

Etude de la fleur et de ses diverses parties

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Boissiera : mémoires de botanique systématique**

Band (Jahr): **18 (1971)**

PDF erstellt am: **28.06.2024**

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

utilisées par Webster et les auteurs que nous venons de citer¹. De plus, nous avons eu la chance d'avoir à notre disposition, pour quelques-unes de nos espèces, plusieurs taxons de garniture chromosomique et de provenance différentes (*Ph. odontadenius* Müller Arg., *Ph. niruri* L.) et pour beaucoup d'autres des représentants de diverses régions à même nombre de chromosomes (*Ph. amarus* Schum. & Thonn. en particulier).

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

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

2. Etude de la fleur et de ses diverses parties

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

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

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

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

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

Le pédicelle

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

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

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

Le calice

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

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

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

Le disque

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

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

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

en particulier Webster, mais encore entre taxons de provenances différentes, inclus dans une même espèce. Ainsi le disque de la fleur femelle du *Ph. niruri* L. subsp. *lathyroides*, originaire du Mexique (fig. 4B), est échancré au milieu de chaque sépale, voire séparé parfois en 5 masses, alors que celui d'un taxon à calices rouges, de provenance inconnue¹, est entier (fig. 4D). En ce qui concerne le disque de la fleur mâle, s'il est dans les deux cas composé de cinq fragments indépendants, ces derniers sont de forme irrégulière et papilleuse chez la sous-espèce *lathyroides* (fig. 4A), alors qu'ils ont un contour nettement triangulaire dans l'autre taxon (fig. 4C). Nous avons observé, de même, quelques différences dans le disque de la fleur femelle entre plusieurs taxons de *Ph. odontadenius* Müller Arg.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

