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

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 26 (1971)

Heft: 2

Artikel: Le pollen et la systématique chez le genre Lysimachia (Primulaceae) : II. Considérations générales

Autor: Huynh, Kim-Lang

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-880310

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: 11.07.2025

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

Candollea 26/2: 279-295. 1971.

Le pollen et la systématique chez le genre Lysimachia (Primulaceae). II. Considérations générales[1]

KIM-LANG HUYNH

RÉSUMÉ

L'auteur discute les données palynologiques exposées précédemment. Il envisage la distribution géographique, la valeur systématique et la signification évolutionnaire des différents caractères polliniques relevés, en les comparant aux données macromorphologiques connues et en soulignant que les différents caractères évoluent souvent d'une façon indépendante, différente d'un groupe à l'autre. Il justifie en particulier le système de classification infragénérique du genre *Lysimachia* adopté préalablement.

SUMMARY

The author discusses the palynological data given in a previous paper. He deals with the geographical distribution, the systematic value and the evolutionary significance of the different pollen criteria dealt with, comparing them to known macromorphological characters, and stressing the fact that these may evolve independently and in a different manner in any group. He substantiates the infrageneric classification of the genus *Lysimachia,* in particular, which had been adopted prior to this study.

ZUSAMMENFASSUNG

Verfasser erläutert die früher dargelegten palynologischen Daten. Er bespricht die geographische Verbreitung, den systematischen Wert und die evolutionäre Bedeutung der verschiedenen Pollenmerkmale und, vergleichsweise, der bekannten makromorphologischen Daten, wobei er die unabhängige, von Gruppe zu Gruppe verschiedene Evolution vieler Einzelmerkmale unterstreicht. Er begründet die in der vorhergehenden Arbeit verwendete infragenerische Gliederung.

---

[1] Voir *Candollea* 25: 267-296. 1970.

La partie monographique de ce travail (Huynh 1970b) a montré que – à part quelques groupes vraiment distincts qui possèdent chacun un grain de pollen particulier – la majorité des espèces du genre *Lysimachia* présente un pollen du type commun [type "Vulgaris"]. De plus, par le fait que la présente étude a porté sur tous les principaux groupes du genre, bien que seulement sur deux tiers environ des espèces, il nous semble permis de considérer notre matériel comme assez représentatif au point de vue pollinique.

Nous considérerons donc les conclusions tirées de l'étude de ce matériel, et exposées ci-après, comme valables pour le genre *Lysimachia.* Néanmoins – et cela se comprend – ces conclusions ne peuvent être définitives que dans la mesure où elles s'appliquent également aux espèces que nous n'avons pas examinées.

A. Considérations taxonomiques relatives aux données polliniques

1. Groupes à pollen particulier

La partie monographique de ce travail (Huynh 1970b) a montré que les groupes du genre *Lysimachia* distincts au point de vue morphologique correspondent, à l'exception du sous-genre *5. Naumburgia,* à des types de pollen particuliers: le type "Insignis" pour le sous-genre *1. Idiophyton,* le type "Ciliata" pour le sous-genre *3. Seleucia,* le type "Alpestris" pour le sous-genre *6. Nullicaulis* et le type "Hawaiien" pour le sous-genre *7. Sandwicensia.* Cette parfaite concordance indique que le pollen peut constituer un critère utile dans la taxonomie de ce genre.

Le pollen pantocolporé du sous-genre *1. Idiophyton* mis à part, on peut distinguer dans le genre *Lysimachia* deux lignées polliniques différentes. D'un côté, ce sont les sous-genres *3. Seleucia* et *6. Nullicaulis:* leur pollen présente un équateur triangulaire (Huynh 1970b: fig. 32a et 30). De l'autre, on trouve les sous-genres restants, dont le pollen montre invariablement un équateur circulaire (Huynh 1970b: fig. 22a, 23a, 24a, 26 et 28).[1]

Or, par d'autres caractères, notamment l'existence d'endoapertures mal différenciées, le pollen du sous-genre *3. Seleucia* se distingue très nettement de celui du sous-genre *6. Nullicaulis;* il en résulte que le sous-genre *3. Seleucia* possède un pollen distinct dans l'ensemble du genre *Lysimachia.*

La position isolée, quant au pollen, du sous-genre *3. Seleucia* se confirme sur le plan macroscopique. En effet, ce sous-genre est le seul qui possède un androcée pourvu régulièrement de staminodes.[2]

Cette particularité lui confère une position très isolée. Jointe à la répartition géographique limitée à l'Amérique du Nord, elle démontre qu'il y a de bonnes

---

[1]Le pollen 4-colporé du sous-genre *7. Sandwicensia* appartient sans doute à cette lignée En effet, les grains 3-colporés qui s'observent accessoirement chez certaines de ses espèces ont toujours un équateur circulaire (Huynh 1970: fig. 5.).

[2]Ils ne sont pas considérés comme tels par Handel-Mazzetti (1928: 54), mais plutôt comme des "appendices": Pour montrer leur faible importance taxonomique, cet auteur a

raisons pour considérer ce groupe, sinon comme un genre distinct (ce que Rafinesque a fait, fide Knuth 1905), du moins comme un sous-genre (Bigelow 1824, Melchior 1964), et non comme une simple section (Knuth 1905) et encore moins comme une sous-section (Handel-Mazzetti 1928). Le pollen nettement distinct et très uniforme du "groupe" *Seleucia* fournit un appui solide à cette conclusion.

Le deuxième groupe pollinique très important (à cause du nombre des espèces qui le constituent) et très distinct est le sous-genre *7. Sandwicensia.* Son pollen présente uniformément les deux caractères suivants: il est beaucoup plus grand que celui des autres groupes; et il est normalement 4-colporé au lieu d'être 3-colporé (ou pantocolporé comme dans le sous-genre *1. Idiophyton*). Sur le plan macroscopique, le sous-genre *7. Sandwicensia* est caractérisé en particulier par un port frutescent alors que les autres groupes ont un port herbacé. Parmi les autres caractères macroscopiques de ce sous-genre, on peut citer la corolle urcéolée et la tendance uniforme à la pléiomérie observée sur la fleur (Heller 1897; Handel-Mazzetti 1928). De plus, il est endémique des îles Hawaii.

Les caractères macroscopiques particuliers et la répartition géographique très restreinte d'une part, le pollen nettement distinct d'autre part indiquent clairement que le sous-genre *7. Sandwicensia* mérite largement son rang. A le considérer à tous points de vue, il paraît évident que son isolement systématique est à peu près du même degré que celui du sous-genre *3. Seleucia.* Ainsi, si le "groupe" *Seleucia* est considéré comme un genre distinct, ce même statut doit être conféré au sous-genre *7. Sandwicensia* (= genre *Lysimachiopsis* Heller).

Le pollen du *L. insignis* est aussi nettement distinct. Cela confirme la position taxonomique isolée de cette espèce qui a été considérée par Knuth (1905) comme seul constituant d'une section (sect. *Insignes* Knuth), puis par Handel-Mazzetti (1928) comme le représentant unique de son sous-genre *1. Idiophyton.*

Il en est de même pour le pollen très particulier du *L. alpestris* qui souligne la position systématique isolée de ce taxon: c'est en effet la seule espèce acaule (ou presque) du genre. Son aspect exceptionnel, ainsi que son pollen particulier, démontrent que le *L. alpestris* (qui constitue pour nous le sous-genre *6. Nullicaulis*), mérite un rang taxonomique égal à celui du *L. insignis* (sous-genre *1. Idiophyton*). Il paraîtrait peu logique de donner un rang de sous-genre au *L. insignis* tout en maintenant le *L. alpestris* à celui d'une simple section.

