

# Contribution à l'étude des Cynoglossées (Boraginacées) : *Pardoglossum*, genre nouveau du Bassin méditerranéen occidental

Autor(en): **Barbier, E. / Mathez, J.**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **28 (1973)**

Heft 2

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-880169>

## **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.

**Contribution à l'étude des Cynoglossées (Boraginacées):  
Pardoglossum, genre nouveau du Bassin méditerranéen occidental**

E. BARBIER & J. MATHEZ

RÉSUMÉ

Les auteurs montrent les difficultés de systématique et de nomenclature qui existent au sein de la tribu des Cynoglossées, et plus particulièrement dans les genres *Cynoglossum* et *Solenanthus*. Après une partie historique, ils étudient différents caractères palynologiques, morphologiques et anatomiques, sur lesquels ils se basent pour créer le genre nouveau: *Pardoglossum*, comportant 5 espèces.

SUMMARY

The authors stress the difficulties in systematics and nomenclature existing in the tribe *Cynoglosseae* and particularly in the case of the genera *Cynoglossum* and *Solenanthus*. Following on a historical survey, the authors study various palynological, morphological, and anatomical criteria allowing them to create a new genus, *Pardoglossum* composed of five species.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Autoren weisen auf die Schwierigkeiten in der Systematik und Nomenklatur der Tribus *Cynoglosseae*, besonders in den Gattungen *Cynoglossum* und *Solenanthus* hin. Nach einem historischen Teils untersuchen die Autoren die verschiedenen palynologischen, morphologischen und anatomischen Merkmale dieser Taxa. Auf Grund dieser Untersuchungen wird die neue Gattung *Pardoglossum*, die 5 Arten umfasst aufgestellt.

En Afrique du Nord, la tribu des Cynoglossées (*Cynoglosseae* DC. emend. A. Brand, 1921) est représentée, d'après les flores régionales les plus récentes (Sauvage & Vindt 1954; Quézel & Santa 1963), par cinq genres: *Trichodesma* R. Br.,<sup>1</sup> *Omphalodesma* R. Br., *Trichodesmia* R. Br., *Trichodesmia* R. Br. et *Trichodesmia* R. Br.

---

<sup>1</sup>En fait, le genre *Trichodesma*, ainsi que les genres *Caccinia* Savi et *Suchtelenia* Kar. ex Meisner, ont été extraits des Cynoglossées pour constituer la tribu des *Trichodesmeae* Zak., 1941 (cf. Popov 1953 et Riedl 1967).

*lodes* Moench, *Rindera* Pallas, *Solenanthus* Ledeb. et *Cynoglossum* Tourn. ex L. Les 8 espèces nord-africaines de ces deux derniers genres se distinguent aisément des *Trichodesma*, des *Omphalodes* et des *Rindera* par leurs nucules abondamment pourvues d'appendice pluricellulaire glochidiés et dépourvues d'ailes, les connectifs de leurs étamines dépourvus de prolongements torsadés. Par contre, la nomenclature de plusieurs espèces de *Cynoglossum* et de *Solenanthus* reste hésitante, les auteurs les plaçant tantôt dans un genre, tantôt dans un autre. Ceci n'a rien de surprenant: la délimitation des genres de Cynoglossées — et de la tribu elle-même — doit tenir compte d'une grande richesse de caractères morphologiques, parmi lesquels il est bien malaisé de discerner les plus significatifs de l'évolution du groupe, c'est-à-dire ceux qu'il conviendrait d'utiliser comme critères d'une classification naturelle. Afin de ne pas anticiper sur les conclusions nomenclaturales de cet article, nous désignerons ces 8 espèces de *Cynoglossum* et de *Solenanthus* à l'aide des binômes classiques utilisés dans les flores citées plus haut: *Cynoglossum cheirifolium* L., *C. clandestinum* Desf., *C. creticum* Mill., *C. Dioscoridis* Vill., *C. Watterii* (Batt. & Maire) Br.-Bl. & Maire, *Solenanthus atlanticus* Pitard, *S. lanatus* (L.) A. DC., et *S. tubiflorus* Murbeck.<sup>1</sup>

Procédant au recensement systématique des pollens de Boraginacées du Maroc, l'un de nous (E. B.) devait constater que les 3 espèces de *Solenanthus* et 2 espèces de *Cynoglossum* possédaient un même type de pollen, bien caractérisé et nettement distinct de celui des 3 autres espèces de *Cynoglossum* existant en Afrique du Nord. Initialement, notre intention était d'exploiter cette observation à seule fin de préciser la nomenclature du groupe d'espèces en question et d'en élaborer une clé pratique de détermination. Cependant, de proche en proche, nous devons conclure à l'existence d'un genre nouveau et réaliser de nouvelles observations qui nous incitaient fortement à remettre en question le découpage générique de la tribu des Cynoglossées, en débordant largement le cadre systématique et géographique de départ. Cette entreprise eût exigé infiniment plus de matériel végétal — et de temps — que nous n'en disposions, ainsi que la mise en œuvre d'autres disciplines telles que la caryosystématique.

Aussi sommes-nous convaincus, en présentant nos résultats, du grand nombre de problèmes qui restent à résoudre dans l'ensemble de la tribu des Cynoglossées; nous sommes par conséquent conscients des limites, voire de la fragilité, des conclusions que nous tirons d'une étude trop limitée dans son extension comme dans ses moyens.

### Une nomenclature hésitante: des genres difficiles à délimiter

Parmi les 8 espèces qui nous préoccupent, 4 n'ont jamais été déplacées du genre *Cynoglossum* depuis leur création: ce sont *C. cheirifolium*, *C. creticum*, *C. clandestinum* et *C. Dioscoridis*, espèces qui par ailleurs existent toutes en Europe. Les 4

<sup>1</sup>Dans la suite de cette note, les noms d'auteurs des taxons ne seront mentionnés que lorsqu'ils sont indispensables à la compréhension; on les trouvera en annexe dans la liste des espèces citées.

autres, endémiques d'Afrique du Nord, ont subi un certain nombre de transferts dont l'historique n'est pas inutile: elle nous montre en effet combien est relative la valeur des critères morphologiques utilisés pour définir différents genres de Cynoglossées.