L'androcée

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

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

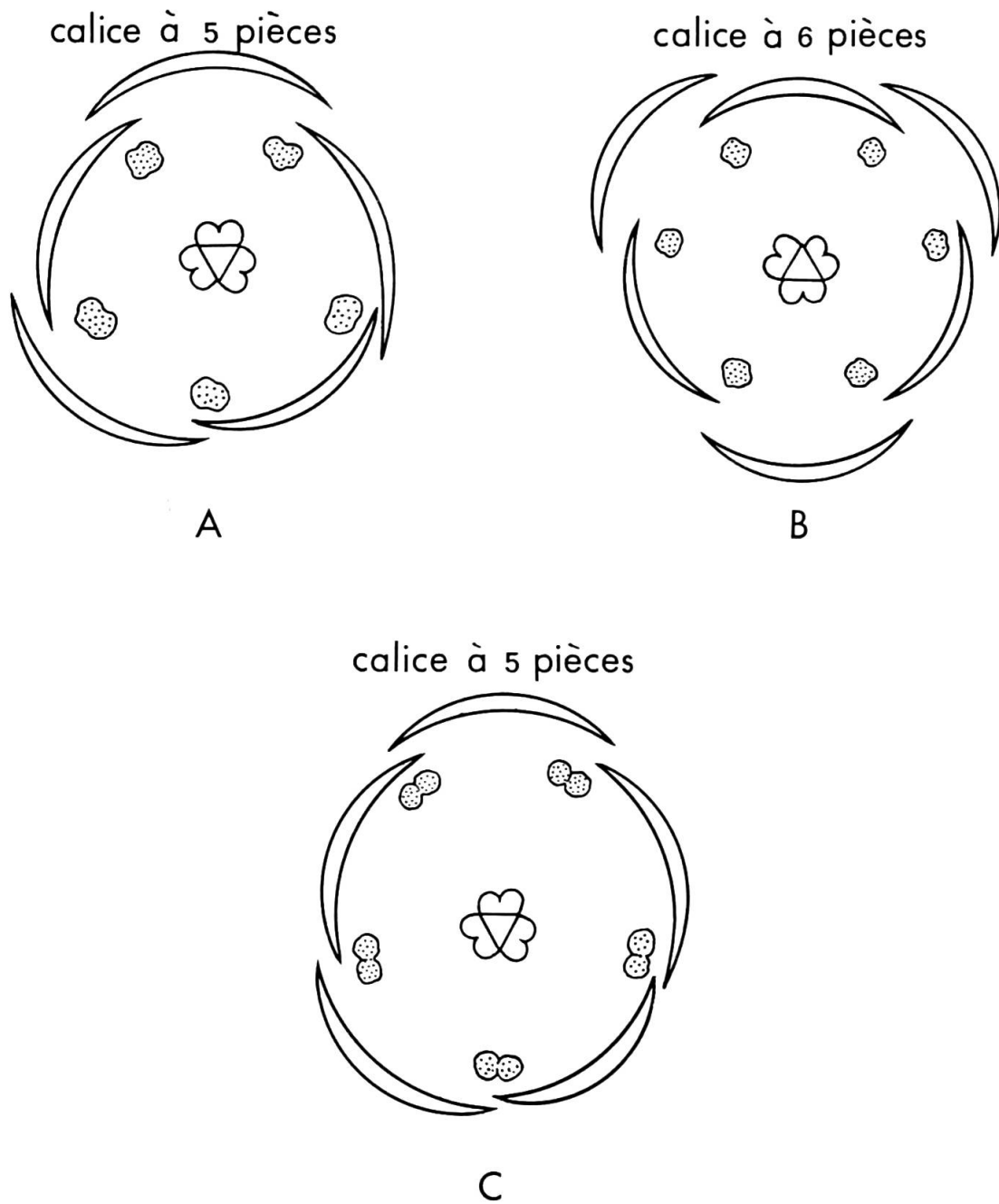


Fig. 1. — *Phyllanthus amarus*, diagrammes de fleurs axillaires mâles: A, fleur normalement constituée; B, fleur comportant un calice de 6 pièces; C, fleur à glandes divisées radialement en deux parties.

