

# Analyse du pollen

Objekttyp: **Chapter**

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

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

PDF erstellt am: **10.07.2024**

## **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.

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

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

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

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

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

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

## 5. Analyse du pollen

### *Résumé des travaux antérieurs*

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

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

- Grains subsphériques ou ellipsoïdaux, colpores, à 3 ou 4 sillons méridiens et ores médians, ronds ou elliptiques. Leur exine est mince, réticulée. Ils se rencontrent dans des genres primitifs de Phyllanthées (*Andrachne*, *Savia*) et dans des genres apétales plus rapprochés des *Phyllanthus* (*Securinega*, *Fluggea*). Dans les *Phyllanthus*, on le trouve dans les sections *Paraphyllanthus*, *Phyllanthus*, *Urinaria* et *Loxopodium*. Webster pense que ce grain de pollen, qui est le plus commun chez les Phyllanthoïdées, constitue probablement le type de base de cette sous-famille.
- Grains qu'Erdtman (1952) a caractérisé comme suit: "grain sphéroïdal, 'synru-goïdoré', pourvu de rayures entourant des aréoles angulaires (généralement 5 angulaires). Aux angles de ces dernières, de petites ores circulaires se rencontrent". Pour Webster, ces grains sont "aréolés". L'ectexine, aussi épaisse que l'endexine, est pourvue de clavules dont la coalescence distale forme une fine côte qui borde les dépressions "rugoïdes". Dans la partie centrale des aréoles l'exine est réticulée, muritectée (simplicolumellée). D'après Webster, ces grains ont une ornementation tout à fait similaire; ils diffèrent surtout par la taille et le nombre de leurs aréoles. Ce type de grain de pollen est connu seulement chez les espèces de *Phyllanthus* du Nouveau-Monde (en particulier, il est très fréquent chez celles originaires des "West Indies").

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

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

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

- Grains à sillons raccourcis, en forme de croissant, avec un pore à chaque extrémité et une exine remarquablement échinuleuse. Ce pollen est caractéristique de la section *Nothoclema*.
- Grains sphériques, sans sillons évidents ni aréoles, avec un réticulum seulement interrompu par des pores équidistants. Cette structure pollinique a été signalée par Webster chez le *Ph. pulcher* Wall. (section *Eriococcus*)<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Nous avons observé, chez le *Ph. orbiculatus* L. C. Rich., des grains stéphanopores et non péripores, à exine baculée, qui constituent un type certainement autonome.

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

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

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

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

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

#### *Les apports découlant de l'étude d'autres espèces*

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

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

### Structure de l'exine

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

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

Si l'on considère l'ensemble des structures et des sculptures de l'exine des *Phyllanthus* ainsi esquissé, on doit souligner qu'il est difficile d'établir une relation entre les columelles des réticules muritectés et les bacules isolés dont la conformation est beaucoup plus complexe, ce qui réduit la portée de la "tendance évolutionnelle" concernant la structure et l'ornementation de l'exine tracée par Punt (1967: fig. 1, n° 7).

### Corrélations existant entre certains caractères polliniques

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

<sup>1</sup> Il faut ajouter à cette liste trois espèces des environs de Brazzaville qui n'ont pas encore pu être déterminées.

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

### *Relations entre palynologie et systématique*

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

<sup>1</sup>Taxon correspondant au var. *braunii*.

<sup>2</sup>Diffère du var. *braunii* par son feuillage marron.

<sup>3</sup>Diffère du var. *braunii* par ses rameaux plagiotropes très longs.

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

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

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

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

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

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

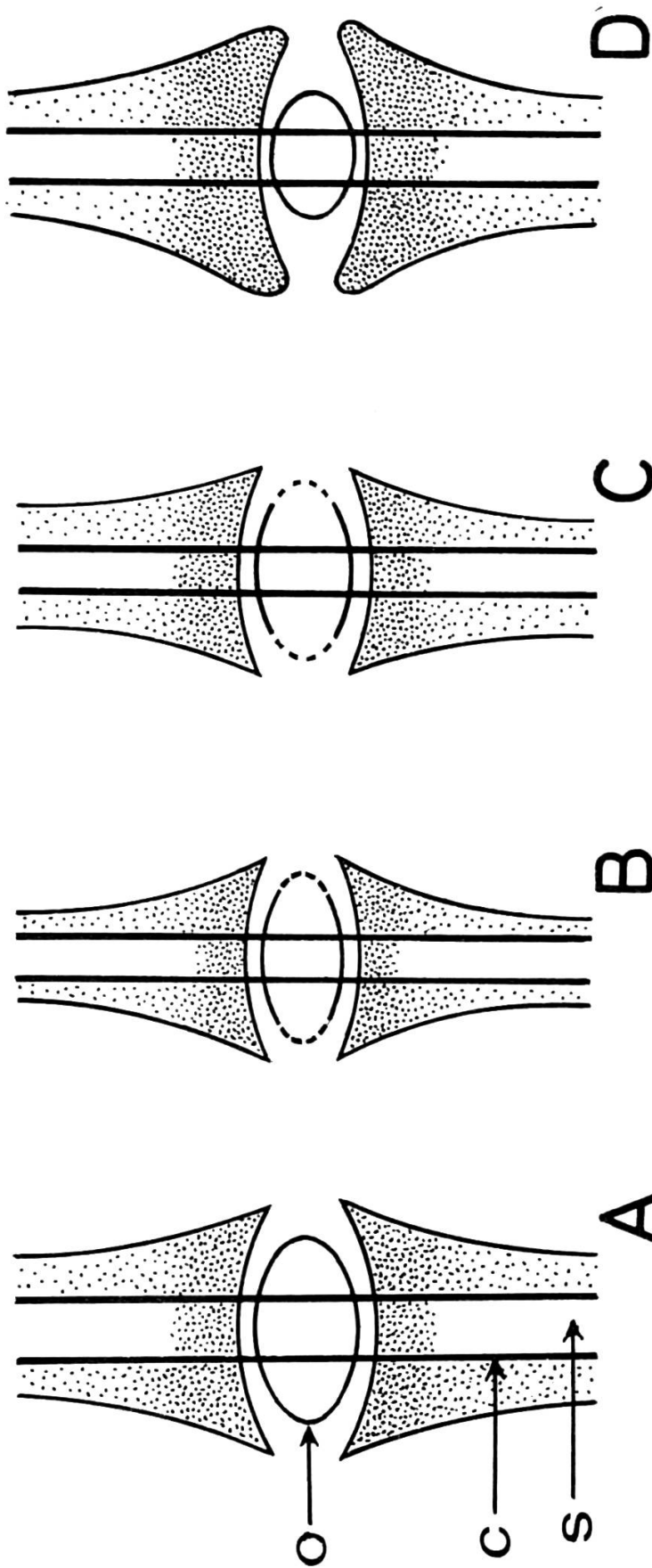


Fig. 7. — Schéma de quatre catégories de structures d'endoaperture reconnues dans divers taxons de *Phyllanthus odontadenius*: a, var. *braunii*, à  $2n = 12$  (Abidjan); b, taxon à  $2n = 24$  (Bouafilé); c, taxon à  $2n = 28$  (serre Orsay); d, taxon à  $2n = 56$  (Bouaké); o = ore; s = sillon; c =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



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

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

## 6. Différentes formes observées dans l'architecture des *Phyllanthus*

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

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

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

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

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