Dans le tome 10 du "Prodrome" d'A. P. de Candolle, complété et publié en 1846 par A. L. P. P. de Candolle, la plante d'Algérie connue sous le nom d'*Anchusa lanata* L. est extraite du genre *Anchusa* pour être transférée dans la sous-tribu des Cynoglossées sous le nom de *Solenanthus lanatus* (L.) DC. Tout en reconnaissant l'analogie d'aspect de cette espèce avec le *Cynoglossum cheirifolium*, de Candolle tient compte de ses anthères plus ou moins saillantes pour l'incorporer au genre *Solenanthus*. En fait, sous le nom de *S. lanatus*, de Candolle comprend non seulement l'*Anchusa lanata* L., qui en est le type nomenclatural, mais une plante de Tunisie décrite et identifiée sous ce même nom par Desfontaines (1798: 158); constatant que cette dernière est spécifiquement bien distincte de la plante algérienne de Linné, Murbeck crée pour elle en 1898 le nom de *S. tubiflorus*. Bien que les anthères du *S. tubiflorus* ne soient jamais vraiment exsertes, il ne remet pas en question son appartenance générique, signalant en outre chez le *S. lanatus* l'existence de formes subféminines dont les anthères sont à peine exsertes de la corolle.

Les descriptions du *Solenanthus atlanticus* Pitard (1918)<sup>1</sup> et du *S. Watieri* Batt. & Maire (1921) viennent compléter la liste des espèces nord-africaines du groupe. Si la plante de Pitard possède des étamines nettement saillantes qui la rapprochent incontestablement du *S. lanatus*, les anthères du *S. Watieri* sont à peine plus exsertes que celles du *S. tubiflorus*. Battandier & Maire font remarquer par ailleurs que l'insertion très élevée des étamines dans la corolle rapproche leur plante du genre *Lindelofia* Lehmann. Dès 1922, ayant pu étudier un matériel plus abondant et fructifié, Braun-Blanquet & Maire déplacent le *S. Watieri* dans le genre *Cynoglossum*: il est manifestement très proche du *C. cheirifolium*, tant par ses fruits que par ses inflorescences pourvues de bractées. Toutefois, l'année précédente est celle de la publication, dans le "Pflanzenreich", de l'importante monographie de Brand (1921) sur les Cynoglossées, revenues à leur statut initial de tribu. Ignorant le *Solenanthus Watieri*, découvert la même année, ainsi que le *S. atlanticus*, publié de façon probablement trop confidentielle, Brand déplace les deux autres *Solenanthus* dans le genre *Lindelofia*. Le caractère théorique permettant de distinguer les *Lindelofia* des *Cynoglossum* et des *Solenanthus* (l.c.: 18-19) semble bien mince: chez les *Lindelofia*, les nucules seraient contiguës dans la fleur, alors qu'elles seraient nettement séparées dès le bouton chez les deux autres genres. Quant à la clé pratique (l.c.: 17), elle attribue aux *Lindelofia* des anthères totalement exsertes du tube de la corolle, linéaires, sagittées, et des étamines dépassant à peine la corolle: caractères plus ou moins contradictoires et s'appliquant très mal aux *Lindelofia lanata* et *tubiflora*...

<sup>1</sup>La "Contribution à l'étude de la flore du Maroc" de Pitard paraît pour la première fois sous forme d'un texte holographe multiplié mécaniquement de façon indélébile à Tours en 1918. Ce mode de publication est autorisé par le Code de nomenclature; toutefois, la publication de 1918 ne peut être considérée à coup sûr comme effective, car il semble bien qu'elle ait été diffusée de façon relativement discrète, et probablement en un nombre d'exemplaires restreint, mais difficile à préciser. Après la mort de Pitard en 1927, le texte fut imprimé à Gap en 1931; jusqu'à cette date, qui devrait sans doute être considérée comme celle de la publication effective, la "Contribution" de Pitard fut ignorée par nombre d'auteurs.

I. M. Johnston, à qui l'on doit une quantité de remarquables travaux sur les Boraginacées, s'est efforcé (1924) de préciser les rapports de parenté entre les Boraginoïdées du Vieux Monde. Sélectionnant rigoureusement les caractères morphologiques qui lui semblent les plus expressifs de la phylogénie probable de cette sous-famille, il délimite avec beaucoup de clarté tribus et genres. Il émet les réserves nécessaires sur les critères énoncés par Brand, et propose d'incorporer au genre *Cynoglossum* les genres *Solenanthus*, *Lindelofia*, ainsi que plusieurs genres voisins (*Anchusopsis* Bisch., *Trachelanthus* Kunze, *Kuschakewiczia* Regel & Smirnow, *Adelocaryum* Brand). A notre connaissance, seul Britton (1951) appuiera l'opinion de Johnston à l'aide de quelques arguments caryologiques; notons au passage qu'aucune de nos 8 espèces n'a été étudiée par cet auteur. La grande majorité des combinaisons nouvelles rendues nécessaires par le regroupement de Johnston n'a jamais été publiée. Pas plus que celles de Brand, les conceptions de Johnston ne furent appliquées dans les publications ultérieures concernant la flore d'Afrique du Nord: Jahandiez & Maire (1934), Sauvage & Vindt (1954), Quézel & Santa (1963) persistent à répartir les 8 espèces en 5 *Cynoglossum* et 3 *Solenanthus*, sans justification explicite. Une seule observation sera opposée à la conception de Brand par R. de Litardière (1942): la structure des noyaux quiescents de *Solenanthus lanatus* le rapproche plus de *S. apenninus* que de *Lindelofia longiflora*; mais cet auteur retrouve la même structure chez le seul *Cynoglossum* étudié, *C. germanicum*.