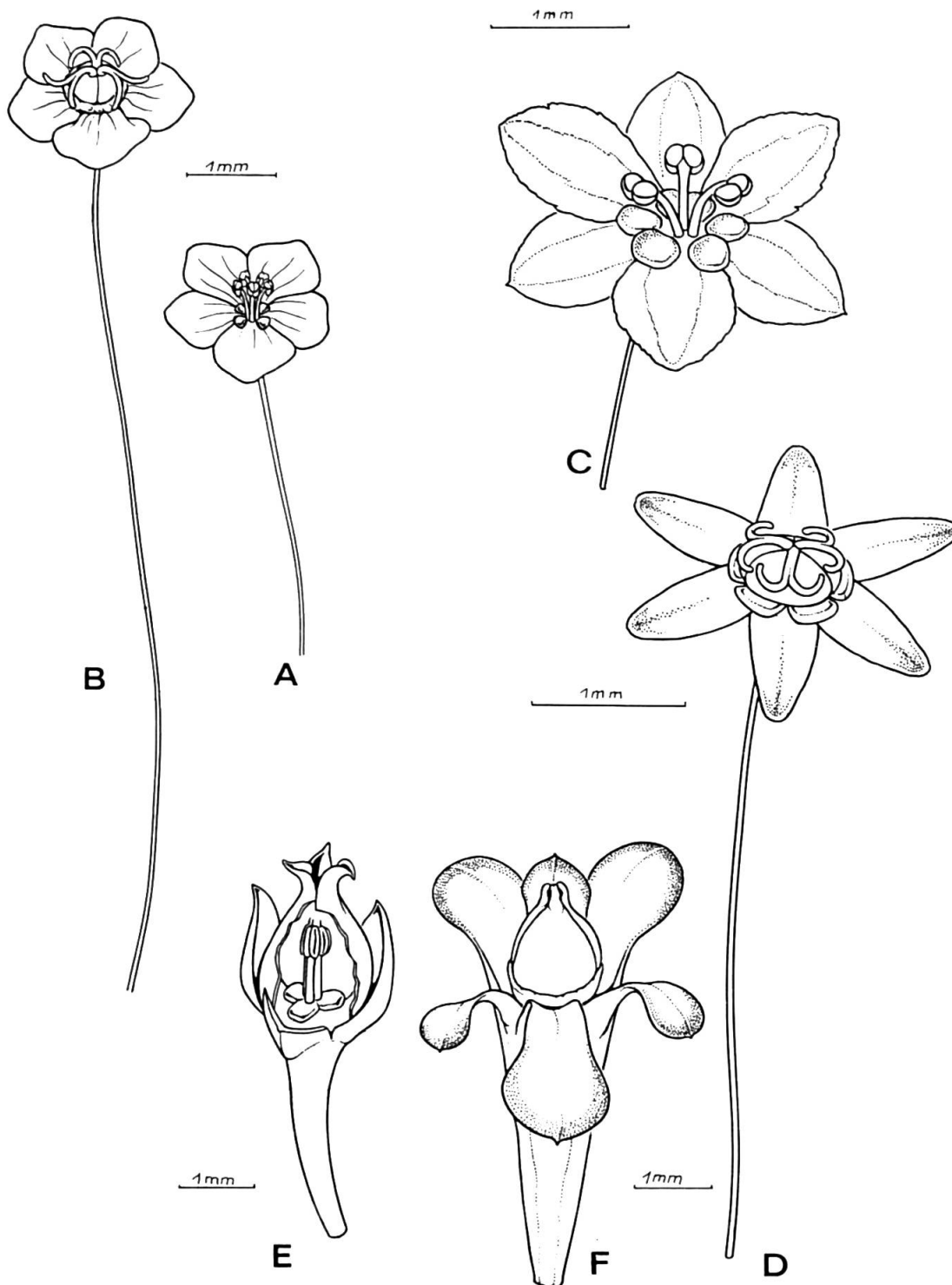


Fig. 2. — Fleurs des *Phyllanthus capillaris* (A, B), *filicaulis* (C, D) et *virgultiramus* (E, F): A, C, E, fleurs mâles; B, D, F, fleurs femelles; en E, une partie du périanthe a été sectionnée pour montrer l'intérieur de la fleur; en F, les sépales antérieurs, tirés vers le bas, laissent apercevoir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

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

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

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

- de la coalescence des étamines, d'abord des filets puis des anthères;
- du déplacement de la ligne de déhiscence des sacs polliniques qui, de la position verticale, est passée à la position horizontale.