Par ailleurs, il est certain que la réunion du *L. alpestris* avec les espèces endémiques de Hawaii en un seul taxon (le sous-genre *Lysimachiopsis* (Heller) Hand.-Mazz. sensu Handel-Mazzetti 1928) est à revoir. D'abord, sur le plan macroscopique, un tel groupe rassemble les deux formes extrêmes de la différenciation de l'appareil végétatif: le *L. alpestris* est la seule espèce acaule (ou presque) du genre, tandis que les espèces endémiques de Hawaii présentent uniformément, et seules, un port frutescent. Certes, l'espèce de Hong-Kong et les endémiques de Hawaii ont certains caractères floraux communs (cf. Handel-Mazzetti 1928: 121).

signalé la présence d'organes équivalents chez des espèces d'autres sous-genres. Cependant les staminodes du sous-genre *3. Seleucia* sont considérés comme réels par plusieurs auteurs: Duby (1824), Pax (1889), Knuth (1905), Fernald (1950), Scoggan (1950), Channell & Wood (1959), Gleason & Cronquist (1963), Marie-Victorin (1964). Une opinion en quelque sorte intermédiaire est celle de Melchior (1964: 392), qui les désigne comme "Schlundschuppen" tout en leur attribuant une valeur taxonomique importante, puisqu'il considère ce groupe comme un sous-genre.

Cependant, la structure florale suffirait-elle, à elle seule, à définir correctement n'importe quel taxon infragénérique "naturel"? Nous ne le pensons pas.

C'est sur le plan pollinique que le caractère irrationnel d'une telle réunion apparaît dans toute sa netteté. En effet, dans ce groupe artificiel, on réunirait un des rares grains très petits du genre (*L. alpestris,* 16 x 12μ) à ceux qui sont de loin les plus grands (les espèces endémiques de Hawaii, 44-60 x 32-45μ). Or, il est tout à fait certain que la possession de grains de pollen de tailles semblables constitue un critère d'affinité important (Huynh 1968c: 425). Ainsi la différence extrême entre les dimensions des pollens du *L. alpestris* et des endémiques de Hawaii indique, à elle seule déjà, et de façon difficilement contestable, qu'il ne peut y avoir une parenté proche entre ces deux groupes. Par ailleurs, l'évolution du pollen a pris deux directions tout à fait opposées. D'un côté *(L. alpestris),* il conserve son aspect ancestral, étant 3-colporé (cf. p. 289) et de faibles dimensions, mais développe une ceinture équatoriale parfaitement distincte des endoapertures qu'elle relie entre elles (ce qui constitue un fait unique dans tout le genre *Lysimachia*). De l'autre (les endémiques de Hawaii), il s'est éloigné résolument de son aspect ancestral par l'augmentation du nombre des apertures (pollen normalement 4-colporé, ce qui ne s'observe que dans ce groupe) et par un extraordinaire accroissement de ses dimensions. Une telle divergence dans le processus évolutif du pollen ne favorise certes pas la réunion de ces deux groupes en un seul taxon. Nous nous sommes donc décidé à en faire deux sous-genres distincts: les sous-genres *6. Nullicaulis* et *7. Sandwicensia.*

Une conclusion analogue s'impose dans le cas de la section *Seleucia* (sensu Handel-Mazzetti 1928), dans laquelle le "groupe" particulier *Steironema* (= sous-genre *3. Seleucia;* Huynh 1970b: 285), considéré par l'auteur autrichien comme une sous-section, côtoie étrangement le "groupe" *Verticillatae* (Huynh 1970b: 282), regardé aussi, par ce même auteur, comme une sous-section. Bien que ces deux taxons aient une même distribution géographique, la macromorphologie comme la morphologie pollinique ont montré (p. 280) que le "groupe" *Steironema* mérite au moins un rang de sous-genre, si l'on s'obstine à le maintenir dans le genre *Lysimachia.* Par conséquent, la section *Seleucia,* dans la délimitation de Handel-Mazzetti, n'est pas un taxon "naturel".

2. Autres groupes

Quant aux autres subdivisions du genre, qui ne sont pas très visiblement distinctes (en d'autres termes, tout le genre *Lysimachia* à l'exception des cinq groupes déjà mentionnés: cf. p. 280), elles possèdent pour la plupart un certain homomorphisme pollinique et présentent un type de pollen commun, le type "Vulgaris". Cependant, étant donné que ce type n'a rien de particulier au sein du genre *Lysimachia,* cette uniformité pollinique n'appuie pas forcément les divisions taxonomiques. Aussi les deux groupes suivants semblent-ils les seuls intéressants au point de vue palynotaxonomique.

Le premier groupe est constitué par les trois espèces d'Extrême-Orient *L. foenum-graecum, L. capillipes* et *L. sikokiana* (Huynh 1970b: 281). Elles forment une suite continue, dans l'ordre indiqué, dans le système de Knuth (1905) qui les a placées dans sa section *Alternifoliae.* Dans le système de Handel-Mazzetti (1928), elles sont classées dans la sous-section *Ramosae* Hand.-Mazz. mais réparties dans

deux séries indépendantes: la première dans la série *Evalves* Hand.-Mazz., les deux autres dans la série *Valvatae* Hand.-Mazz. Ces trois espèces ont un pollen particulier facilement reconnaissable (du moins sur notre matériel) et uniforme, à part le fait que celui du *L. foenum-graecum* possède des endoapertures beaucoup plus longues qui se touchent presque, sur la zone médiane des mésocolpiums. Par contre, le pollen du couple *L. capillipes/L. sikokiana* est très semblable. Il paraît donc évident qu'il existe une affinité taxonomique étroite entre ces trois espèces, surtout entre les *L. capillipes* et *L. sikokiana.*

Le second groupe est formé, dans la section *Nummularia* (sous-genre *2. Lysimachia*), par les deux sous-sections contiguës *Phyllocephalae* et *Eunummulariae.* La particularité pollinique commune de ces deux sous-sections réside dans le fait que la plupart de leurs espèces possèdent normalement une ceinture équatoriale parfaite non individualisée, qui n'est pas distincte des endoapertures qu'elle relie (Huynh 1970b: 271), ce qui ne s'observe que dans ces deux groupes (la ceinture équatoriale parfaite mais bien individualisée du sous-genre *6. Nullicaulis* en est tout à fait différente). La présence exclusive de cette ceinture dans les deux sous-sections *Phyllocephalae* et *Eunummulariae* semble indiquer l'existence d'une tendance évolutive commune à ces deux sous-sections et peut, à ce titre, servir d'indice de parenté entre elles.

