes, etc.),
- présence d'organes (spathelle, haptères, filaments, poils ramifiés, etc.) qui ne paraissent pas avoir d'équivalents directs dans d'autres familles, et sembleraient témoigner d'une longue évolution séparée des autres groupes,
- concrétions siliceuses intracellulaires.

Le problème des affinités des Podostémacées reste obscur. Sans nier la valeur que peuvent avoir les arguments tirés de la morphologie florale et de l'embryologie, on peut souligner certaines analogies avec les Hélobiales (structure des stèles; trimétrie florale et morphologie foliaire de *Tristicha*) et avec les Ranales (dichotomies des segments ultimes des feuilles, trichotomies, appendices foliaires de *Mourera fluviatilis*). L'absence de développement de la racine chez la plantule se retrouve à la fois chez les Podostémacées et chez *Ceratophyllum demersum* (cf. Arber 1920, fig. 55 : 86). On serait ainsi tenté de voir dans les Podostémacées, les Ranales et les Hélobiales, l'aboutissement de lignées aquatiques très anciennes, peut-être issues d'une souche commune lointaine. L'existence de dichotomies chez *Utricularia* paraît cependant enlever de sa valeur à l'argument tiré de ce caractère — à moins de réviser nos conceptions sur l'origine de ce genre (cf. Croizat 1960).

La famille des Podostémacées est incontestablement ancienne. Si elle dérive d'ancêtres terrestres — origine qu'admettent implicitement les hypothèses actuelles concernant leurs affinités phylogéniques — ce ne peut avoir été qu'à une époque très lointaine, qui pourrait se situer lors de la mise en place des flores tropicales actuelles, si ce n'est beaucoup plus tôt encore.

Vouloir rechercher leur origine dans un groupe terrestre d'Angiospermes relève cependant d'un postulat issu de l'époque lamarckienne: les structures particulières des plantes aquatiques seraient des « adaptations », ou du moins des modifications, souvent des régressions, liées à l'hydrophytisme. Cette conception, indiscutablement valable pour de nombreux groupes d'hydrophytes (dont la structure se relie à celle de plantes terrestres par une série de formes transitionnelles), ne risque-t-elle pas d'être abusive si elle est généralisée ? Ne pourrait-on, dans certains cas, tout aussi légitimement adopter le postulat inverse ? On est en droit de supposer que des plantes aquatiques ont existé dès les origines des Angiospermes, et même bien avant. Ces lignées hydrophytiques anciennes auraient-elles toutes disparu sans avoir de descendance jusqu'à notre époque ? Caractérisées par tout un ensemble de structures aberrantes qui les éloignent de la masse des Angiospermes actuelles, les Podostémacées ne seraient-elles pas issues de telles lignées aquatiques très anciennes — elles-mêmes soit dérivées de groupes terrestres fort anciens, soit même originellement aquatiques et descendant directement des hydrophytes que l'on imagine généralement avoir été à l'origine des plantes terrestres ? Ne pourrait-on envisager l'hypothèse suivant laquelle certains hydrophytes archaïques auraient pu survivre grâce à leur possibilité de vivre dans des milieux très spécialisés et très défavorables (comme les cascades et les rapides), où leur aurait été épargnée la concurrence de groupes plus récents, qui ont ailleurs éliminé les anciennes flores ? Dans cette hypothèse,

certaines structures des Podostémacées pourraient être le fait, non d'une régression, mais d'une rémanence archaïque, que l'on retrouverait sporadiquement dans quelques autres taxons d'hydrophytes eux-mêmes anciens. D'autres structures (telle que la syncarpie) auraient par contre pu se réaliser parallèlement dans cette lignée hydrophytique et dans les groupes terrestres. Cette hypothèse ne peut évidemment être que fort spéculative et hasardeuse, mais l'hypothèse inverse, les faisant dériver de groupes terrestres (tels que les Rosales) ne l'est-elle pas au même titre ? En l'absence d'autres données, il serait imprudent de se prononcer fermement pour l'une ou l'autre de ces interprétations hypothétiques.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Mourera fluviatilis, dans un rapide de Guyane. On notera le groupe d'inflorescences spiciformes dressées, au milieu d'une rosette de grandes feuilles. On aperçoit, sur la face supérieure des feuilles, les « épines » situées au niveau des ramifications des nervures (le détail de ces appendices en forme d'épines est figuré sur la planche IV).

PLANCHE II

FIG. 1. — Peuplement de *Mourera fluviatilis* sur les rochers d'un rapide, en Guyane. Une partie du peuplement est déjà émergée, grâce à la décrue, et fructifiée, les feuilles étant desséchées. Au fond, un canot de la mission franchissant le rapide.

FIG. 2. — Feuille (face inférieure) de *Mourera fluviatilis* var. *gigantophylla*. On notera la ramifications dichotomique des nervures secondaires, elles-mêmes en disposition pennée. Cette architecture de la nervation est très différente de celle qui caractérise habituellement les feuilles d'Angiospermes.

PLANCHE III

FIG. 1. — *Mourera fluviatilis* var. *fluviatilis*. Spécimen jeune à inflorescences encore courtes. On notera la structure disséquée du limbe.

FIG. 2. — Appendices de la face supérieure du limbe et segments laciniés de la marge; même spécimen que sur la figure 1 de cette planche.

PLANCHE IV

FIG. 1. — *Mourera fluviatilis*. Face supérieure du limbe. On notera l'aspect granuleux de la surface (conséquence de son indumentum dense), et la présence, aux aisselles des nervures, d'appendices aciculaires. On remarquera la décroissance de taille de ces appendices de la base au sommet de la feuille. (Photographie d'un spécimen d'herbier.)

FIG. 2. — *Mourera fluviatilis*. Détail d'un des appendices aciculaires de la surface du limbe. On notera qu'il porte de petits appendices (non vascularisés), en forme d'écaillles ou d'épines. (Photographie d'un spécimen d'herbier.)

PLANCHE V

FIG. 1. — Fragment de limbe de *Mourera fluviatilis*, avec appendices. Spécimen conservé dans l'alcool.

FIG. 2. — Détail de l'indumentum de la face supérieure du limbe de *Mourera fluviatilis*. Spécimen conservé dans l'alcool. Sur les spécimens d'herbier (cf. fig. 2, pl. IV), cet indumentum, déformé par la dessication, n'apparaît que sous un aspect granuleux indistinct.

PLANCHE VI

FIG. 1. — Segments de la feuille d'*Apinagia guyanensis* (Pulle) van Royen. Ces segments, en disposition pennée sur le rachis, sont divisés dichotomiquement. (Photographie d'après un spécimen d'herbier, *F. Hallé* n° 705, Guyane française.)

FIG. 2. — *Apinagia richardiana* (Tul.) van Royen. Les feuilles sont peu individualisées par rapport à la tige; leurs bases se prolongent visiblement dans celle-ci, qui apparaît ainsi constituée par la coalescence des bases foliaires. L'opposition entre tige et feuilles se trouve ici très atténuée. (Spécimen: *Schnell* n° 11834, Guyane française.)