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

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

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

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

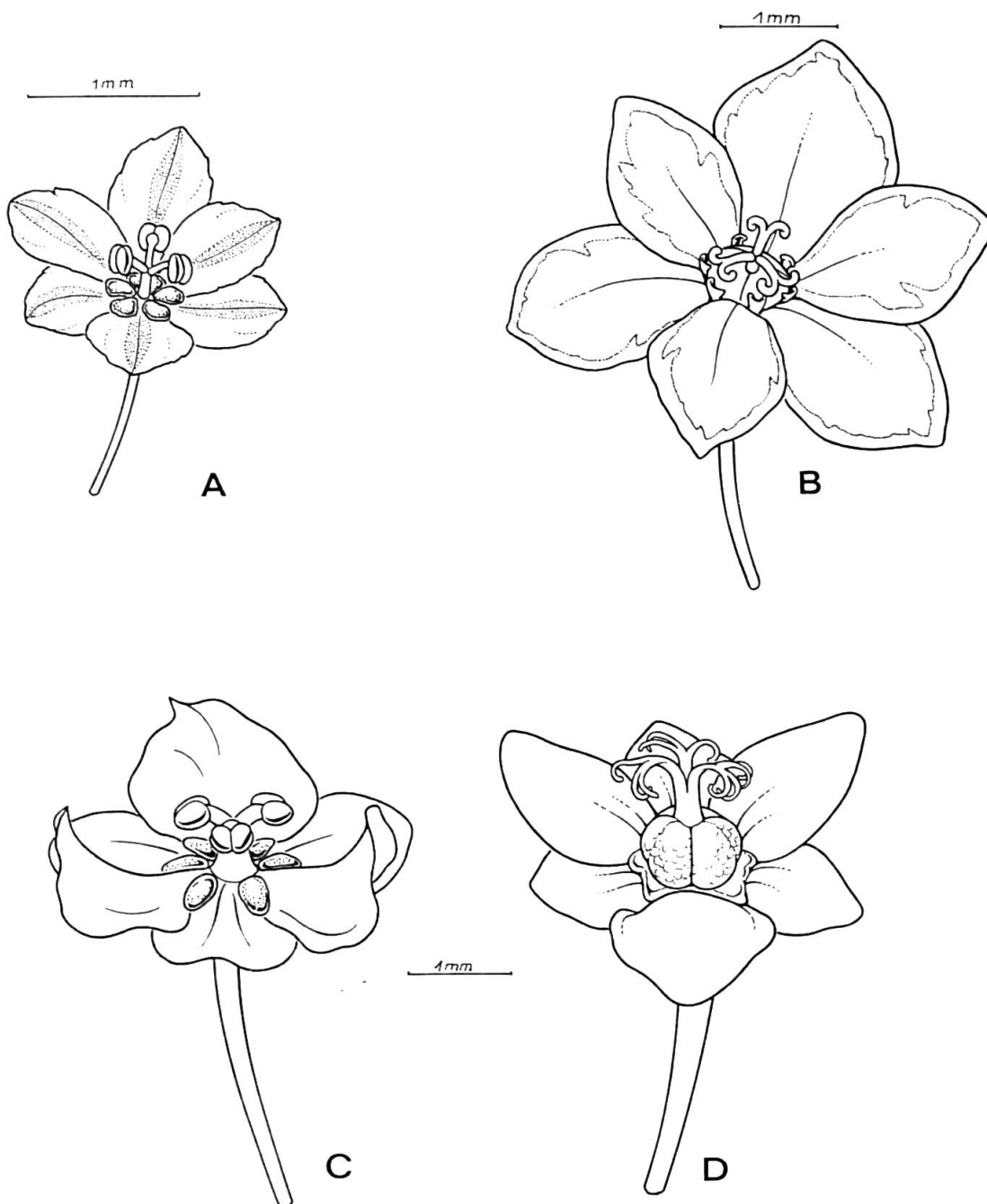


Fig. 3. – Fleurs des *Phyllanthus polygonoides* (A, B) et *x elongatus* (C, D):
A, C, fleurs mâles; B, D, fleurs femelles.