3. Conclusions

A la comparaison des systèmes de Handel-Mazzetti et de Knuth, il ressort clairement que dans le genre *Lysimachia* on trouve cinq groupes taxonomiquement bien distincts: les sous-genres *1. Idiophyton, 3. Seleucia, 5. Naumburgia, 6. Nullicaulis* et *7. Sandwicensia.* Les autres taxons infragénériques (qui groupent la majorité des espèces dans les deux grands sous-genres *2. Lysimachia* et *4. Palladia*) semblent dépourvus d'une diversification suffisamment nette pour permettre une classification définitive, à l'abri de toute contestation.

Or, les cinq groupes bien distincts, à l'exception cependant du sous-genre *5. Naumburgia,*[1] ont chacun un pollen uniforme et particulier. La forte différenciation morphologique du pollen met encore plus en relief la position isolée de ces groupes.

B. La palynogéographie du genre Lysimachia

Le genre *Lysimachia* est très répandu dans les zones tempérées de l'Eurasie, particulièrement en Asie orientale où l'on assiste à sa plus forte diversification.

[1]Ce sous-genre n'est pas aussi isolé que les autres, étant étroitement apparenté à la section *Ephemerum* sensu Knuth (1905: 302), dont il a d'ailleurs le pollen.

Il est présent aussi en Amérique, surtout dans le nord où s'est différencié exclusivement le sous-genre *3. Seleucia,* en Afrique et dans l'ensemble des régions du Pacifique. Là, les îles Hawaii méritent une attention particulière par la différenciation exclusive, dans ces îles, du sous-genre *7. Sandwicensia,* très distinct.

Nous avons montré dans ce qui précède qu'il existe cinq groupes distincts dans le genre *Lysimachia,* correspondant aux sous-genres *1. Idiophyton, 3. Seleucia, 5. Naumburgia, 6. Nullicaulis* et *7. Sandwicensia;* exception faite du troisième qui n'est pas aussi isolé que les autres et dont le pollen n'a rien d'exceptionnel, chacun de ces groupes est caractérisé par un pollen particulier. Or, ces quatre groupes ont chacun une aire géographique distincte. Cela revient à dire que les types "Insignis", "Ciliata", "Alpestris" et "Hawaiien", qui les caractérisent respectivement, ont, eux aussi, chacun une répartition géographique restreinte: le type "Insignis" n'existe que dans la partie sud-ouest de la Chine méridionale (Kweichou, Yunnan, Kwangsi); le type "Ciliata" est confiné à l'Amérique du Nord (côté atlantique); le type "Alpestris" se limite à Hong-Kong; le type "Hawaiien" est l'apanage exclusif des îles Hawaii.

Le type "Phyllocephala", caractérisé par la présence d'une véritable ceinture équatoriale parfaite mais non distincte des endoapertures (Huynh 1970b: 276), a aussi une répartition géographique localisée. Il a son foyer de différenciation en Chine continentale. Il s'observe sur la plupart des espèces chinoises appartenant aux deux sous-sections *Phyllocephalae* et *Eunummulariae* de la section *Nummularia* (sous-genre *2. Lysimachia*) ainsi que sur le *L. japonica,* qui colonise aussi bien le Japon, la Corée, la Chine continentale et l'île de Formose que l'Himalaya et l'archipel malais. Le foyer de différenciation de ce type de pollen se trouvant en Chine continentale où existe également le *L. japonica,* cette espèce aurait donc une origine chinoise et non japonaise ou autre. Une même origine a été trouvée, sur la base de données polliniques, pour l'*Impatiens noli-tangere* qui existe aussi bien en Chine qu'en Sibérie et en Europe (Huynh 1968c: 504-505). Une solution analogue a été apportée au problème de l'origine géographique de certaines espèces d'*Utricularia,* comme l'*U. fimbriata,* présente simultanément en Amérique et en Afrique (Huynh 1968a: 50). Ainsi, la palynogéographie, définie lors de notre étude du pollen des *Tropaeolum* et des *Impatiens* (Huynh 1968c: 492), peut, dans certains cas, permettre de localiser le foyer de différenciation initial d'espèces à vaste distribution.

Les autres types de pollen qu'on peut considérer comme plus ou moins particuliers, à savoir les types "Foenum-graecum" et "Capillipes", ont également une répartition géographique localisée. Le premier ne s'observe que chez le *L. foenum-graecum* (Chine). Quant au deuxième, il a été relevé seulement chez les *L. capillipes* (Chine) et *sikokiana* (Formose, Japon): son aire géographique est donc disjointe mais néanmoins restreinte.

Quant au pollen du type "Vulgaris", qui est de loin le plus commun, il s'observe sur tout le territoire du genre *Lysimachia.*

Ainsi, chez le genre *Lysimachia,* les types de pollen particuliers ont tous une répartition géographique localisée. Comme ces types ("Insignis", "Ciliata", "Alpestris" et "Hawaiien") caractérisent des groupes taxonomiques particuliers (cf. p. 280) géographiquement localisés, on peut supposer – et nos recherches le confirment – que le sous-genre *5. Naumburgia,* dont la répartition géographique est très vaste, n'a pas un grain de pollen particulier.

C. L'évolution du genre Lysimachia et les données polliniques

1. L'évolution du genre Lysimachia d'après les données macroscopiques

L'évolution du genre *Lysimachia* a été discutée en détail par Handel-Mazzetti (1928: 52-54, 56-69). D'après cet auteur, plusieurs espèces de ce genre se situeraient parmi les plus primitives de la famille des *Primulaceae.* Par conséquent, le genre *Lysimachia* doit être placé tout au début du système de la famille. Les principaux indices évolutifs du genre *Lysimachia* concernent le port (habitus), l'androcée, la capsule et la forme de la corolle.

Handel-Mazzetti a voué une attention particulière au sous-genre *1. Idiophyton* et à la section *Apodanthera* du sous-genre *2. Lysimachia,* les regardant comme les deux groupes les plus primitifs du genre. Quelques espèces de la section *Apodanthera* ressemblent beaucoup à certaines *Myrsinaceae.* De même, le sous-genre *1. Idiophyton* présente un port très semblable à celui du genre *Maesa (Myrsinaceae).* La capsule de ces deux groupes révèle aussi leur faible degré d'évolution. En effet, elle est indéhiscente ou à peine déhiscente. Cette capsule primitive progresse vers une capsule à déhiscence valvulaire chez les espèces évoluées. La corolle des *Lysimachia* possède, à l'état le plus simple, une forme d'entonnoir ouvert, largement fendu, où sont insérées des étamines aux filets courts et aux anthères petites et dressées. Cette fleur, qui caractérise les deux groupes primitifs en question, rappelle celle d'une Myrsinacée. Elle évolue ensuite vers une forme rotacée, cylindrique ou plus ou moins campanulée. A ces indices évolutifs nous pensons qu'il faut ajouter celui de l'inflorescence, qui semble n'avoir pas reçu suffisamment d'attention de la part de Handel-Mazzetti. Dans le genre *Lysimachia,* les fleurs sont soit isolées axillaires, soit groupées en grappes, en panicules ou en ombelles. Cette suite évolutive, qui paraît logique, semble avoir été envisagée par Knuth (1905: 257).