PLANCHE VII

FIG. 1. — Une petite stèle de *Marathrum capillaceum*. On remarque la lacune axiale, et, au contact de celle-ci (vers le bas, à gauche) une trachéide. Quelques cloisonnements tangentiels autour de la lacune. Des groupes de petits éléments, disposés en cercle, paraissent interprétables comme du phloème.

FIG. 2. — Coupe sagittale d'une jeune fleur d'*Apinagia richardiana* encore incluse (son exsertion, par élongation rapide du pédoncule, ne devant intervenir que lors de l'émergence). Les étamines sont coupées obliquement. A ce stade, ovules et grains de pollen sont déjà formés.

PLANCHE VIII

FIG. 1. — Détail d'un ovule de la jeune fleur encore incluse d'*Apinagia richardiana* (détail de la fig. 2 de la planche VII). On remarque la cellule-mère en voie de division.

FIG. 2. — Grains de pollen dans la même fleur jeune.

PLANCHE I



Mourera fluvialis

PLANCHE II



FIG. 1. — Peuplement de *Mourera fluviatilis*.

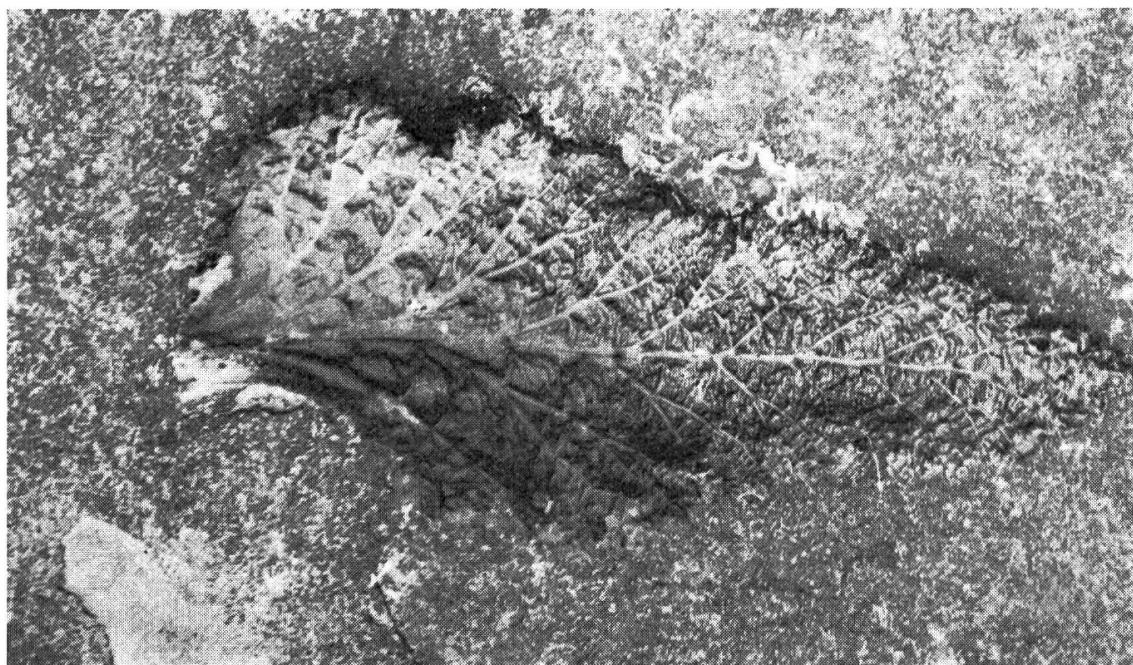


FIG. 2. — Feuille de *Mourera fluviatilis* var. *gigantophylla*.

PLANCHE III

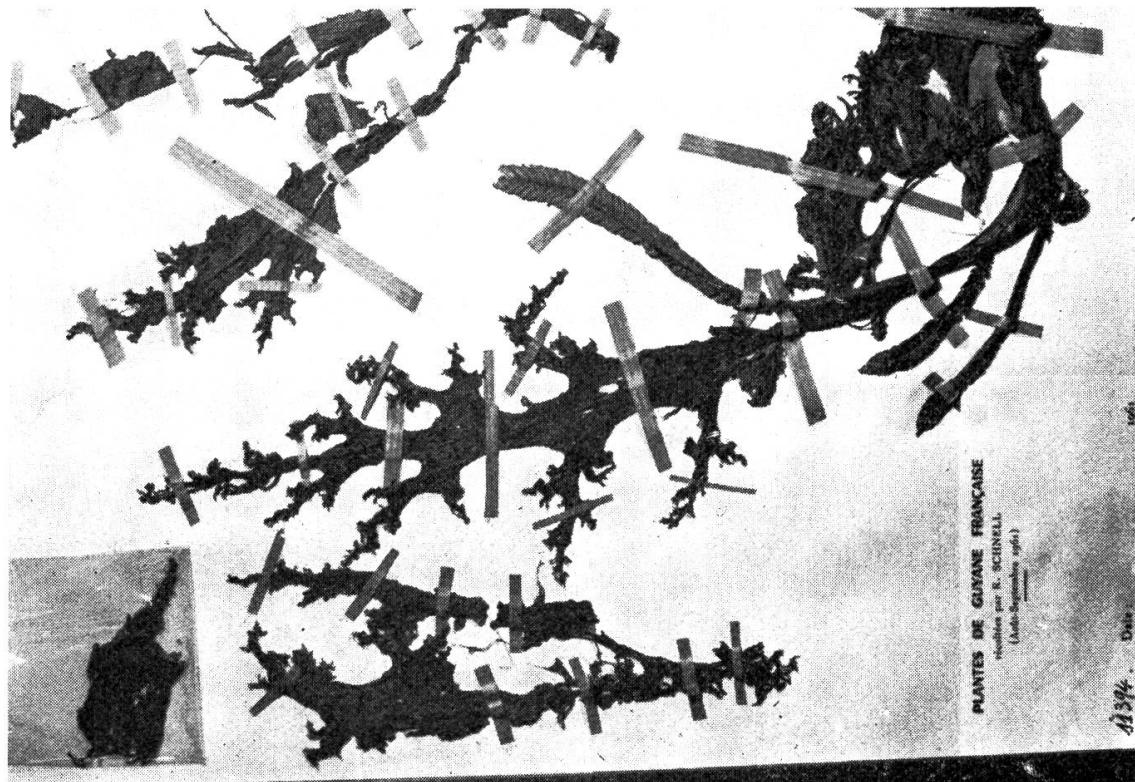


FIG. 1. — *Mourera fluvialis* var. *fluvialis*.