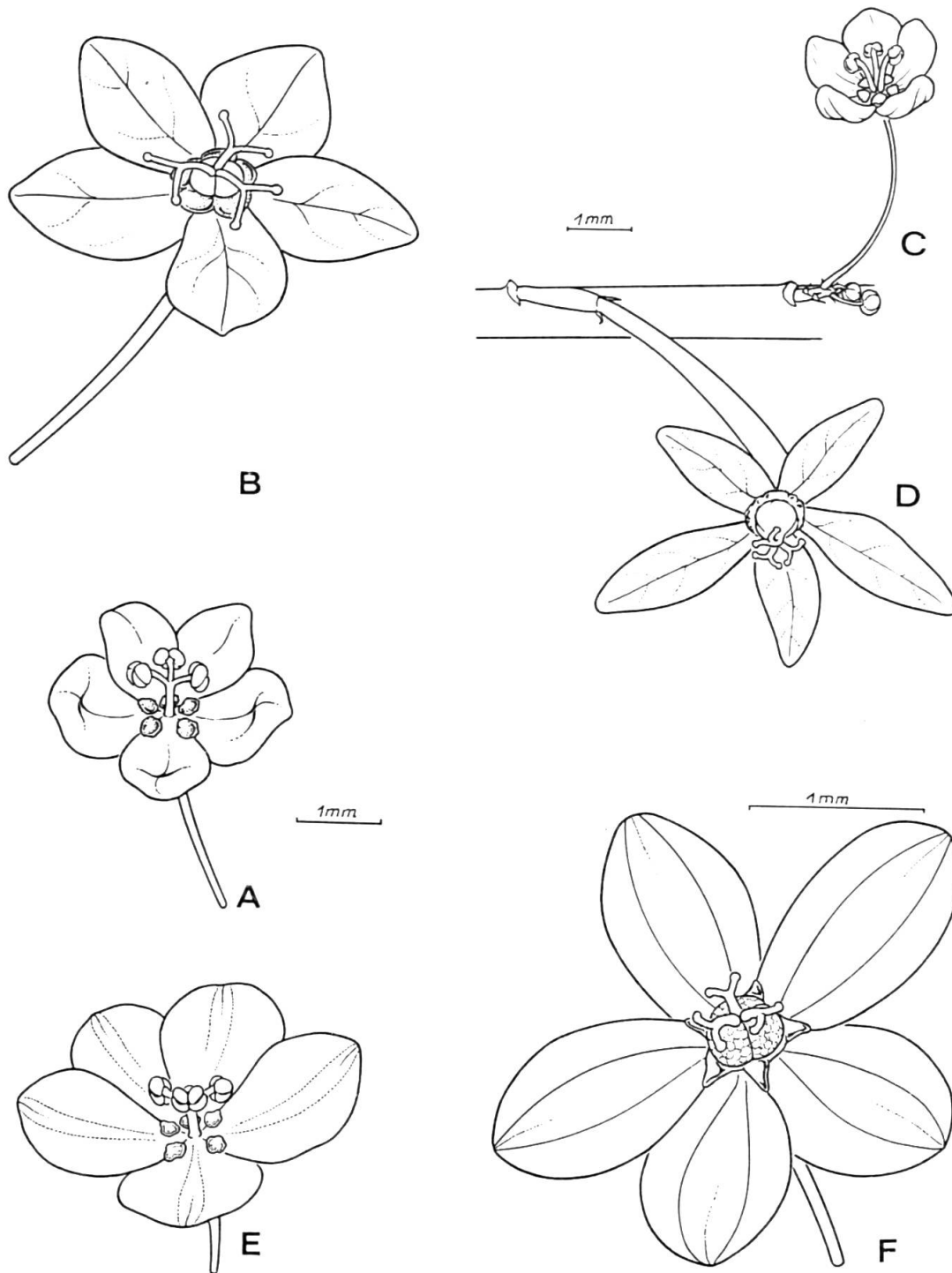


Fig. 4. — Fleurs du *Phyllanthus niruri* subsp. *lathyroides* (A, B), du *Ph. niruri*, taxon à calices femelles rouges (C, D) et du *Ph. niruroides* (E, F):
A, C, E, fleurs mâles; B, D, F, fleurs femelles.