Le concours de ces critères évolutifs semble avoir déterminé la disposition des principaux taxons dans le système de Handel-Mazzetti (1928). Dans ce système, les deux sous-genres *1. Idiophyton* et *2. Lysimachia* formeraient le groupe le plus primitif; et c'est le groupe constitué par les sous-genres *6. Nullicaulis* (= section *Rosulatae* Knuth) et *7. Sandwicensia* (= section *Fruticosae* Knuth) qui serait le plus évolué, en particulier en ce qui concerne ce dernier. Sur ce point, le système de Handel-Mazzetti rejoint intégralement celui de Knuth où les sections *Rosulatae* et *Fruticosae* occupent les dernières positions. Selon l'opinion de Melchior (1964: 392), au contraire, la section *Fruticosae* est un groupe "très primitif". Nous ne savons pas comment il faut comprendre exactement cette expression. Nous la citons ici comme une référence.

2. L'utilisation des données polliniques dans l'appréciation de l'évolution

L'utilisation de données polliniques pour apprécier les degrés d'évolution des différentes subdivisions d'un taxon, en l'occurence d'un genre, pose un certain nombre de problèmes dont les principaux sont les suivants.

D'abord, il est hors de doute que, en l'absence de faits paléontologiques, l'interprétation évolutive des caractères du pollen doit se baser principalement sur des données taxonomiques sûres, correspondant à la réalité. Ainsi, dans le genre *Lysimachia,* le pollen observé dans les deux sous-genres *6. Nullicaulis* et *7. Sandwicensia* serait le plus "évolué", celui du sous-genre *1. Idiophyton* et de la section *Apodanthera* du sous-genre *2. Lysimachia* serait le plus "primitif", et celui des autres groupes se situerait à des degrés d'évolution "moyens". En somme, l'apport de solides données taxonomiques est absolument nécessaire pour définir le pollen ancestral (et, par là, le pollen dérivé) d'un taxon à pollen diversifié.

Néanmoins, cette définition n'est pas toujours simple et facile, car la reconstitution, à partir de données taxonomiques, du pollen ancestral de n'importe quel groupe, bien que logique, ne peut en aucun cas se faire sans un esprit critique aigu. En effet, malgré le fait qu'on connaisse un certain nombre de critères généraux permettant d'évaluer le degré d'évolution dans l'ensemble des Angiospermes, leur application à un groupe morphologiquement diversifié, tel que le genre *Lysimachia,* ne saurait être mécanique mais doit tenir compte des conditions propres à ce groupe. Les appréciations indépendantes, par deux taxonomistes expérimentés, des degrés d'évolution respectifs des subdivisions d'un genre diversifié ne sont pas forcément identiques. Ainsi, le *L. insignis,* considéré par Handel-Mazzetti (1928) comme une des espèces les plus primitives du genre, semble par contre regardé par Knuth (1905) comme une des plus évoluées. Une même divergence d'opinion existe aussi en ce qui concerne la place à assigner à la tribu des *Lysimachieae* dans la famille des *Primulaceae* (cf. Pax 1889, Pax & Knuth 1905, Handel-Mazzetti 1928: 52 et Melchior 1964).

Par conséquent, des critères d'évolution basés sur le pollen, établis dans des groupes dont la taxonomie est déjà au point, doivent être appliqués à d'autres groupes. Cela, non seulement pour vérifier les schémas évolutifs établis par la taxonomie macroscopique, mais aussi pour essayer de résoudre certains cas problématiques. Les critères évolutifs du pollen sont nombreux (cf. Kuprianova 1966, 1967, 1969). Nous n'en citerons ici qu'un certain nombre, ceux qui peuvent avoir un rapport avec le genre *Lysimachia.*

– L'accroissement du pollen en dimensions est certainement un processus évolutif. Cet aspect a été, à plusieurs reprises, mis en relief par l'école palynologique française (cf. Van Campo 1966: 57, etc.). Il a été remarqué aussi par nous chez les *Tropaeolum,* les *Pulsatilla* et les *Oxalidaceae* (Huynh 1968b: 155; 1969b: 597; 1969a: 322). La solidité de ce critère peut être démontrée aussi par le fait que la polyploïdie, qui constitue certainement un critère d'évolution valable, s'accompagne généralement d'un accroissement dans les dimensions du pollen. Cette relation étroite entre la polyploïdie et l'accroissement du volume du pollen – non seulement au sein d'un même genre, mais aussi d'une seule espèce, ce qui est très important car cela prouve le bien-fondé de cette relation – a été relevée par un grand nombre d'auteurs qu'il nous paraît superflu de mentionner ici.

– La complication de la structure aperturale, du pollen colpé (c'est-à-dire où les apertures sont constituées par de simples sillons pratiqués sur le sporoderme) au pollen colporé (où les sillons sont doublés chacun d'une endoaperture

sous-jacente, comme dans le genre *Lysimachia*), entre autres, est également un processus évolutif (Van Campo 1962).

– La complication de la structure de l'exine relève, elle aussi, de l'évolution. Le pollen des Composées et des Ombellifères en fournit un exemple typique.

– L'acquisition d'une ceinture équatoriale parfaite, qui peut être considérée comme résultant d'une forte extension des endoapertures, est également un aboutissement évolutif. Un des cas les plus typiques est celui du genre *Utricularia* (Huynh 1968a: 46).

– La multiplication des apertures est aussi un processus évolutif. Cette multiplication peut prendre les deux formes principales suivantes. Ou bien le pollen ancestral, qui est en général 3-(zono-)aperturé (c'est-à-dire où les trois apertures sont toutes méridiennes: c'est le cas général chez les Dicotylédones) devient poly-(zono-)aperturé: cet aspect évolutif est très net, par exemple chez le genre *Utricularia* (Huynh 1968a: 47). Ou bien ce pollen ancestral devient intégralement aperturé (pollens pantocolpé, pantocolporé, pantoporé, spiraperturé, etc.). Les genres *Anemone* et *Hepatica* (Huynh 1970a), *Pulsatilla* et *Oxalis* (Huynh 1969b: 595 et 1969a: 325-326) le prouvent clairement. Le caractère évolutif de cette deuxième forme de multiplication d'apertures (l'aperturation intégrale du pollen) peut être souligné parfois par la cytologie. Ainsi, chez le groupe du *Linum perenne* (cf. Ockendon 1968), tous les taxons diploïdes comme le *L. perenne* subsp. *perenne* ont un pollen tricolpé; par contre ceux qui sont tétraploïdes comme le *L. perenne* subsp. *anglicum* présentent un grain 6-pantoporé. De même, chez l'*Anemone hepatica* (cf. Hara & Kurosawa 1958), le var. *japonica,* diploïde, possède un pollen tricolpé alors que le var. *pubescens,* tétraploïde, montre un grain 6-12-pantocolpé.

L'application conjointe de critères d'évolution macroscopiques et polliniques, aussi solides les uns que les autres, à l'évaluation du degré d'évolution des différentes subdivisions d'un taxon diversifié (comme le genre *Lysimachia*) est certainement très délicate. Plus ces caractères sont nombreux, plus cette évaluation est difficile. Ainsi, chez le genre *Lysimachia,* le sous-genre *7. Sandwicensia* apparaît, par sa fleur et son pollen, comme étant un des groupes les plus "évolués", sinon le plus "évolué". Or, à l'encontre de tous les autres groupes qui sont herbacés, ce sous-genre a un port frutescent. De même, chez les *Oxalidaceae* (Huynh 1969a: 322), ce sont les genres "primitifs" et les groupes les plus "primitifs" du genre *Oxalis* qui possèdent seuls un pollen à apertures complexes (pollen tricolporé). Dans les autres groupes du genre *Oxalis,* considérés par la taxonomie "classique" comme étant les plus "évolués" de toute la famille, on n'observe que des grains à apertures simples (pollen tricolpé, pollen pantocolpé, etc.).