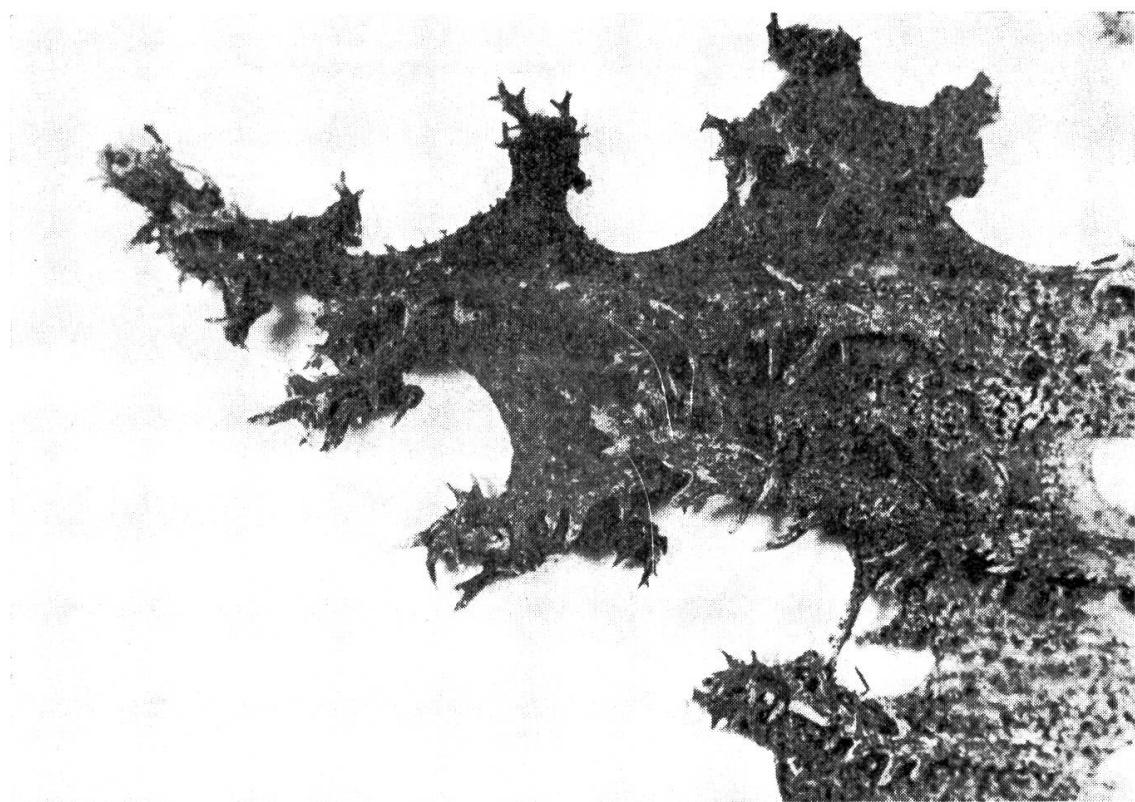


FIG. 2. — Appendices du limbe de *Mourera fluvialis*

PLANCHE IV

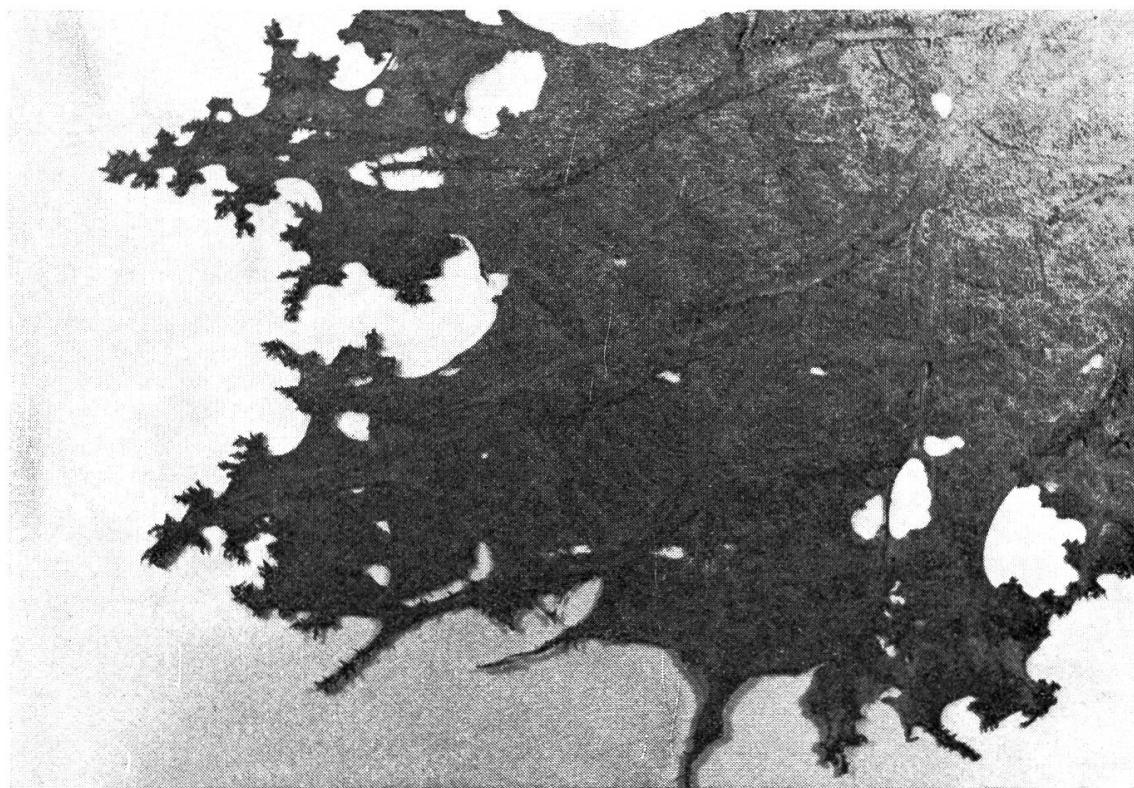


FIG. 1. — Limbe de *Mourera fluviatilis*.