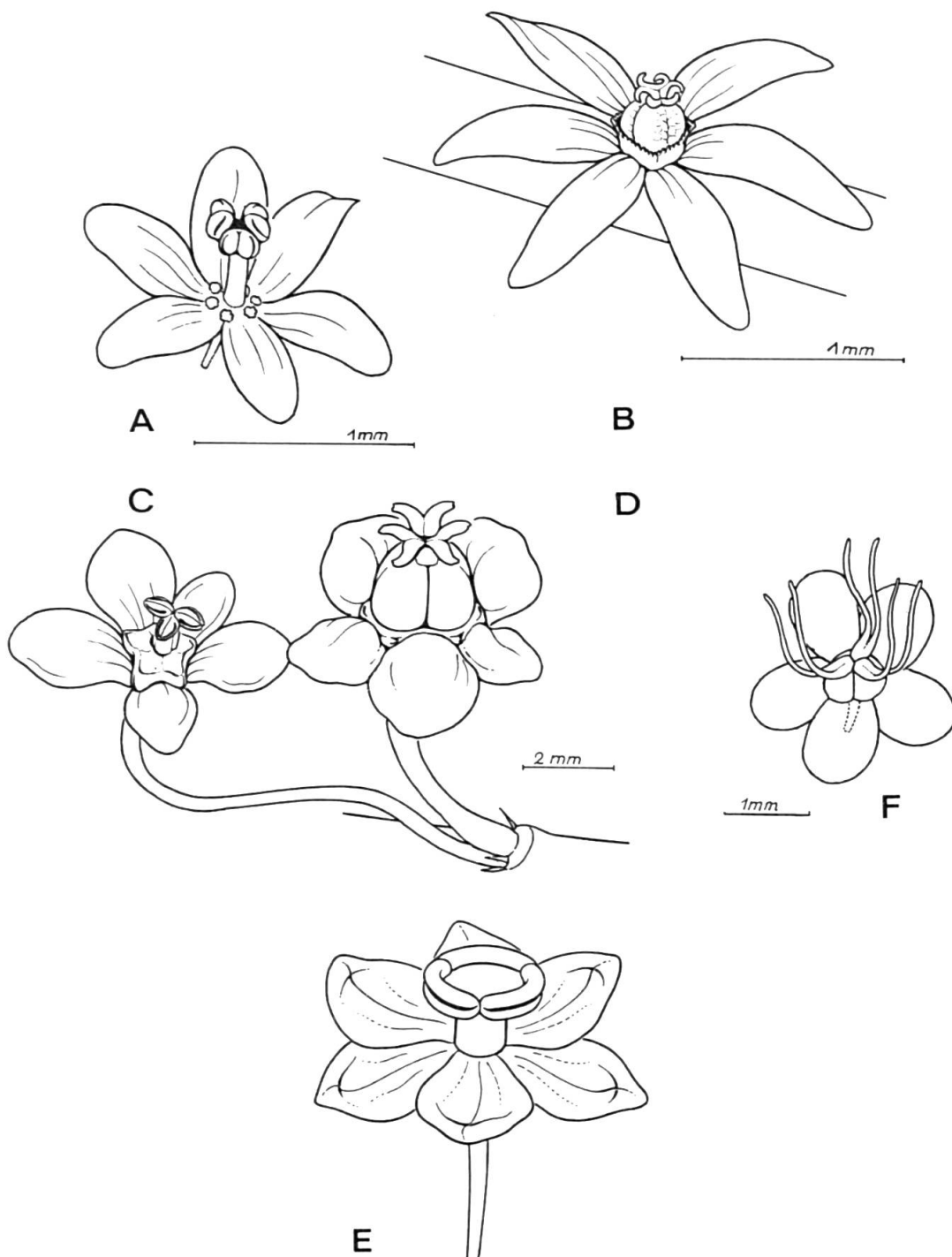


Fig. 5. — Fleurs des *Phyllanthus urinaria* (A, B), *juglandifolius* subsp. *juglandifolius* (C, D), *cyclanthera* (E, d'après Baillon 1891) et *mimosoides* (F):
A, C, E, fleurs mâles; B, D, F, fleurs femelles.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Le gynécée