Si une corrélation des seuls critères macroscopiques et polliniques, dans l'appréciation du degré d'évolution des différentes subdivisions de taxons diversifiés, s'avère déjà aussi difficile et parfois même impossible, du moins en apparence, cette appréciation sera bien plus délicate en considérant aussi d'autres critères évolutifs, notamment les données caryologiques (nombres de base, degrés de "ploïdie",

caractères des chromosomes, etc.). Prenons par exemple le cas du *Tropaeolum tricolor.* Au point de vue taxonomique, cette espèce est considérée comme une des plus "primitives", étant classée dans la section *Chilensia* Sparre, qui peut être envisagée comme étant la souche du genre (cf. Sparre 1968: 107, fig. 6). Sur le plan pollinique (Huynh 1968b: 154), son degré d'évolution peut être considéré comme faible. Son pollen, en effet, est d'un type dérivé mais présente cependant des dimensions très petites, parmi les plus réduites du genre; de plus, l'exine montre une structuration peu spécialisée, le pollen étant semi-tecté. Sur le plan caryotaxonomique (Huynh 1967), au contraire, c'est apparemment une des espèces les plus "évoluées" du genre. En effet, c'est la seule connue qui possède un nombre de chromosomes aussi élevé: $2n = 52 = 4 \times (6+7)$. Elle a donc un nombre de base secondaire, formé de deux nombres de base primaires relevés ailleurs dans ce genre. Par contre, chez d'autres espèces comme les *T. majus, minus, peltophorum* ($2n = 28 = 4 \times 7$) et le *T. pubescens* ($2n = 24 = 4 \times 6$, cf. Darlington & Wylie 1955; Huynh 1967), qui sont classées dans les sections les plus "évoluées" (Sparre 1968), les nombres chromosomiques sont moins élevés et on n'y relève que des nombres de base simples. Certes, les chromosomes évoluent par différentes voies, aussi bien quantitativement que qualitativement; et il n'est pas impossible que l'évolution qualitative des chromosomes soit bien plus importante que leur évolution quantitative. Cependant, il est non moins certain que, dans un même genre, la multiplication des chromosomes ainsi que la conjonction de deux nombres de base différents prennent aussi du temps. Par conséquent, ces deux aspects de la transformation du noyau peuvent être considérés comme ayant une signification évolutive.

Ces quelques exemples montrent combien le problème de l'évolution est complexe; ils prouvent que le processus évolutif d'un groupe diversifié quantitativement et qualitativement, comme les genres *Tropaeolum, Oxalis* et *Lysimachia* est un labyrinthe dont l'exploration exige beaucoup de sens critique et le plus grand nombre possible de moyens d'investigation.

Cette complexité est due principalement au fait que l'évolution n'affecte pas tous les caractères d'un groupe en même temps et à un même niveau. Prenons un exemple simple, celui du genre *Reseda,* pour rester dans le domaine exclusivement macroscopique: ce genre présente une fleur zygomorphe, donc un caractère évolué, mais possède un ovaire où les carpelles ne sont pas complètement soudés, ce qui représente un vestige de l'ancienne gymnospermie. D'autres exemples sont encore plus probants. Cependant cette "hétérobathmie" (Takhtajan 1959) est trop bien connue pour qu'il soit nécessaire de la développer ici.

Certes, l'évolution d'un groupe est généralement envisagée dans une seule direction et pour un organe donné, en général un organe reproducteur. Cependant si, dans un groupe morphologique bien défini, une fleur zygomorphe peut être considérée comme plus "évoluée" qu'une fleur actinomorphe, ou si une espèce à graine exalbuminée semble avoir acquis un degré d'évolution plus élevé qu'une espèce à graine albuminée, il est non moins certain que la réduction de l'appareil végétatif ou de la durée de vie, l'accroissement du pollen en dimensions, etc., peuvent aussi constituer des indices évolutifs valables. Il n'est donc pas toujours suffisant de prendre en considération la seule structure florale pour définir le système évolutif d'un groupe donné ou pour mettre en évidence son degré d'évolution. Par conséquent, une taxonomie évolutive des plantes, en particulier des plantes à fleurs, "can be attained only by correlating and synthesizing of the

evidence taken from all available sources of botanical knowledge" (Takhtajan 1968: 223).

Il en découle que les données évolutives relatives au pollen peuvent servir utilement à corroborer l'évaluation, faite par les taxonomistes sur la base de la morphologie macroscopique, du degré d'évolution des différentes subdivisions d'un taxon (p. ex. d'un genre) diversifié. Elles peuvent aussi en montrer des côtés inaccessibles à la taxonomie macroscopique et donner ainsi une image plus vraisemblable de son "état d'évolution" réel.

3. Les données polliniques et l'évolution du genre Lysimachia

Afin de pouvoir évaluer l'"état d'évolution" du genre *Lysimachia* sur la base des données polliniques, il faut reconnaître les indices évolutifs de son pollen.

a) *Le pollen ancestral du genre Lysimachia*

D'abord il est nécessaire de définir le pollen ancestral de ce genre, considéré dans l'ensemble de la famille des *Primulaceae.* Jusqu'ici, les groupes des *Primuleae* et des *Lysimachiinae* semblent être les seuls qui aient été étudiés en profondeur.

Dans la tribu des *Primuleae,* Spanowsky (1962) a signalé la présence de pollens 3-colporés (types "Auricula", "Farinosa" et "Androsace", d'après la terminologie de cet auteur) et de polléns polycolpés (type "Veris"); tous ces grains sont d'ailleurs réticulés. D'après le même auteur, le type "Auricula" (caractérisé par des endoapertures très courtes dont l'envergure ne dépasse guère la largeur des ectoapertures correspondantes) serait le type de pollen originel. A ce sujet, une discussion s'impose. Chez certaines espèces du genre *Primula,* comme le *P. sinensis,* le pollen est nettement tricolpé, donc dépourvu d'endoapertures. Etant donné que la complication de la structure aperturale constitue une tendance évolutive (Van Campo 1962), il est peu probable que des pollens à apertures simples puissent provenir de pollens à apertures complexes par une simplification de la structure aperturale. Il semble donc plus logique de supposer que le pollen ancestral du genre *Primula,* et des *Primuleae,* est un pollen réticulé tricolpé, qui aurait donné naissance à deux lignées polliniques principales: d'un côté, aux pollens polycolpés par une multiplication des apertures; de l'autre, aux pollens tricolporés par une complication de la structure aperturale.