C'est assez paradoxalement dans les Boraginacées de la "Flore d'U.R.S.S." (1953) que l'on trouve une dernière remarque critique de M. Popov sur l'appartenance générique des espèces litigieuses d'Afrique du Nord: traitant des genres *Lindelofia* et *Solenanthus*, Popov signale incidemment que le *S. lanatus* a été placé à tort par Brand dans les *Lindelofia*, et mériterait à son avis de constituer le genre distinct "*Turbinaria* M. Pop." (l.c.: 626 et 649). Ni la diagnose latine, ni même les caractères distinctifs de ce nouveau genre ne sont donnés dans la "Flore d'U.R.S.S." Le nom de *Turbinaria* ne semble pas non plus avoir été repris dans des publications ultérieures; il s'agit donc sans doute d'un "nomen nudum", qui se trouve en outre être un homonyme postérieur du genre *Turbinaria* Lamouroux 1825 (Algues Phéophycées) et ne saurait donc être utilisé pour désigner un nouveau genre de Boraginacées.

En dépit de son insuccès, il faut reconnaître que l'argumentation de Johnston (l.c.: 71) est des plus convaincantes: alors que les critères de Brand sont en pratique inutilisables, et probablement sans signification phylogénique particulière, on peut trouver tous les intermédiaires entre étamines très saillantes et étamines totalement incluses chez les différentes espèces attribuées aux genres *Cynoglossum*, *Solenanthus* et *Lindelofia*. Précisons en outre que ce caractère des étamines est susceptible de variations au sein d'une même espèce, soit en fonction de l'état phénologique (*C. Watieri*), soit en raison de l'existence de formes subféminines (*S. lanatus* et *S. tubiflorus* d'après Murbeck 1898, 1905 et 1923); le *C. cheirifolium* lui-même, bien qu'il n'ait jamais été déplacé du genre *Cynoglossum*, présente parfois des individus à anthères légèrement saillantes (Sauvage & Vindt 1954: 84) qui assurent le passage au *C. Watieri*, initialement décrit dans le genre *Solenanthus*... Plusieurs auteurs de flores régionales (Popov 1953; Riedl 1967) sont d'ailleurs amenés à distinguer les genres *Cynoglossum*, *Solenanthus*, *Lindelofia* et autres sur la base de critères morphologiques nouveaux et différents de ceux de Brand, ce qui les conduit à réviser la répartition d'un certain nombre d'espèces entre ces genres.

A défaut d'autres arguments, le regroupement de toutes nos espèces au sein d'un unique genre *Cynoglossum* semblait pratique, sinon logique, et aurait mérité d'être

pris en considération. Alors que de nombreuses publications ultérieures ont amené Johnston à faire un large usage des caractères de pollens dans l'étude d'autres tribus (Lithospermées en particulier), il est curieux de constater qu'il n'a jamais appliqué ce critère à celle des Cynoglossées. L'existence de deux types de pollens bien distincts parmi nos plantes d'Afrique du Nord nous interdit d'admettre sans hésitation sa conception large du genre *Cynoglossum*.

### Les principaux types de pollens des Cynoglossées; mise en évidence d'un type nouveau et original

A notre connaissance, seuls Tarnavski & Radulescu (1960) ont décrit de façon systématique les pollens des quelques Cynoglossées appartenant aux espèces roumaines des genres *Cynoglossum*, *Omphalodes* et *Rindera* et du genre *Caccinia*, actuellement classé dans les Trichodesmées. Pour notre part, nous nous sommes efforcés de nous procurer auprès de différents herbiers (RAB et MPU en particulier) et par des récoltes personnelles des échantillons — au moins des fleurs — du plus grand nombre possible d'espèces des genres *Cynoglossum*, *Solenanthus* et *Lindelofia*, en particulier leurs espèces-types (ou présumées telles: *Lindelofia*). En outre, nous avons cherché à nous procurer des représentants des autres genres de la tribu, soit en fonction de leur parenté systématique présumée avec les précédents, soit en fonction de leur répartition géographique (plantes du Bassin méditerranéen, d'Europe ou d'Asie occidentale). Nous avons enfin inclus dans l'étude des représentants des 3 genres de Trichodesmées précédemment rangés dans les Cynoglossées.

Il ne nous a pas été possible de vérifier l'identification d'une bonne partie du matériel prélevé au cours de brefs séjours dans des herbiers généraux; nous avons donc dû faire souvent confiance aux déterminations portées sur les étiquettes. Par la suite, nous avons éliminé les cas les plus douteux, en particulier lorsque la localité de récolte ne correspondait pas aux indications bibliographiques classiques, ou lorsqu'une synonymie trop confuse nous masquait l'identité réelle du taxon. Nous nous sommes enfin efforcés, sur une base strictement bibliographique, d'utiliser une nomenclature homogène; on trouvera en annexe la liste complète des espèces dont nous avons pu étudier le pollen. Compte tenu de la diversité des opinions concernant les limites des genres, la nomenclature retenue répond à des critères pratiques (il s'agit avant tout de désigner chaque espèce sans ambiguïté): elle doit évidemment être tenue pour provisoire et contestable; c'est pourquoi nous indiquons pour certaines espèces les synonymes qui nous semblent les plus importants. En ce qui concerne enfin la nomenclature infragénérique du genre *Cynoglossum*, elle est empruntée à H. Riedl (1962).

Les pollens des plantes fraîches ont été préparés selon la méthode adoptée en 1952 par la Commission internationale de botanique apicole de l'U.I.S.B.: la gélatine glycinée de montage est préparée d'après la méthode de Kaiser et colorée à différentes concentrations de fuchsine basique. Pour les plantes provenant des herbiers, récoltées souvent depuis plus de 80 ou 100 ans, et pour lesquelles nous ne disposons presque toujours que d'une seule fleur, la préparation des pollens était réalisée selon la technique suivante: la fleur est ramollie dans un courant de

vapeur d'eau bouillante pendant 4 à 5 minutes, puis une étamine est prélevée et écrasée dans la gélatine fondue; les pollens sont dispersés et les fragments les plus volumineux de l'étamine sont extraits. Ces préparations n'ont pas la qualité des précédentes, mais permettent l'étude des pollens dans des conditions souvent très satisfaisantes, sauf en ce qui concerne les mensurations qui restent influencées par l'état de conservation très variable des échantillons.