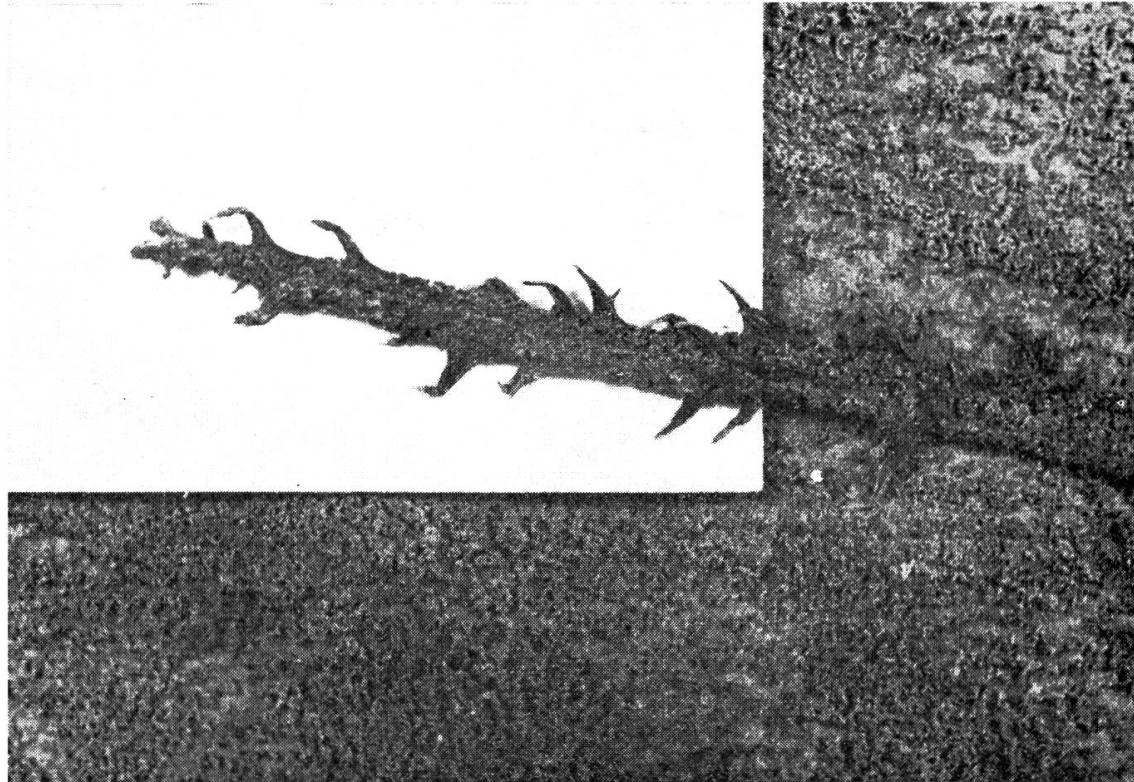


FIG. 2. — Appendice du limbe de *Mourera fluviatilis*.

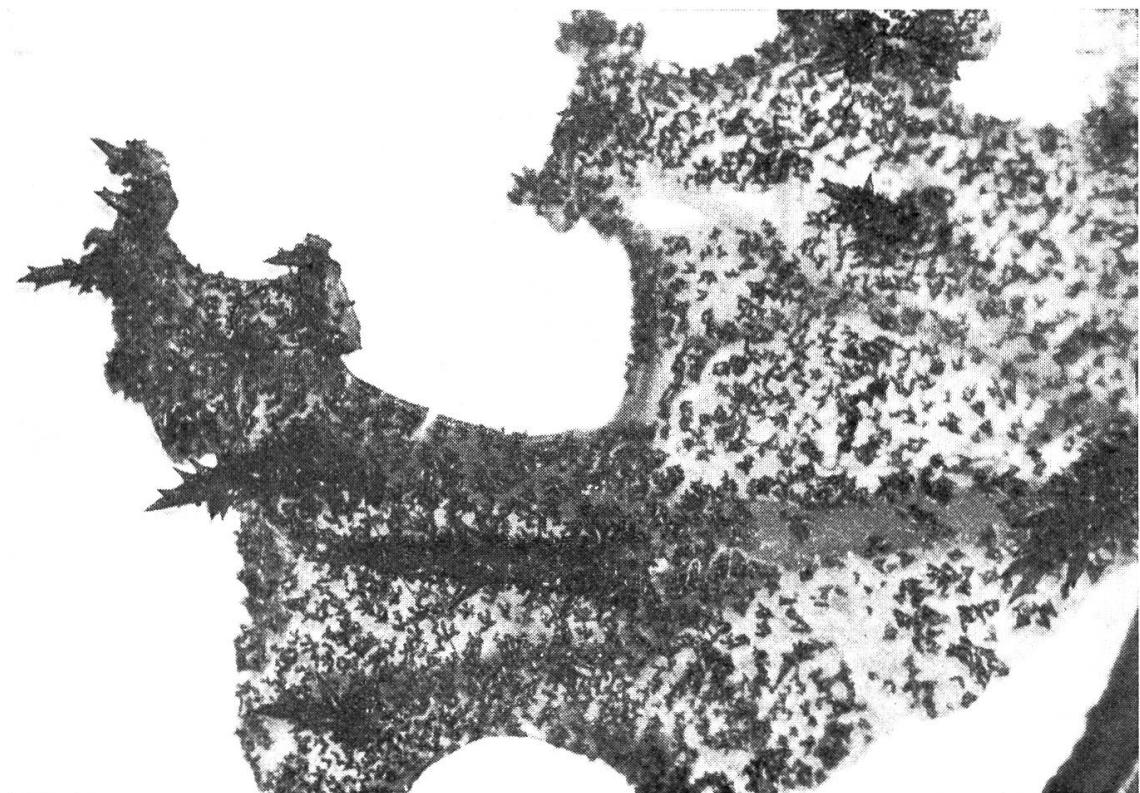


FIG. 1. — Appendices du limbe de *Mourera fluviatilis*.



FIG. 2. — Indumentum du limbe de *Mourera fluviatilis*.

PLANCHE VI

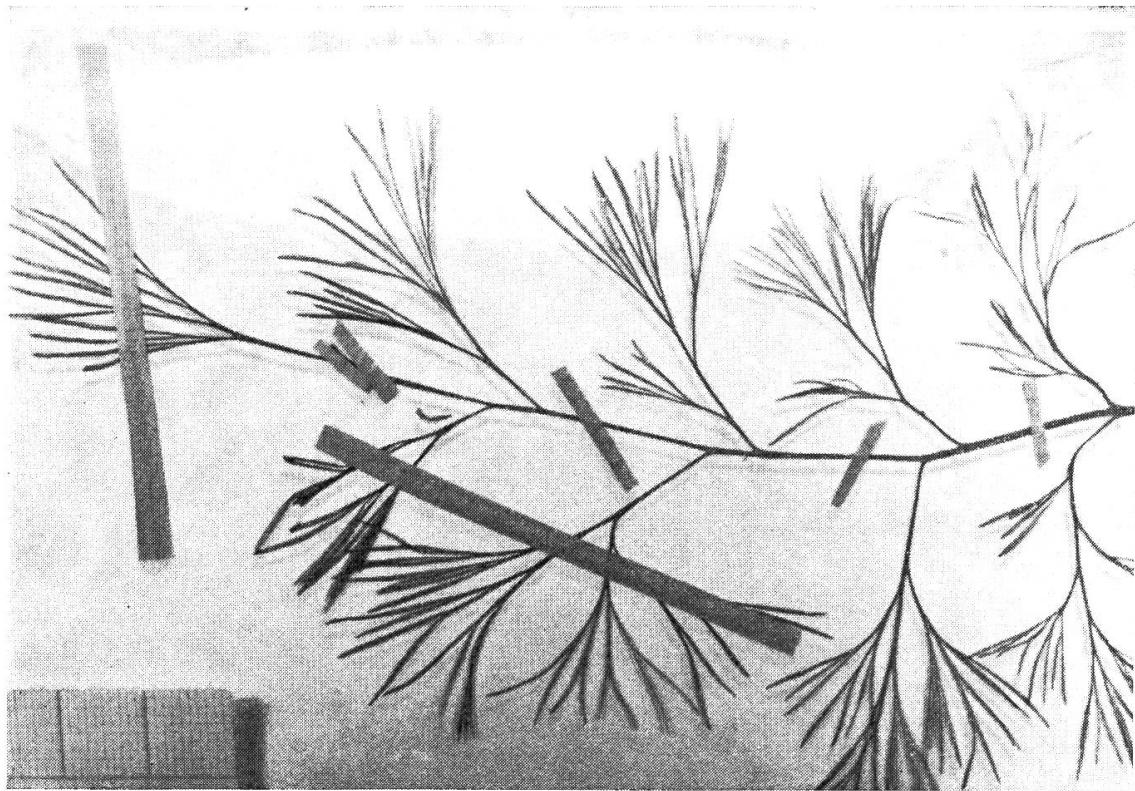


FIG. 1. — Feuille d'*Apinagia guyanensis*.