Dans la sous-tribu des *Lysimachiinae,* le pollen normal est toujours 3-colporé (ou 4-colporé: le sous-genre *7. Sandwicensia* du genre *Lysimachia*), exception faite du pollen pantocolporé du *L. insignis.* En dehors du genre *Lysimachia,* nous avons examiné aussi l'*Asterolinon linum-stellatum,* le *Glaux maritima* et le *Trientalis europaea.* Ces espèces, représentant trois autres genres de la sous-tribu des *Lysimachiinae,* ont toutes les trois un pollen 3-colporé dont l'envergure des endoapertures peut être taxée de moyenne. On peut donc considérer que le pollen 3-colporé se situe directement à l'origine de ce groupe. A son tour, le pollen 3-colporé dériverait d'un pollen 3-colpé qui correspondrait à la souche de la famille des *Primulaceae.*

Par conséquent, il est certain que le genre *Lysimachia* a eu des grains de pollen ancestraux réticulés 3-colporés. Quels peuvent être cependant les autres caractères de ce pollen ancestral? Les alinéas suivants suggèrent qu'il s'agit de tous les carac-

tères primitifs observés sur le pollen actuel du genre *Lysimachia.* Le pollen ancestral aurait donc des dimensions de l'ordre de 16 x 12μ; son exine aurait une épaisseur réduite, de l'ordre de 0.8μ, et son réticulum serait formé de mailles presque imperceptibles au microscope photonique; de plus, ses endoapertures seraient à peine différenciées, comme on en observe encore dans le sous-genre *3. Seleucia* (Huynh (1970b: fig. 32).

b) *Les indices évolutifs du pollen du genre Lysimachia*

L'aperturation intégrale du pollen du sous-genre *1. Idiophyton* (*L. insignis;* Huynh 1970b: fig. 33, 34 et 35) semble être le résultat d'une évolution par le fait qu'elle différencie nettement ce pollen du pollen ancestral du genre. Cette forme d'aperturation exceptionnelle détache notablement ce sous-genre de l'ensemble du genre *Lysimachia.* Néanmoins, une discussion s'avère nécessaire. Le phénomène de l'aperturation intégrale relève incontestablement de l'évolution. Cependant il est encore difficile de statuer sur la morphologie exacte du pollen du *L. insignis.* Nous pensons (Huynh 1970b: 277) qu'il s'agit en réalité d'un pollen 6-9-pantocolporé. Toutefois, l'existence d'apertures dites "anormales" (à endoapertures terminales ou subterminales), et surtout la présence d'une marque triradiée (formée vraisemblablement par la conjonction d'apertures "anormales" à endoapertures terminales) qui rappelle vaguement celle qu'on trouve chez les Ptéridophytes et les Bryophytes, peuvent, dans une certaine mesure, faire penser que ce pollen présente des traits primitifs et que les apertures "anormales" ont un caractère vestigial. Cependant cette interprétation paraît mal fondée. Car, par leur arrangement (voir les figures citées), les apertures "normales", à endoapertures médianes (c'est-à-dire les trois apertures périphériques de ces figures), semblent en réalité former, avec les apertures "anormales", une disposition "successive" sur le grain de pollen qui, de ce fait, posséderait une aperturation intégrale.

La multiplication normale des apertures méridiennes constitue aussi une tendance évolutive évidente, qui mène du pollen 3-colporé au pollen 4-colporé. Ce phénomène s'observe exclusivement dans le sous-genre *7. Sandwicensia,* qui peut être considéré comme un des groupes les plus "évolués" du genre. Il prend des proportions beaucoup plus considérables (de 3 jusqu'à 10 apertures: cf. Spanowsky 1962: 154) chez le genre *Primula.*

L'accroissement du pollen en dimensions correspond également à une tendance évolutive chez le genre *Lysimachia.* Ainsi les grains les plus petits ont été relevés dans la section *Apodanthera* (sous-genre *2. Lysimachia*), considéré comme un des deux groupes les plus "primitifs" de ce genre: chez les *L. capillipes* (15 x 11μ), *sikokiana* (17 x 14μ), et *foenum-graecum* (17 x 12μ). Le cas du sous-genre *6. Nullicaulis* est différent (cf. p. 293). Dans l'autre groupe primitif, le sous-genre *1. Idiophyton,* le pollen est petit également (21 x 21μ). Par contre, les grains les plus grands, et de loin, dans tout le genre constituent l'apanage du sous-genre *7. Sandwicensia:* 44-60 x 32-45μ. Or, ce sous-genre peut être regardé comme le groupe le plus "évolué" ou en tout cas comme un des plus "évolués" du genre. Des grains aux dimensions intermédiaires caractérisent les groupes taxonomiques "moyennement évolués" sur le plan macroscopique.

L'accroissement de l'épaisseur de l'exine peut fournir un indice évolutif d'ordre secondaire, car il est généralement proportionnel à celui des dimensions du pollen.

Quant à la taille maximale des mailles du réticulum, on peut faire les constatations suivantes.

– Chez les deux groupes les plus "primitifs" du genre *Lysimachia,* à savoir le sous-genre *1. Idiophyton* et la section *Apodanthera* du sous-genre *2. Lysimachia,* les mailles du réticulum sont très petites, presque invisibles au microscope photonique. Ces mailles prédominent aussi dans le sous-genre *3. Seleucia* qui est considéré par Knuth (1905: 276) comme un groupe "très primitif". Quant à la présence curieuse de ces mailles minuscules dans le sous-genre *6. Nullicaulis,* elle sera discutée plus loin (p. 293).

– Dans les autres sections du sous-genre *2. Lysimachia,* puis dans le sous-genre *4. Palladia* et enfin dans le sous-genre *5. Naumburgia,* on relève, parallèlement à un accroissement successif des dimensions des grains de pollen, une très nette augmentation de la taille maximale des mailles. Les mailles les plus grandes s'observent dans les sous-sections *Phyllocephalae* et *Eunummulariae* de la section *Nummularia* (sous-genre *2. Lysimachia*) dont les grains de pollen atteignent à leur tour des dimensions maximales.

– Dans le sous-genre *7. Sandwicensia,* considéré comme un des groupes les plus "évolués" du genre *Lysimachia,* le pollen a des dimensions beaucoup plus grandes que dans les autres groupes, mais on y observe néanmoins des mailles très petites, de l'ordre de 0.5 x 0.5μ, donc à peine plus grandes que celles que nous venons de signaler pour les groupes les plus "primitifs". Le réticulum du pollen du sous-genre *7. Sandwicensia* a donc un nombre de mailles beaucoup plus élevé que celui des groupes les plus "primitifs".