Tous les pollens observés se sont révélés isopolaires (sphériques à prolates), et à symétrie rayonnée d'ordre 3, ou 2 fois 3. Un certain nombre d'entre eux peuvent être regroupés en ensembles homogènes sur la base de caractères indiscutables: taille, forme et disposition d'ouvertures très visibles, forme générale des grains. D'autres espèces par contre présentent des ouvertures peu visibles ou même indiscernables au microscope optique compte tenu de la petite taille des grains et de la méthode de préparation utilisée. Il n'était pas possible dans ce cas d'utiliser des critères aussi rigoureusement objectifs pour différencier certains types de pollens, et il nous a fallu nous contenter parfois de la forme générale des pollens et de leurs dimensions: longueur de l'axe polaire P, rapport P/E de cette longueur au diamètre équatorial. Ces derniers critères appellent cependant d'importantes réserves.

- Un certain nombre de pollens sont bien caractérisés par une constriction équatoriale, facile à observer lorsqu'elle est prononcée; dans certains cas pourtant, la coupe optique méridienne révèle un contour à bords presque parallèles ou à peine concaves, et il est alors difficile d'affirmer objectivement l'existence d'une constriction. En outre, on peut présumer que la valeur discriminative de cette constriction dépend du mode de préparation utilisé: préparé avec notre méthode, le pollen de *Cynoglossum Dioscoridis* ne présente pas de constriction, alors que nous avons pu en observer une sur une préparation acétolysée.
- Outre les variations individuelles au sein d'une même espèce, on sait que les dimensions des grains de pollen évoluent en fonction de l'âge des préparations (Aytug 1960; Cushing 1961), et vraisemblablement aussi des conditions de conservation des échantillons lorsqu'il s'agit de matériel d'herbier parfois vieux de plus d'un siècle. Nous avons pu vérifier par nous-même que les dimensions varient dans des proportions assez considérables d'un échantillon à l'autre d'une même espèce (voir en particulier *Solenanthus circinatus*, fig. 3, n° 3; *Omphalodes linifolia*, fig. 1, n° 1).

Quatre grandes catégories de pollens ont été distinguées au sein de l'ensemble des espèces étudiées: nous les désignerons par la suite pour plus de commodité sous les noms de type A, type B, type C et type D; dans la clé générale de détermination de ces 4 types polliniques que nous proposons ici, nous nous sommes efforcés, pour les raisons qui précèdent, de ne pas utiliser comme critère le rapport P/E.

- 1a. Apertures (pores et/ou sillons) très visibles; pollen ne possédant ni ceinture ni constriction équatoriale, relativement volumineux (P supérieur ou égal à  $15 \mu$ ). . . . . 2
- 1b. Apertures (pores, sillons, ceinture équatoriale) plus ou moins visibles, parfois indiscernables; pollen pourvu soit d'une ceinture équatoriale, soit d'une constriction équatoriale (soit éventuellement d'une combinai-

- son de ces deux éléments), de taille généralement plus petites (P compris entre 7.5 et 16  $\mu$ ) . . . . . 3
- 2a. 3 sillons avec pseudopores (visibles sur les grains turgescents), pas de pores; P supérieur ou égal à 20  $\mu$  (pl. I, 1 et 2). . . . . type A
- 2b. 3 sillons alternant avec 3 pores volumineux et saillants qui sont parfois portés par des sillons plus ou moins elliptiques, très larges et très courts; P compris entre 15 et 17  $\mu$  (pl. IV) . . . . . type D
- 3a. Apertures bien visibles ou assez visibles, constituées par 6 sillons dont 3 portent un pore, et par une ceinture équatoriale déterminant avec les sillons des "croix" caractéristiques; pollens dépourvus de constriction équatoriale (ou exceptionnellement très légèrement étranglés à l'équateur); P/E compris entre 1 et 1.8(-2.0)  $\mu$  (pl. II et III). . . . . type B
- 3b. Apertures en général indiscernables, en particulier en raison de l'existence d'une constriction équatoriale plus ou moins prononcée qui les masque; P/E compris entre (1.6-)2.0 et 3.0  $\mu$  (pl. I, 3 à 10) . . . . type C

Alors que les types A et D sont très homogènes et caractéristiques, nous verrons plus loin qu'il est parfois délicat de rattacher certains pollens à l'un ou l'autre des types B et C.

#### *Pollens de type A*

Ces pollens se différencient très nettement de tous les autres par leur taille (P supérieur ou égal à 20  $\mu$ ), leur forme sphéroïdale, et leurs apertures constituées uniquement de sillons au nombre de 3. Nous n'avons trouvé des pollens de ce type que chez les espèces analysées des genres *Caccinia* et *Trichodesma*, c'est-à-dire dans la tribu des Trichodesmées à l'exclusion du genre *Suchtelenia*. Dans les 2 cas, la partie équatoriale des sillons présente un épaississement de la bordure qui, chez les grains turgescents, détermine un pseudopore particulièrement apparent chez les *Trichodesma* (fig. 1, n° 1).

#### *Pollens de type B*

Les pollens de ce type sont caractérisés par leur taille (P compris entre 8 et 16  $\mu$ ), leur forme générale prolata sphéroïdale à prolata (avec un rapport P/E compris entre 1 et 2, la forme de la coupe optique méridienne varie de l'ovale circulaire à l'ovale comprimé à côtés parallèles), et surtout leur système apertural complexe. Le grain est en effet hétérocolpé (tricolpé et tricolporé: 3 sillons sans pores alternent avec 3 sillons plus larges et moins longs portant chacun un pore allongé dans le sens de l'équateur). Les 6 sillons sont traversés au niveau de l'équateur par une "ceinture équatoriale", ouverture de même nature que les sillons eux-mêmes: les champs de croisement montrent en effet une continuité, et non une superposition, entre ceinture et sillons. La ceinture s'élargit au niveau des champs de croisement avec les sillons larges, de sorte que ces champs de croisement encadrent les pores. Ceinture et sillons déterminent des images extrêmement caractéristiques des pollens de ce