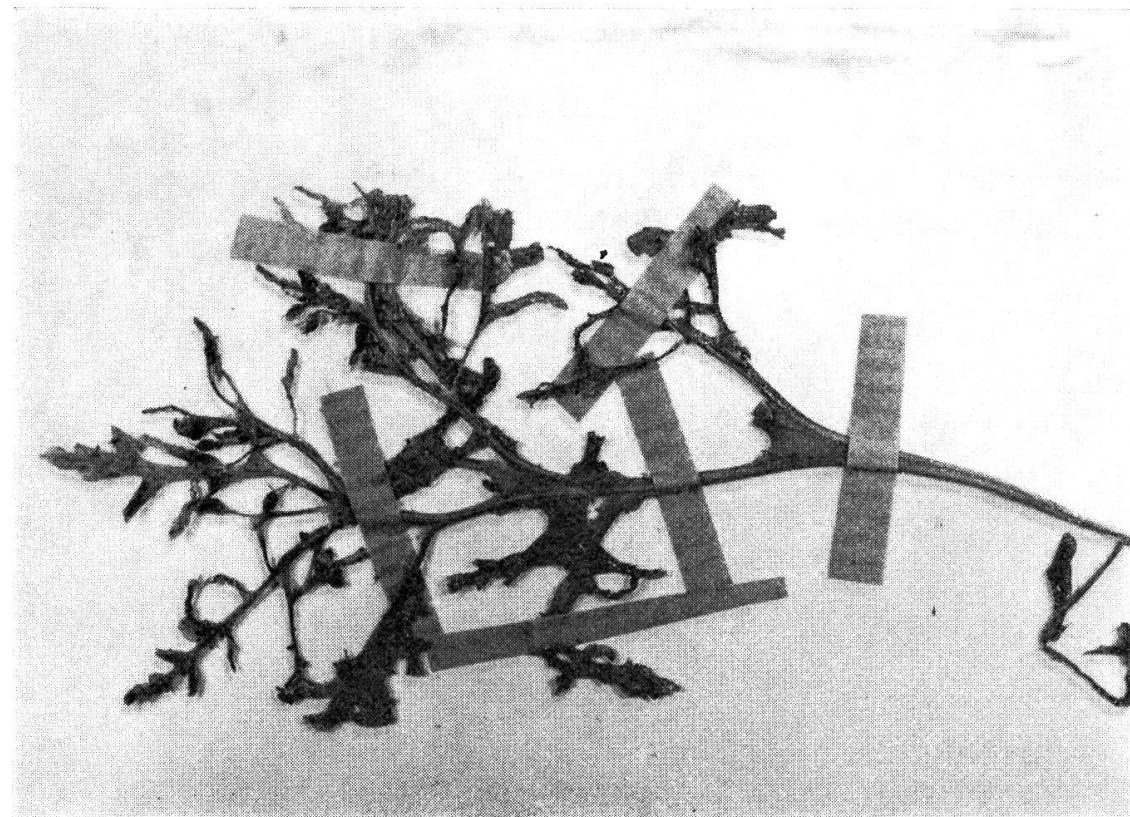


FIG. 2. — *Apinagia richardiana*.

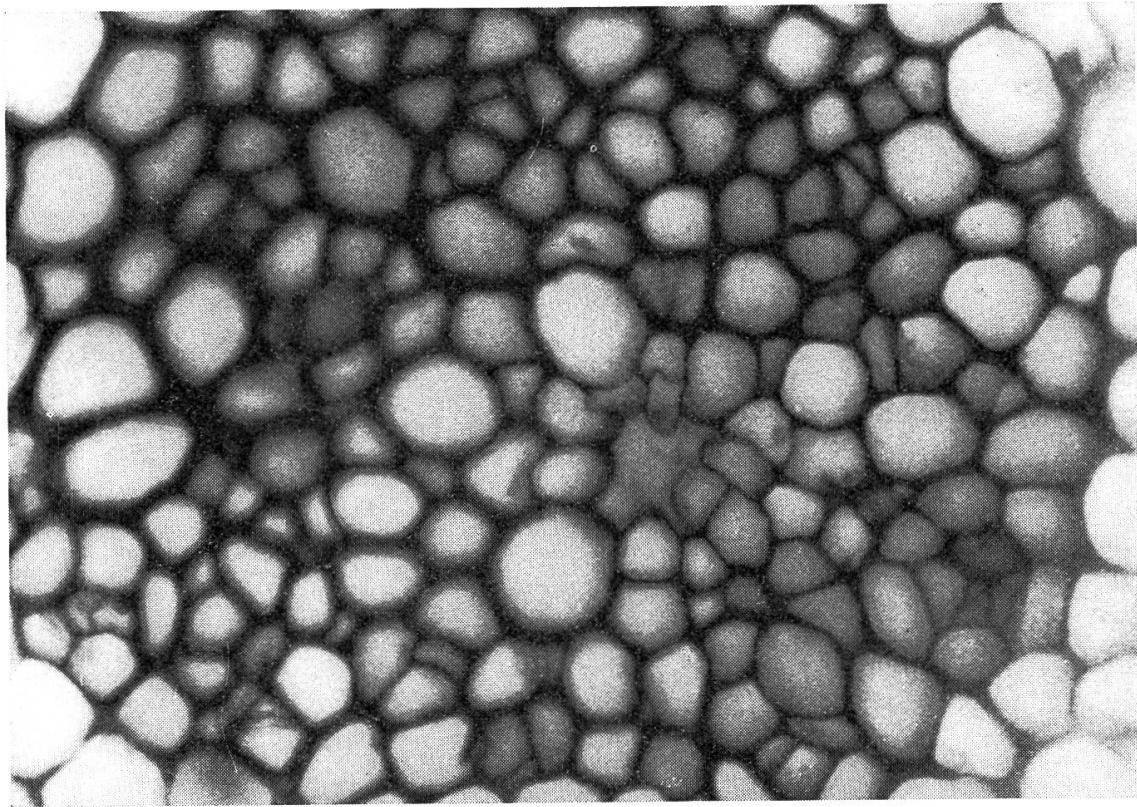


FIG. 1. — Petite stèle de *Marathrum capillaceum*.