Il semble évident que l'évolution du réticulum du pollen du genre *Lysimachia* suit deux tendances différentes. On assiste d'un côté à un net élargissement des mailles qui le constituent, de l'autre, à un accroissement visible de leur nombre. De ces deux tendances, la deuxième nous paraît avoir une signification plus grande. Cette opinion est basée principalement sur la constatation suivante: chez les genres à pollen lâchement réticulé comme les *Impatiens* (cf. Huynh 1968c: 283-284), les mailles du réticulum ont une taille maximale proportionnelle aux dimensions (variables) du pollen. Donc la première tendance est en réalité un simple corollaire de la tendance évolutive qu'est l'accroissement des grains de pollen (nous venons de tirer une conclusion analogue pour ce qui concerne l'accroissement de l'exine en épaisseur). Par contre, la deuxième tendance constitue certainement un aspect évolutif important chez le genre *Lysimachia* puisqu'elle se greffe de façon indépendante sur le phénomène de l'accroissement des grains de pollen dans le sous-genre *7. Sandwicensia.*

La possession d'endoapertures de plus en plus longues, dont les extrémités vont se rejoindre sur la zone médiane des mésocolpiums pour former une ceinture équatoriale parfaite, semble aussi correspondre à une tendance évolutive. A ce point de vue, le groupe le plus "primitif" est sans doute le sous-genre *3. Seleucia.* Les endoapertures y sont en effet très faiblement différenciées, étant à peine visibles. Dans le reste du genre, elles ont généralement une envergure moyenne. Chez un certain nombre de groupes, cependant, les endoapertures, longues, ont souvent tendance à se rejoindre sur la zone médiane des mésocolpiums et à former ainsi une ceinture partielle. Dans deux groupes, les sous-sections *Phyllocephalae* et *Eunummulariae* de la section *Nummularia* (sous-genre *2. Lysimachia*), on assiste à la formation d'une ceinture équatoriale parfaite qu'il est impossible de distinguer

avec certitude des endoapertures. Une telle ceinture s'observe aussi, de façon sporadique, dans le sous-genre *7. Sandwicensia,* où toutes les espèces, surtout le *L. hillebrandii,* ont une tendance très nette à former des ceintures équatoriales partielles.

La ceinture équatoriale du sous-genre *6. Nullicaulis* est d'une tout autre nature. Son existence ne semble pas due à une conjonction des apex d'endoapertures sur les mésocolpiums, où elle est très nettement délimitée. Cette ceinture étrange semble marquer une étape importante dans l'évolution du pollen du genre *Lysimachia.*

Enfin, il ne nous semble pas inutile de poser ici le problème de l'évolution de la vue polaire du pollen. Le genre *Lysimachia* présente généralement un pollen à équateur circulaire (Huynh 1970b: fig. 22a, 23a, 24a, 26 et 28). C'est seulement chez les sous-genres *3. Seleucia* et *6. Nullicaulis* que le pollen a un équateur triangulaire (Huynh 1970b: fig. 32a et 30). Le caractère isolé du pollen à équateur triangulaire dans l'ensemble du genre *Lysimachia* est incontestable. De plus, le sous-genre *3. Seleucia* est regardé par certains taxonomistes comme "one of the latest branches of the genus" (Handel-Mazzetti 1928: 54) et la position très "évoluée" du sous-genre *6. Nullicaulis* est hors de doute. Cela semble indiquer que le pollen à équateur triangulaire dans le genre *Lysimachia* est dérivé du pollen à équateur circulaire.

c) *Evaluation du degré d'évolution des différentes subdivisions du genre Lysimachia d'après les indices évolutifs du pollen*

Prenons d'abord le sous-genre *1. Idiophyton (L. insignis).* Les très faibles dimensions de son pollen ainsi que les mailles très petites, presque invisibles, de son réticulum indiquent que son degré d'évolution est parmi les plus bas. Néanmoins, la présence d'une aperturation intégrale (pollen pantocolporé) fait de ce pollen un type dérivé et montre que l'espèce s'est écartée assez notablement de la souche primitive du genre. Cette conclusion, éventuellement contestable (cf. p. 290), s'accorde avec les données morphologiques. En effet, le *L. insignis* est une des rares espèces de son genre qui a un appareil végétatif fortement réduit.

La première section (sect. *Apodanthera*) du sous-genre *2. Lysimachia,* représente, avec le sous-genre *1. Idiophyton,* le groupe le plus "primitif" du genre. Le réticulum de son pollen montre des mailles très petites, comme le premier sous-genre. De plus, les grains de pollen sont aussi de faibles dimensions, en particulier chez les *L. foenum-graecum, capillipes* et *sikokiana* qui ont, avec le *L. alpestris* (sous-genre *6. Nullicaulis*), les grains de pollen les plus petits du genre. Donc, pour la section *Apodanthera* comme pour le sous-genre *1. Idiophyton,* les données palynologiques confirment le degré d'évolution qu'on a postulé sur les bases de la macromorphologie. Néanmoins, la présence, chez le *L. foenum-graecum,* d'endoapertures très longues, dont les apex se touchent presque, sur la zone médiane des mésocolpiums, indique que cette espèce s'est écartée assez notablement de la souche primitive du genre.

Le pollen du sous-genre *3. Seleucia* présente aussi des caractères très primitifs. En effet, il a des dimensions réduites. Son réticulum est formé de mailles très petites comme celui de la section *Apodanthera* et du sous-genre *1. Idiophyton.* De plus, ses endoapertures sont très faiblement différenciées, étant à peine visibles: par ce caractère, considéré isolément, le sous-genre *3. Seleucia* apparaît comme le

groupe le plus "primitif" du genre *Lysimachia.* Son seul trait "évolué" semble être l'équateur triangulaire de son pollen (Huynh 1970b: fig. 32). Cette particularité qu'il ne partage qu'avec l'unique espèce du sous-genre *6. Nullicaulis,* le détache notablement de l'ensemble du genre. En somme, le pollen de ce sous-genre peut être considéré comme un des plus "primitifs". A ce point de vue, les données polliniques confirment l'opinion de Knuth (1905: 276). Il est donc certain que la position que nous assignons à ce groupe dans notre système est un peu trop avancée. Cependant, comme l'a laissé entendre Knuth (l. c.), il est difficile de l'insérer de façon appropriée dans l'ensemble du genre *Lysimachia.* Si on se base uniquement sur les données palynologiques, il paraît évident qu'il a sa place immédiatement après la section *Apodanthera* du sous-genre *2. Lysimachia,* soit à peu près à un même niveau que la section *Lerouxia.* Ainsi, bien que nous ne soyons pas d'accord avec Handel-Mazzetti qui fait du sous-genre *3. Seleucia* (groupe *Steironema*) une simple sous-section du sous-genre *2. Lysimachia,* nous sommes néanmoins convaincu que le niveau évolutif qu'il lui a assigné au sein du genre *Lysimachia* en le plaçant à la suite de la section *Lerouxia* n'est pas loin du juste.

Dans les autres groupes du sous-genre *2. Lysimachia* (ceux qui font suite à la section *Apodanthera*) ainsi que dans les sous-genres *4. Palladia* et *5. Naumburgia,* les dimensions du pollen, la taille des mailles du réticulum et l'épaisseur de l'exine augmentent. Cette tendance indique un degré d'évolution plus élevé que pour les groupes précédents. Il est difficile d'en définir avec certitude, sur la base des seules données polliniques, la hiérarchie évolutive. Néanmoins le groupe formé par les deux sous-sections *Phyllocephalae* et *Eunummulariae* de la section *Nummularia* (sous-genre *2. Lysimachia*) paraît occuper une position particulière, étant le seul dont le pollen possède, de façon constante, une ceinture équatoriale parfaite.