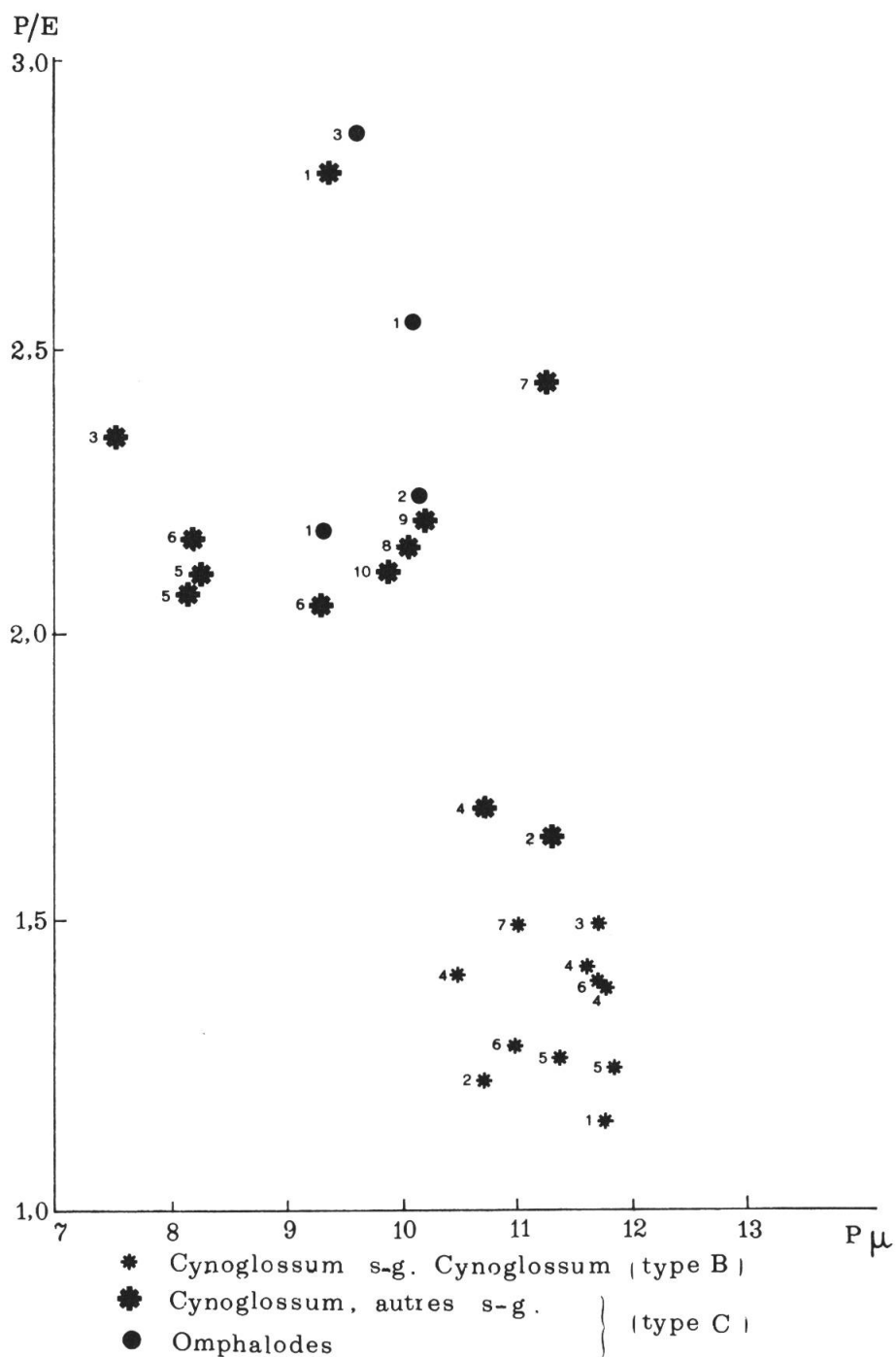


Fig. 1. — *Cynoglossum*, sous-genre *Cynoglossum*; 1, *C. clandestinum*; 2, *C. Columnae*; 3, *C. creticum*; 4, *C. Dioscoridis*; 5, *C. magellense*; 6, *C. officinale*; 7, *C. divaricatum*. *Cynoglossum*, autres sous-genres: 1, *C. amabile*; 2, *C. australe*; 3, *C. coelestinum*; 4, *C. coeruleum*; 5, *C. glochidiatum*; 6, *C. lanceolatum*; 7, *C. latifolium*; 8, *C. nervosum*; 9, *C. Rochelia*; 10, *C. zeylanicum*. *Omphalodes*: 1, *O. linifolia*; 2, *O. litoralis*; 3, *O. lusitanica*.