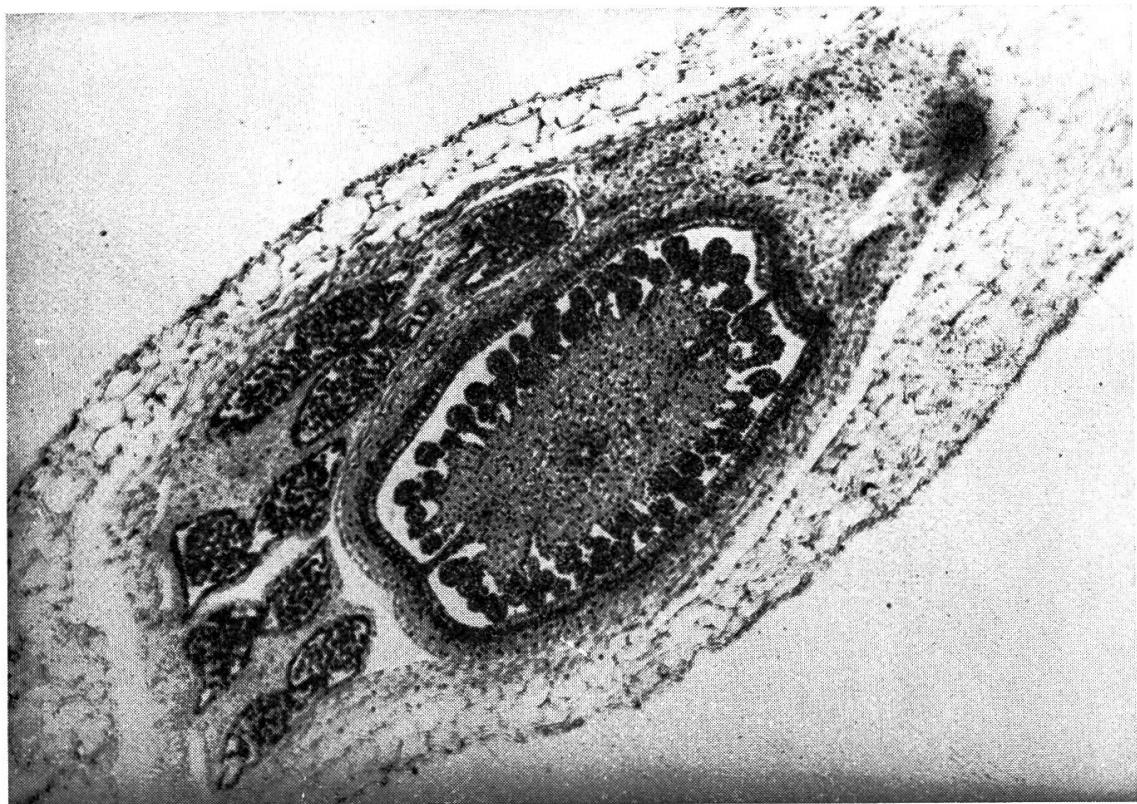


FIG. 2. — Jeune fleur, encore incluse, d'*Apinagia richardiana*.

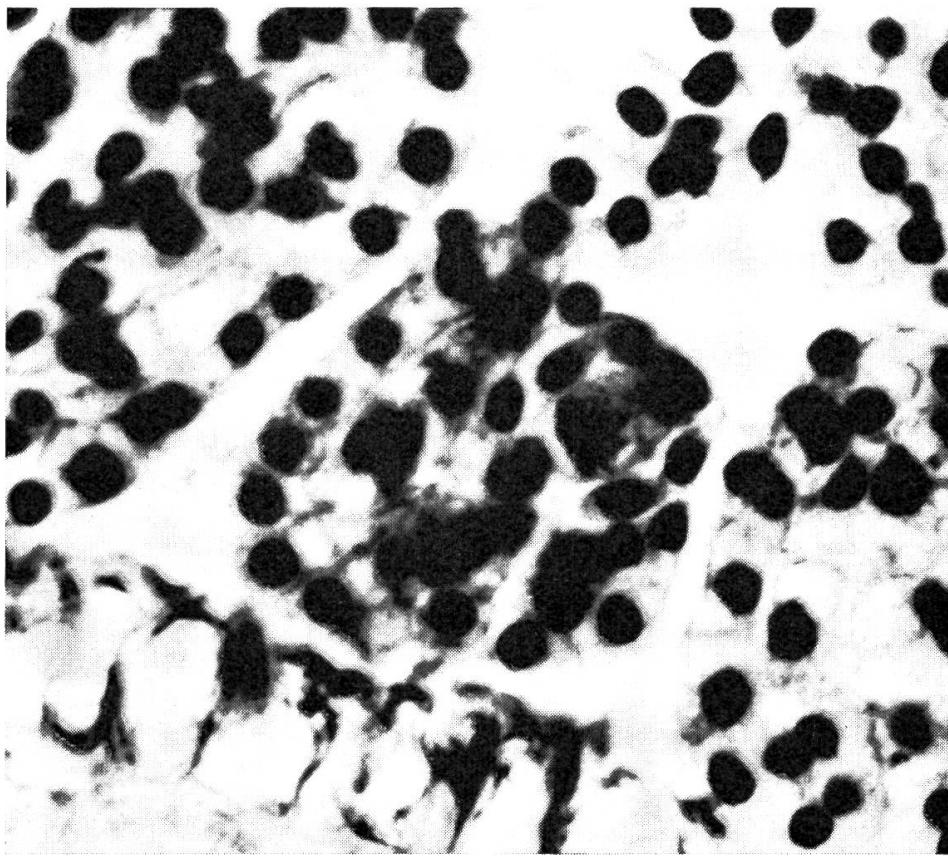


FIG. 1. — Ovule d'une jeune fleur (encore incluse)
d'*Apinagia richardiana*.