Le sous-genre *6. Nullicaulis (L. alpestris),* par ses caractères macroscopiques, est certainement un des rares groupes "très évolués" du genre *Lysimachia:* corolle urcéolée (cf. Handel-Mazzetti 1928: 121), appareil végétatif réduit à l'extrême, l'espèce en question étant la seule plante acaule du genre, etc. Sur le plan pollinique, ce sous-genre apparaît au premier abord comme un groupe "peu évolué". En effet, son pollen est l'un des plus petits de tout le genre; de plus, son réticulum est formé de mailles très petites, presques invisibles. Ses seuls traits "évolués" sont l'équateur triangulaire (Huynh 1970b: fig. 30) et la formation constante d'une ceinture équatoriale parfaite, très nettement distincte des endoapertures qu'elle relie ce qui est très important: (cf. p. 292). L'équateur triangulaire constitue l'apanage d'un petit nombre d'espèces: la présente et celles du sous-genre *3. Seleucia* (voir ci-dessus). Quant à la ceinture équatoriale parfaite nettement distincte des endoapertures, elle ne s'observe que chez le *L. alpestris.* Ces deux caractères particuliers éloignent très notablement l'espèce de la souche primitive du genre *Lysimachia* ainsi que du gros de ses espèces et permet de justifier le degré évolutif élevé dévolu au sous-genre *6. Nullicaulis* au sein de ce genre.

Quant au sous-genre *7. Sandwicensia,* il clôt le système de Knuth (1905) comme celui de Handel-Mazzetti (1928). Cette position semble indiquer que ces deux auteurs le considèrent comme un des groupes les plus "évolués". Sur le plan pollinique, le sous-genre *7. Sandwicensia* a sans doute le degré d'évolution le plus élevé de tout le genre. D'abord c'est le seul groupe où le pollen normal est 4-colporé, donc incontestablement, dérivé, le pollen ancestral direct du genre *Lysimachia* étant 3-colporé (cf. p. 289). En outre, le pollen de ce groupe est de loin le plus grand dans tout

le genre, et recouvert de mailles très réduites. Ces deux caractères conjugués ont pour conséquence la multiplication des mailles du réticulum. Enfin on observe, chez certaines espèces, la formation fréquente d'une ceinture équatoriale parfaite. Tous ces caractères évolués du pollen du sous-genre *7. Sandwicensia* indiquent à leur tour que ce groupe est peut-être le plus "évolué" du genre. Toutefois, si on considérait exclusivement son appareil végétatif, il apparaîtrait comme le plus "primitif", étant le seul à avoir un port frutescent.

Conclusion

Le genre *Lysimachia* peut être considéré comme un exemple typique de ce phénomène complexe et omniprésent qu'est l'hétérochronie-hétérobathmie. Ce phénomène n'affecte pas seulement plusieurs organes différents, mais aussi différents caractères d'un même organe, du pollen par exemple, ce qui rend difficile toute tentative d'appréciation de son degré d'évolution. Les cas, entre autres, des sous-genres *7. Sandwicensia* et *6. Nullicaulis* le prouvent clairement.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bigelow, J. (1824) *A collection of plants of Boston and its vicinity...* Ed. 2. Boston.

Channell, R. B. & C. E. Wood (1959) The genera of the Primulales of the Southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 40: 268-288.

Darlington, C. D. & A. P. Wylie (1955) *Chromosome atlas of Flowering plants.* London.

Duby, J. (1824) Primulaceae. In A.-P. de Candolle, *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis,* 8: 33-74. Paris.

Fernald, M. L. (1950) *A. Gray's Manual of botany.* Ed. 8. New York.

Gleason, H. A. & A. Cronquist (1963) *Manual of vascular plants of Northeastern United States and adjacent Canada.* New York.

Handel-Mazzetti, H. (1928) A revision of the Chinese species of Lysimachia, with a new system of the whole genus. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 16: 51-122.

Hara, H. & S. Kurosawa (1958) Differenciation within Anemone hepatica L. of Japan. *J. Jap. Bot.* 33: 265-274.

Heller, A. A. (1897) Observations on the ferns and flowering plants of the Hawaiian Islands. *Minnesota Bot. Stud.* 1: 760-922.

Huynh, K.-L. (1967) Caryosystématique dans le genre Tropaeolum L.: T. cochabambae Buch., T. pubescens HBK. et T. tricolor Sweet. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 77: 309-313.

– (1968a) Etude de la morphologie du pollen du genre Utricularia L. *Pollen & Spores* 10: 11-55.

– (1968b) Morphologie du pollen des Tropaeolacées. *Grana Palynol.* 8: 88-184.

Huynh, K.-L. (1968c) Morphologie du pollen des Balsaminacées. *Grana Palynol.* 8: 277-516.

– (1969a) Etude du pollen des Oxalidaceae. *Bot. Jahrb. Syst.* 89: 272-334.

– (1969b) Le pollen et la systématique du genre Pulsatilla. *Bot. Jahrb. Syst.* 89: 584-607.

– (1970a) Le pollen du genre Anemone et du genre Hepatica (Ranunculaceae) et leur taxonomie. *Pollen & Spores* 12: 329-364.

– (1970b) Le pollen et la systématique chez le genre Lysimachia (Primulaceae), I. *Candollea* 25: 267-296.

Knuth, R. (1905) Lysimachia (Tourn.) L. In A. Engler, *Das Pflanzenreich 22* = IV. 237): 256-313. Leipzig.

Kuprianova, L. (1966) A tentative code of the ancient and derivative characters of pollen grains of Angiosperms. *Palaeobotanist* 15: 35-37.

– (1967) Apertures of pollen grains and their evolution in Angiosperms. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 3: 73-80.

– (1969) On the evolutionary levels in the morphology of pollen grains and spores. *Pollen & Spores* 11:333-351.

Marie-Victorin, (1964) *Flore Laurentienne,* Ed. 2. Montréal.

Melchior, H. (1964) Reihe Primulales. In A. Engler's *Syllabus der Pflanzenfamilien.* Vol. 2. Ed. 12. Berlin.

Ockendon, D. J. (1968) Biosystematic studies in the Linum perenne group. *New Phytol.* 67: 787-813.

Pax, F. (1889) Primulaceae. In A. Engler & K. Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien.* 4/1: 98-116. Leipzig.

– & R. Knuth (1905) Primulaceae. In A. Engler, *Das Pflanzenreich* 22 (= IV. 237). Leipzig.

Scoggan, H. J. (1950) The flora of Bic and the Gaspe Peninsula, Québec. *Natl. Mus. Canada Bull.* 115.

Spanowsky, W. (1962) Die Bedeutung der Pollenmorphologie für die Taxonomie der Primulaceae-Primuloideae. *Feddes Repert.* 65: 149-214.

Sparre, B. (1968) Preliminary report on the taxonomy of the Tropaeolaceae. In Huynh 1968 *Grana Palynol.* 8: 97-114.

Takhtajan, A. (1959) *Die Evolution der Angiospermen.* Jena.

– (1968) Classification and phylogeny, with special reference to the flowering plants. *Proc. linn. Soc. London.* 179: 221-227.

Van Campo, M. (1962) Remarques diverses concernant les apertures des pollens et des spores. *Pollen & Spores* 4: 386.

– (1966) Pollen et phylogénie. Les bréviaxes. *Pollen & Spores* 8: 57-73.

CORRIGENDA

In Huynh 1970b: 289, 4e ligne à partir du bas: au lieu de "...et chez le *L. insignis*", lire "...et chez le *L. alpestris*".

Adresse de l'auteur: Institut de Botanique de l'Université, case postale 2, CH-2000 Neuchâtel 7.