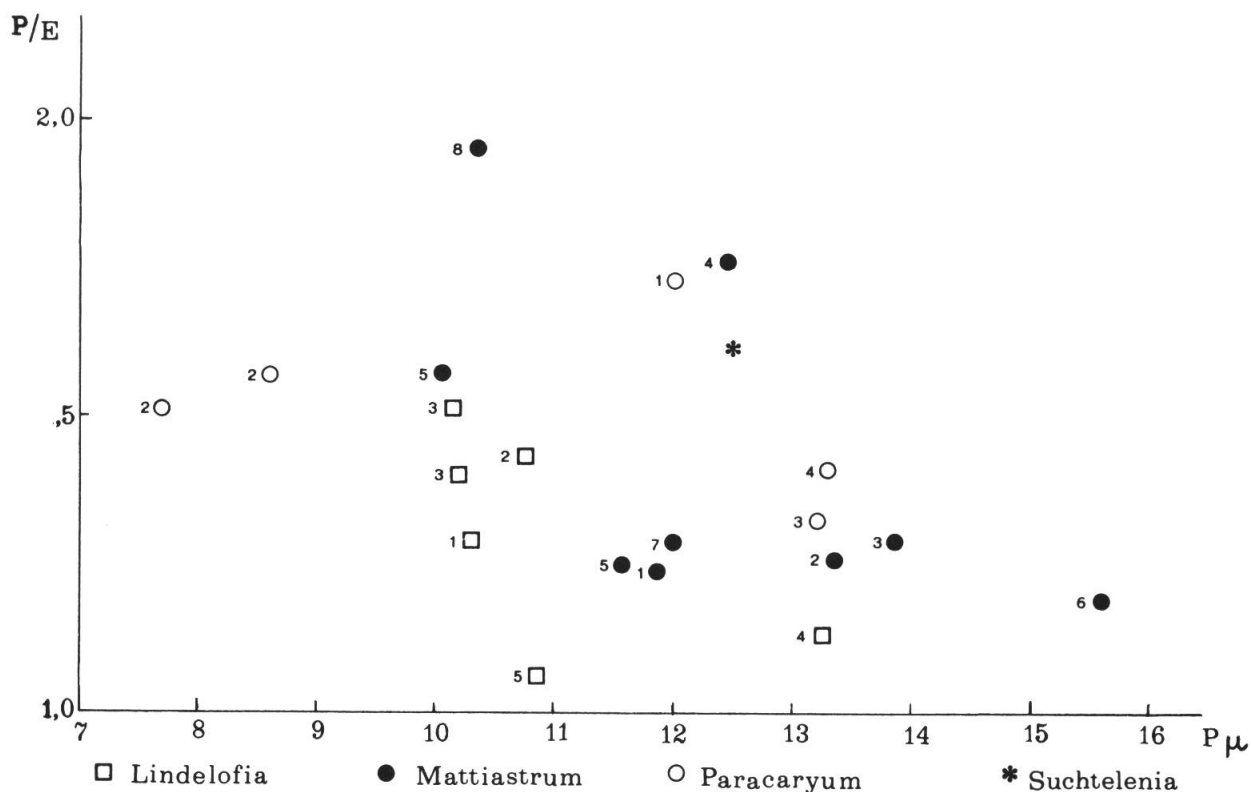


Fig. 2. — *Lindelofia*: 1, *L. cerinthoides*; 2, *L. longiflora*; 3, *L. anchusoides*; 4, *L. Olgae*; 5, *L. stylosa*.  
*Mattiastrum*: 1, *M. Aucheri*; 2, *M. calycinum*; 3, *M. corymbiforme*; 4, *M. cristatum*; 5, *M. lithospermifolium*; 6, *M. racemosum*; 7, *M. Straussii*; 8, *M. leptophyllum*.  
*Paracaryum*: 1, *P. hirsutum*; 2, *P. intermedium*; 3, *P. rugulosum*; 4, *P. undulatum*.  
*Suchtelenia*: *S. calycina*.

type (que l'on retrouve cependant chez d'autres tribus de Boraginacées d'après Tarnavski & Radulescu, l.c.), images que nous appelons "croix équatoriales". L'exine, lisse, semble relativement épaisse, et fixe assez bien la fuchsine, de sorte que les caractères des ouvertures sont relativement distincts dans une bonne partie des espèces étudiées. Toutefois, les ouvertures sont d'autant plus difficiles à observer que la taille des pollens est plus faible et qu'ils sont plus allongés; dans ce dernier cas en outre la coupe optique méridienne montre parfois une certaine tendance à la constriction équatoriale: cet ensemble de caractères traduit un passage au type C.

Les planches II et III illustrent la diversité des formes et des tailles des pollens que nous avons rencontrés dans ce groupe; nous n'avons cependant pas estimé possible de le subdiviser d'une façon qui ne soit ni arbitraire, ni subjective. Il nous a semblé plus intéressant de faciliter les comparaisons nécessaires à l'aide d'un diagramme bidimensionnel faisant intervenir en abscisse la taille, par l'intermédiaire de P, en ordonnée la forme, par l'intermédiaire de P/E. Afin d'éviter une surcharge de ce diagramme qui le rendrait illisible, nous avons répartis les pollens des différents genres entre les figures 1, 2 et 3; dans la mesure où la distinction entre les pollens de types B et C est parfois délicate, nous avons également représenté sur la figure 1 les pollens du type C. Précisons que les valeurs de P et de E utilisées pour construire

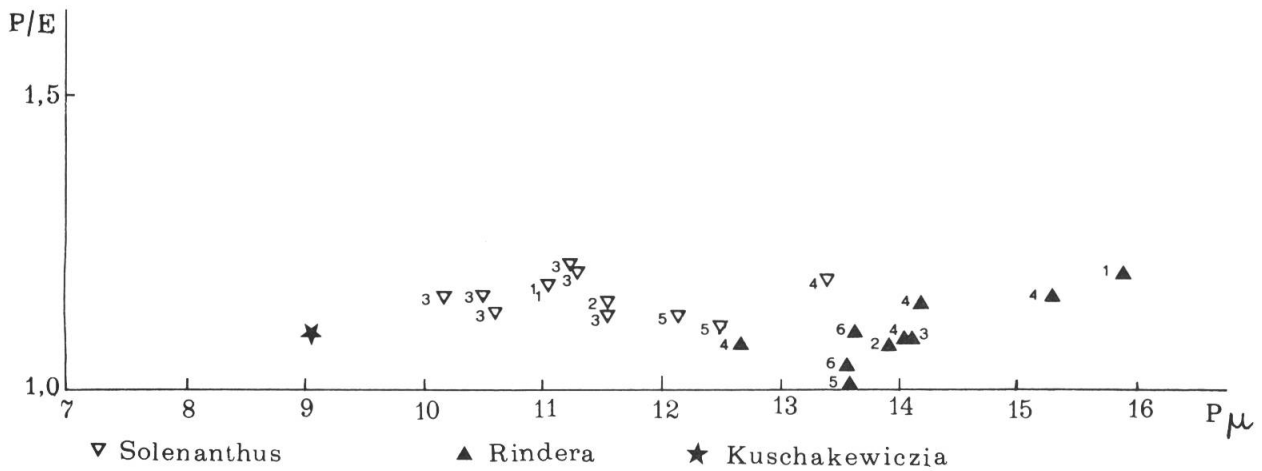


Fig. 3. — *Kuschakewiczia*: *K. turkestanica*.