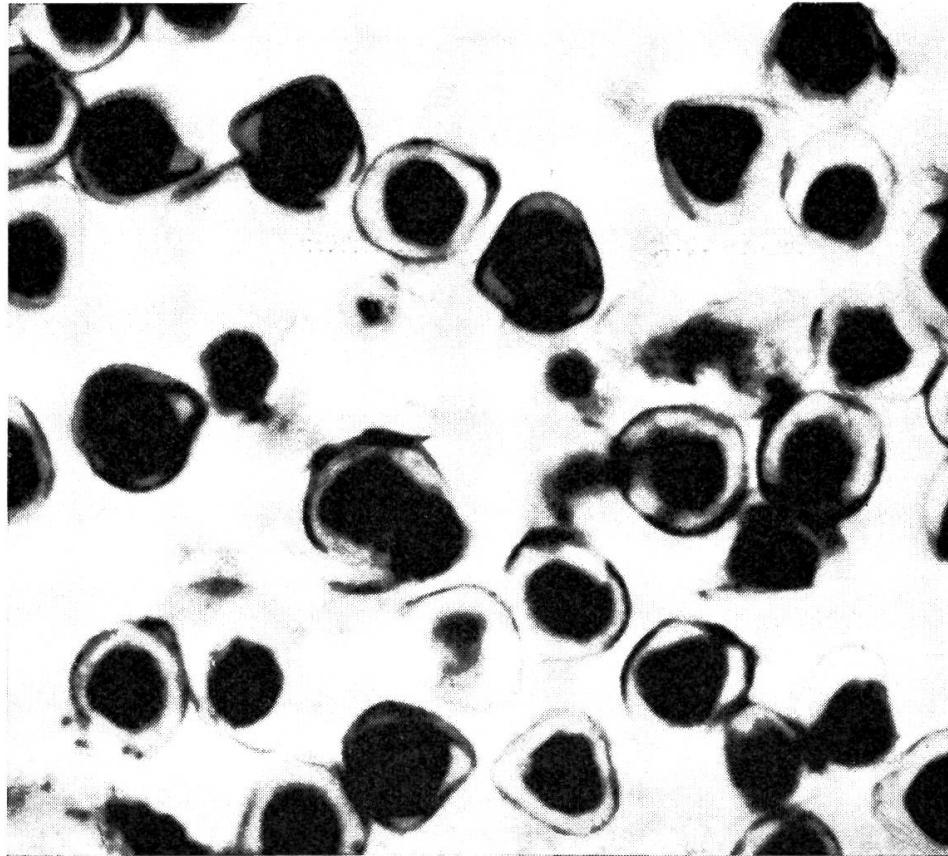


FIG. 2. — Grains de pollen de la même jeune fleur d'*Apinagia richardiana* (coupée au microtome).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARBER, A. 1920. *Water plants. A study of aquatic Angiosperms*. Cambridge : 112-122, 327-333, etc., reimpr. 1963.
- AUBLET, F. 1775. *Histoire des plantes de la Guiane française*.
- BAILLON, H. 1886. *Histoire des plantes*, 9 : 256.
- BERTRAND, P. et Ch. DEHAY. 1942. Quels sont les dispositifs ancestraux, hérités des végétaux dévoniens, qui peuvent avoir subsisté chez les Angiospermes actuelles ? *Bull. Soc. Bot. Fr.* 89 : 203-210.
- BEZUIDENHOUT, A. 1964. The pollen of the African Podostemaceae. *Pollen et spores*, 6, 2 : 463-478.
- BONDOIS, G. 1913. Contribution à l'étude de l'influence du milieu aquatique sur les racines des arbres. *Dipl. Et. Sup.* Paris; *Ann. Sc. Nat., Bot.* ser. 9, 18 : 1.
- BOSTRACK, J. M. et W. F. MILLINGTON. 1962. On the determination of leaf form in an aquatic species of *Ranunculus*. *Bull. Torrey Bot. Club*, 89, 1 : 1-20.
- BOUREAU, E. 1954-1957. *Anatomie végétale*.
- CANDOLLE, Alph. de. 1835. *Introduction à l'étude de la Botanique, ou Traité élémentaire de cette science*, II : 207.
- CARIO, R. 1881. Anatomische Untersuchungen von *Tristicha hypnoides* Spreng. *Bot. Zeit.* 4 : 25-33, 41-47, 57-64, 73-82, et pl. I, fig. 1-24.
- CHAUVEAUD, G. 1911. L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son développement. *Ann. Sc. Nat., Bot.* 13 : 113-438.
- CHODAT, R. 1917. *La Biologie des Plantes, I. Les Plantes aquatiques*. Genève et Paris.
- et W. VISCHER. 1917. La végétation du Paraguay. *Bull. Soc. Bot. Genève*, ser. 2, 9 : 165 et sq.
- COSTANTIN, J. 1884. Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, ser. 6, 19 : 287-331.
- 1886. Etudes sur les feuilles des plantes aquatiques. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, ser. 7, 3 : 94-162.
- CROIZAT, L. 1960. *Principia Botanica*.
- CUSSET, G. 1965. Les nectaires extra-floraux et la valeur de la feuille des Passifloracées. *Rev. Gén. Bot.*, 72 : 145-216.
- DE BARY. 1877. *Vergleichende Anatomie der Vegetationsorganen des Phanerogamen und Farne*. Leipzig.
- EMBERGER, L. 1953. Observations sur la fronde des Fougères et la feuille des végétaux supérieurs. *Rec. Trav. Lab. Bot. Univ. Montpellier* 6 : 31-41.
- 1960. Les végétaux vasculaires, in Chadefaud et Emberger, *Traité de Botanique, I*.
- ENGLER, A. 1926. Podostemonaceae africanae, IV. *Engl. Bot. Jahrb.* 60 : 451-467.
- 1930. Podostemonaceae in Engler et Prantl, *Nat. Pfl. Aufl.* 2, 18A : 3-68.
- FOSTER, A. S. 1959. The phylogenetic significance of dichotomous venation in Angiosperms. *Recent advances in Botany*, 9^e Intern. Bot. Congr., Montreal, II : 971-975.
- FRANÇOIS, L. 1908. Recherches sur les plantes aquatiques. Thèse, Paris. *Ann. Sc. Nat.* ser. 9, 7, 2 : 110.
- GAFFIER, Dr L. 1932. *Etude morphologique et anatomique des Podostémonacées de Madagascar*. Thèse, Marseille.

- GARDNER, G. 1847. Observations on the structure and affinities of the plants belonging to the natural order Podostemaceae. *Calcutta Journ. Nat. Hist.* VII : 165-189.
- GLÜCK, H. 1924. *Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse IV. Untergetauchte und Schwimmblattflora* Iena.
- GOEBEL, K. 1891. *Pflanzenbiologische Schilderungen*, II : 331.
— 1913-1922. *Organographie der Pflanzen*, ed. 2, I : 124. 1913; III : 1287-1293. 1922.
- HOEHNE, F. C. 1948. Plantas aquáticas. *Inst. Bot. São Paulo*, ser. D.
- HUTCHINSON, J. 1959. *The families of flowering plants*. ed. 2, Oxford.
- JÄGER-ZÜRN, J. 1965. Zur Frage der systematischen Stellung der Hydrostachyaceae auf Grund ihrer Embryologie, Blüten- und Infloreszenzmorphologie. *Vorläufige Mitteil. Österr. Bot. Z.* 112 : 621-639.
- JOHANSEN, D. A. 1950. Plant Embryology. *Chronica Botanica Co.*
- LEONHARDT. 1951. Phylogenetische-systematische Betrachtungen, II. *Österr. Bot. Z.* 98 : 17-22
- MCLEAN, R. C. et W. R. IVIMEY-COOK. 1951-1956. *Textbook of theoretical Botany*.
- MAGNUS, W. 1913. Die atypische Embryoentwicklung des Podostemaceen. *Flora*, 105 : 275-336.
- MAHESHWARI, P. 1964. Embryology in relation to Taxonomy. *Vistas in Botany*, IV : 55-97.
- MARTENS, P. 1954. Recherches sur les divisions cambiales et procambiales. *8^e Congr. Intern. Bot.*, Paris, sect. 8 : 199-201.
- MATTHIESSEN, Fr. J. 1908, paru 1910. Beiträge zur Kenntnis des Podostemaceen. *Dissert. Stuttgart, Bibl. Botanica, Original Abh. Gesamtgebiete der Bot.*, Stuttgart, 15, 68 : 1-55, 9 pl.
- MAURITZON, J. 1933. Studien über die Embryologie der Familien Crassulaceae und Saxifragaceae. *Diss. Univ. Lund*.
- METCALFE, C. R. et L. CHALK. 1957. *Anatomy of the Dicotyledons*, II : 1101-1104.
- MILDBRAED, J. 1904. Beiträge zur Kenntnis der Podostemonaceen. *Dissert. Berlin*, 44.
- MUKKADA, A. J. 1962. *The embryology of Indotristicha ramosissima*.
- MULLER, C. Ein Beitrag zur Kenntnis der Formen des Collenchyms. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 8 : 158 et sq.
- NAIR, P. K. K. 1965. Pollen morphology of Indian Podostemaceae. *Curr. Sc. India*, 34, 12 : 381-382.
- NETOLITZKY, F. 1926. Anatomie der Angiospermen-Samen, in Linsbauer, *Handb. Pflanzenanatomie*, II, 2, Berlin.
- RAUH, W. et I. JÄGER-ZÜRN. 1966. Zur Kenntnis der Hydrostachyaceae, I. Teil. Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an Hydrostachyaceen unter besonderer Berücksichtigung ihrer systematischen Stellung. *Sitz.-Ber. Heidelberger Akad. Wiss., math.-nat.-wiss. Kl.* 1.
— et I. JÄGER-ZÜRN. 1966. Le problème de la position systématique des Hydrostachyacées. *Adansonia*, ser. 2, 6, 4 : 515-523.
- RICHARD, L. C. 1815. *Podostemeae*, in Humboldt, Bonpland et Kunth, *Nova genera et sp.*
- ROMBACH, S. 1911. Die Entwicklung der Samenknoten bei der Crassulaceen. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 8 : 182-200.
- ROYEN, P. VAN. 1951. The Podostemaceae of the New World I, *Meded. Bot. Mus. Utrecht*, 107 : 1-154.
— 1953. The Podostemaceae of the New World II, *Meded. Bot. Mus. Utrecht*, 115 : 1-21 et *Acta Bot. Neerland.* 2, 1 : 1-21.
— 1954. The Podostemaceae of the New World III, *Meded. Bot. Mus. Utrecht*, 119 : 215-263, et *Acta Bot. Neerland.* 3, 2 : 215-263.