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

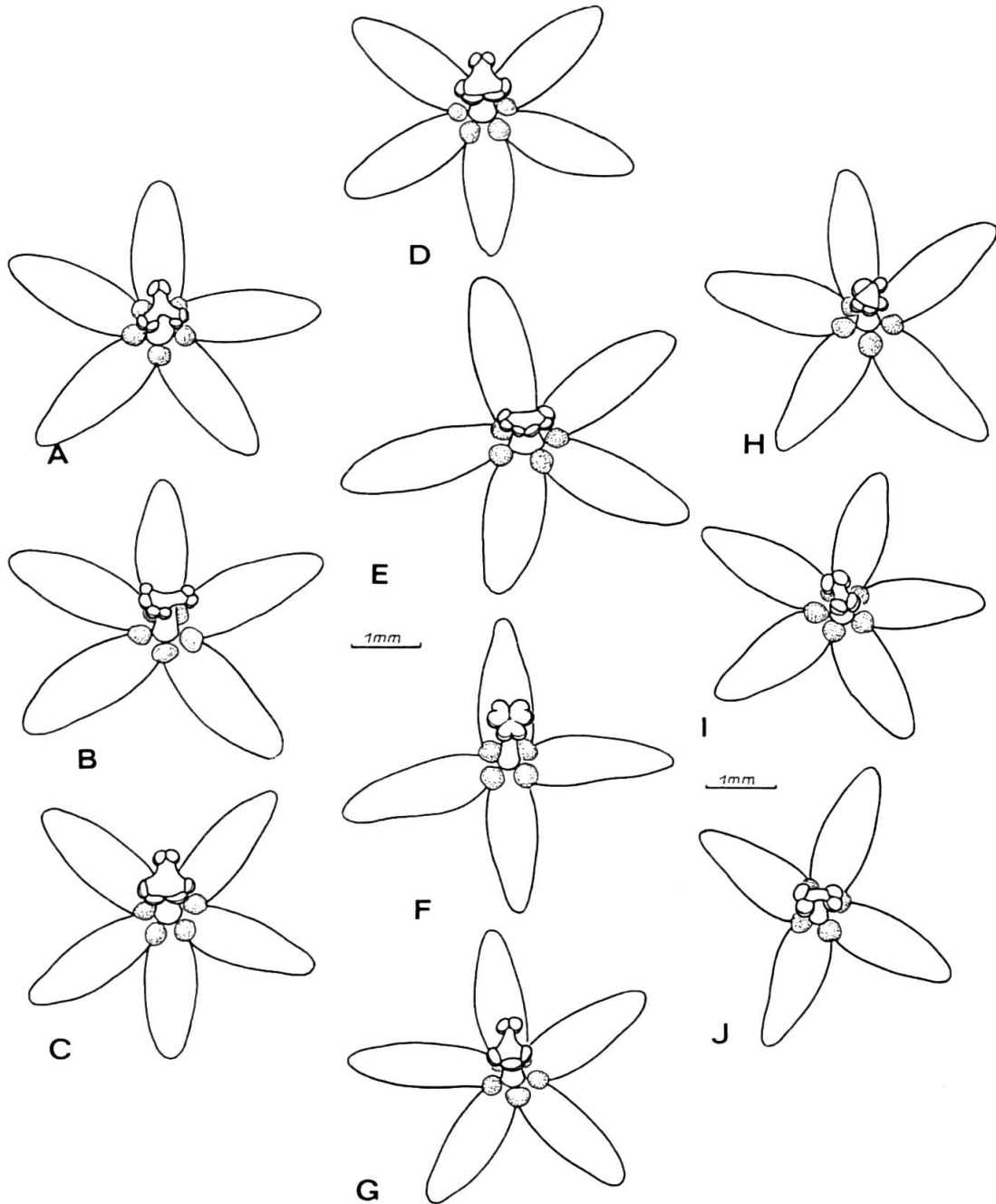


Fig. 6 A-J. – Polymorphisme de la fleur mâle (calice et androcée) observé sur un seul pied de *Phyllanthus mimosoides*:
A, type le plus fréquemment rencontré; B-J, autres structures existant dans la fleur mâle.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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