*Rindera*: 1, *R. caespitosa*; 2, *R. cyclodonta*; 3, *R. graeca*; 4, *R. lanata*; 5, *R. tetraspis*; 6, *R. umbellata*.

*Solenanthus*: 1, *S. apenninus*; 2, *S. Bierbersteinii*; 3, *S. circinatus*; 4, *S. Reverchonii*; 5, *S. stamineus*.

ce diagramme sont la moyenne des mesures effectuées sur 5 grains d'un même échantillon.

Des pollens de type B ont été rencontrés chez tout ou partie des espèces étudiées appartenant à 8 genres: *Cynoglossum* subgen. *Cynoglossum* p.p. (7 espèces),<sup>1</sup> *Kuschakewiczia* (1 espèce), *Lindelofia* (5 espèces), *Mattiastrum* (8 espèces), *Paracaryum* (4 espèces), *Rindera* p.p. (6 espèces sur 7), *Solenanthus* p.p. (5 espèces), ainsi que chez le *Suchtelenia calycina*.

L'étude de la répartition des points représentatifs des différentes espèces d'un même genre sur les figures 1, 2 et 3 permet un certain nombre de constatations. Les meilleurs regroupements, traduisant la plus grande homogénéité pollinique, correspondent à 3 ensembles:

- *Rindera* p.p. (fig. 3), avec les rapports P/E les plus bas (1 à 1.2) et les tailles les plus grandes (P = 12.5 à 16 μ).
- *Solenanthus* p.p. (fig. 3) avec des rapports P/E également bas (1.1 à 1.2) et une taille plus faible (P = 10 à 13.5 μ).
- *Cynoglossum* subgen. *Cynoglossum* p.p. (fig. 1), avec un rapport P/E généralement plus élevé (1.1 à 1.5) et une taille analogue à celle des *Solenanthus* (P = 10.5 à 12 μ). Les aires représentatives de ces derniers ont d'ailleurs une large partie commune sur le diagramme.

<sup>1</sup>Nous avons dû éliminer la préparation du *C. virginianum*, qui présentait un pourcentage important (90%) de pollens avortés; par ailleurs, les pollens du *C. divaricatum* (unique espèce de la section *Foliata*), bien qu'en mauvais état, appartiennent certainement au groupe B.

Les espèces du genre *Lindelofia* (fig. 2) se répartissent sur le diagramme dans les mêmes zones que les *Solenanthus* et les *Cynoglossum* subgen. *Cynoglossum*. L'aire représentative des *Paracaryum* (fig. 2) est plus étalée (P/E compris entre 1.3 et 1.8, P entre 7.5 et 13.5  $\mu$ ), recouvrant une partie de celle des *Cynoglossum*. Quant au genre *Mattiastrum* (fig. 2), il apparaît comme le plus hétérogène sur ce plan, puisque son aire représentative couvre, au moins en partie, celle de tous les autres groupes; on trouve dans ce genre aussi bien les pollens les plus allongés du type B (P/E atteint 1.95) que parmi les plus volumineux. *Kuschakewiczia turkestanica* (fig. 3) enfin possède un pollen de *Solenanthus*, mais particulièrement petit, et *Suchtelenia calycina* (fig. 2) un pollen analogue à celui des *Cynoglossum* du sous-genre *Cynoglossum*, quoique plus allongé.

Aucun caractère vraiment rigoureux ne permettant de distinguer les pollens des types B et C, certaines préparations sont difficiles à classer. C'est ainsi que le *Cynoglossum coeruleum*, dont le pollen (pl. I, n° 7) évoque par sa forme le groupe B (en particulier l'espèce *C. Dioscoridis*), présente une coupe optique méridienne plus comprimée et même légèrement étranglée à l'équateur; les sillons, bien que visibles, sont plus étroits, et la ceinture ne peut être nettement distinguée d'un éclaircissement équatorial au niveau des pores. De même, le *C. australe* possède une tendance plus marquée à la constriction équatoriale, et se rattache d'autant plus facilement au type C que son système apertural est indistinct. Toutefois, il apparaît clairement sur le diagramme (fig. 1, gros astérisques n°s 2 et 4) que ces deux espèces rentreraient plus facilement dans les limites du type B que dans celles du type C; en définitive, nous avons préféré les rattacher toutes deux au type C pour deux raisons:

- nous avons exprimé plus haut les réserves nécessaires à l'encontre de la valeur discriminative du rapport P/E;
- ces deux espèces appartiennent, par leur morphologie (que nous n'avons cependant pu contrôler) et leur répartition géographique à des sous-genres dont tous les autres représentants présentent indiscutablement un pollen de type C à constriction équatoriale prononcée.

#### *Pollens de type C*

Le caractère le plus apparent de ces pollens (pl. I) est la constriction équatoriale, très prononcée chez la plupart des espèces, encore très nette chez d'autres (*Omphalodes litoralis*, *Cynoglossum Rochelia*), parfois seulement esquissée (*Cynoglossum australe*, *C. coeruleum*, déjà mentionnés). L'exine fixe très peu la fuchsine; les sillons sont en général peu marqués, difficiles à distinguer; quant à la ceinture équatoriale, si elle existe, elle se confond avec la constriction et sa présence ne peut être que supposée. Les pores sont toujours petits et peu visibles, et semblent en général isodiamétriques. Ces pollens mesurent entre 3 et 5  $\mu$  de diamètre à l'équateur: c'est dire que la limite des possibilités du microscope optique est largement atteinte lorsqu'il s'agit d'étudier leurs apertures. De taille très petite et nettement longiaxes (aux deux exceptions près déjà signalées, P/E est supérieur ou égal à 2), ces pollens rappellent étrangement par leur forme ceux qui ont été décrits chez certaines

espèces du genre *Myosotis* (Myosotidées), *M. alpestris* par exemple, ou du genre *Lappula* (Eritrichiées). Ce type de pollen a été rencontré:

- chez les 3 espèces étudiées du genre *Omphalodes*;
- chez toutes les espèces de *Cynoglossum* qui n'appartiennent pas au sous-genre *Cynoglossum*: sous-genres *Papilligerum* (1 espèce), *Paracynoglossum* (6 espèces) et *Eleutherostylum* (3 espèces).