- ROYEN, P. VAN. 1953. Notes on N. Beccari's Podostemaceae from British Guyana. *Webbia*, 9, 2 : 369-386.
- SCHNARF, K. 1927. Embryologie der Angiospermen, in Linsbauer, *Handbuch der Pflanzenanatomie*, II, 2.
- SCHNELL, R. 1965. Aperçu préliminaire sur la végétation de la Guyane. *Adansonia*, ser. 2, 5, 3 : 309-355.
- et G. CUSSET. 1963. Remarques sur la structure des plantules des Podostémonacées. *Adansonia*, ser. 2, 3, 3 : 358-369.
- SOLEREDER, H. 1899-1908. *Systematische Anatomie der Dicotyledonen*. Stuttgart : 761-762. 1899; *Ergänzungsband*, Stuttgart : 270-271. 1908.
- STEUDE, H. 1935. Beiträge zur Morphologie und Anatomie von *Mourera aspera*. *Beih. Bot. Zbl.* 53, I : 627-650.
- SUBRAMANYAM, K. 1962. Aquatic Angiosperms. *C.S.I.R.*, New Delhi.
- SZAFER, W. 1951-1952. A genus of the Podostemaceae family in the Pliocene deposits of the West Carpathian Mounts. *C. R. Sc. Math. Nat. Acad. Polon.*
- 1952. Przedstawiciel rodziny Podostemaceae w trzeciorzedzie Karpa Zachodnich (un membre de la famille des Podostémonacées dans le Tertiaire des Karpathes occidentales). *Acta Soc. Bot. Pol.* 21, 4 : 747-769, 5 pl.
- TAYLOR, G. 1953. Notes on Podostemaceae for the revision of the flora of West tropical Africa. *Bull. Brit. Museum, Nat. Hist., Bot.* I, 3 : 53-79.
- TULASNE, L. R. 1849. Podostemacearum Synopsis Monographica. *Ann. Sc. Nat.*, ser. 3, 11 : 87-114.
- 1852. Monographia Podostemacearum. *Arch. Mus. Hist. Nat.* 6 : 1-208, pl. 1-13.
- VELENovsky, J. 1907. *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*, II : 390-395.
- WÄCHTER, W. 1897. Beiträge zur Kenntnis einiger Wasserpflanzen (*Weddellina squamulosa* Tul.). *Flora*, 83 : 382.
- WARDLAW, C. W. 1965. *Organization and Evolution in Plants*. Oxford : 392-396.
- WARMING, E. 1881. Familien Podostemaceae. *Kongelige Danske Vidensk. Selsk. Med. ser.* 6, 2 : 1-34 et 77-130.
- 1888. Etudes sur la famille des Podostemaceae. *Kgl. Vidensk. Selsk. Skr.* ser. 6, 4.
- 1890. Podostemaceae, in Engler et Prantl, *Nat. Pfl.* 1^e Aufl. 2a : 1-22.
- WEDDELL, H. A. 1872. Sur les Podostémacées en général, et leur distribution géographique en particulier. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 19 : 50-57.
- WENT, F. A. F. C. 1908. The development of the ovule, embryosac and egg in the Podostemaceae. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 5 : 1-16.
- 1910-1926. Untersuchungen über Podostemaceen. *Verhandl. Konink. Akademie*, Amsterdam, 16, 1 : 1-88. 1910; 17, 2 : 1-19. 1912; et 25, 1 : 1-59. 1926.
- 1924. Sur la transformation du collenchyme en sclérenchyme chez les Podostémonacées. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 21 : 513-520.
- WESLEY, A. 1963. The status of some fossil plants, in Preston, *Advances in Botanical research* : 1-72.
- WEYLAND, W. 1938. Beiträge zur Kenntnis der Rheinischen Tertiärflora. II. Erste Ergänzungen und Berichtigungen zur Flora der Blätterkohle und des Polierschiefers von Rott in Siebengebirge. *Paleontographica*, Stuttgart : 83, Abt. B : 67-122.
- WILLIS, J. C. 1902. Studies of the Morphology and Ecology of the Podostemaceae of Ceylon and India. *Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya*, 1, 4 : 267-465.
- 1914. On the lack of adaptation in the Tristichaceae and Podostemaceae. *Proc. Roy. Soc.* 87, B : 532-550.

- WILLIS, J. C. 1915. A new natural family of flowering plants. Tristichaceae. *Linn. Soc. Journ., Bot.* 43 : 49-54.
- 1915. The origin of the Tristichaceae and Podostemaceae. *Ann. Bot.* 29 : 299-306.
- 1917. The relative age of endemic species and other controversial points. *Ann. Bot.*, 31 : 189-208.
- 1926. The evolution of the Tristichaceae and Podostemonaceae. I. *Ann. Bot.*, Lond. 40 : 349-367.
- ZIMMERMANN, W. 1959. *Die Phylogenie der Pflanzen*, Stuttgart, ed. 2.
- 1965. *Die Telomtheorie*. Stuttgart.