Rappelons encore une fois cependant que nos préparations de *C. coeruleum* (sous-genre et section *Eleutherostylum*) et de *C. australe* (sous-genre et section *Paracynoglossum*) se distinguent par un rapport P/E particulièrement bas (1.6-1.7 environ) alors que toutes les autres espèces ont un rapport P/E supérieur ou égal à 2.

#### *Pollens de type D*

Ce type extrêmement bien caractérisé (pl. IV) n'a été rencontré que chez 6 espèces de Cynoglossées appartenant à 3 genres dont les autres espèces appartiennent pour la plupart au type B, plus rarement au type C (certains *Cynoglossum*): *Rindera gymnandra*, *Solenanthus atlanticus*, *S. lanatus*, *S. tubiflorus*, *Cynoglossum cheirifolium* et *C. Watieri*. Les pollens de ce type mesurent de 15 à 17  $\mu$  dans leur plus grande dimension (P); avec un rapport P/E voisin de 1, ils sont circulaires en coupe optique méridienne, à l'exception de celui du *C. cheirifolium* qui est ovale (pl. IV, n° 5, m) avec un rapport P/E de 1.2 environ. Le pollen longiaxe du *C. cheirifolium* se distingue donc nettement des pollens équiaxes des 5 autres espèces; il présente en outre en commun avec celui du *C. Watieri* quelques autres caractères de détails particuliers.

Dans tous les cas, 3 sillons étroits et longs à marges relevées et granuleuses alternent avec 3 pores saillants et larges; en coupe équatoriale, le contour est subtriangulaire, et plus précisément inter-subtriangulaire: les pores sont situés aux sommets du triangle, les sillons au milieu des côtés. Les pores sont larges (diamètre voisin de P/3), hémisphériques et saillants, couverts de granulations, de contour subcirculaire en vue équatoriale, sauf pour le *C. cheirifolium* chez qui le contour est largement elliptique, un peu allongé sur l'équateur. En outre, chez cette espèce et chez le *C. Watieri*, une observation plus attentive révèle que les pores sont portés par des plages elliptiques qui constituent des sillons très particuliers, très larges et très courts (pl. IV, n°s 4 et 5, p). Chez ces deux espèces existent donc 3 apertures colporées d'un type original: chaque pore est circonscrit par un sillon de contour largement elliptique (le grand axe de l'ellipse étant méridien), un peu plus allongé d'ailleurs chez le *C. Watieri* que chez le *C. cheirifolium*; alors que le contour des pores du *C. Watieri* est subcirculaire, celui du *C. cheirifolium* est également largement elliptique, mais avec un grand axe équatorial, donc perpendiculaire au grand axe du sillon. Chez le *C. cheirifolium*, les bords du sillon s'écartent donc plus nettement de ceux du pore en direction des pôles, de sorte que le sillon est plus apparent que chez le *C. Watieri*.

Les pores des 4 autres espèces apparaissent simples à l'observation microscopique; il n'est cependant pas exclu à priori qu'il s'agisse également d'apertures en fait plus complexes, colporées, mais chez lesquelles pore et sillon auraient des contours

parfaitement concentriques et superposés. De même que l'étude de la structure fine de toutes ces ouvertures, la vérification d'une telle hypothèse exigerait évidemment des moyens d'investigation beaucoup plus puissants que ceux dont nous disposons.<sup>1</sup> L'exine, toujours très finement réticulée, l'est plus encore chez les deux espèces de *Cynoglossum* ainsi que chez le *Rindera gymnandra*.

Le tableau 1 récapitule les différents caractères et en particulier les mensurations des 6 pollens de type D. La longueur des sillons simples n'est indiquée que pour le *C. cheirifolium*: chez les autres espèces, la sphéricité du pollen rend cette mesure irréalisable; nous lui avons alors substitué la mesure de la distance séparant les extrémités de ces sillons sur la plage polaire (en vue polaire). Réciproquement, cette dernière mesure est peu précise chez le *C. cheirifolium*, car chez ce grain longiaxe, les extrémités des sillons sont peu visibles en vue polaire.

### Conclusions

La première conclusion qui se dégage de cette analyse sommaire des pollens de Cynoglossées et de Trichodesmées est évidemment la grande originalité manifestée par les 6 espèces à pollen de type D; ce type de pollen ne semble jamais avoir été signalée chez les Cynoglossées ni d'ailleurs chez d'autres Boraginacées. Il se trouve par ailleurs que les 6 espèces en question sont localisées dans le Bassin méditerranéen occidental, et que 5 d'entre elles sont plus précisément endémiques d'Afrique du Nord. Il est tout à fait surprenant de trouver parmi elles le *Rindera gymnandra*: la morphologie de cette espèce l'éloigne indiscutablement des 5 autres, puisqu'elle est seule à posséder des nucules lisses ceinturées d'une aile membraneuse plane et large; à lui seul, ce caractère interdit de la confondre avec toute espèce des genres *Cynoglossum*, *Solenanthus* ou *Lindelofia*, et justifie sa place au sein du genre *Rindera*, ou à la rigueur dans les genres voisins *Mattiastrum* ou *Paracaryum* qui possèdent des fruits analogues. Le rapprochement auquel conduit l'étude du pollen du *Rindera gymnandra* est aussi inattendu que difficile à interpréter: nous en reportons la discussion à la fin de cette note. Quant aux 5 autres espèces à pollen de type D, et bien que nous n'ayons pas passé en revue toutes les espèces — ni même tous les genres — de Cynoglossées, il est logique de remettre en question leur subordination aux genres *Cynoglossum* et *Solenanthus*, ainsi qu'à tout autre genre de Cynoglossées; encore convient-il de revenir à l'étude morphologique de ces plantes: l'originalité dont elles font preuve par leurs pollens se retrouve-t-elle à d'autres niveaux, et avec la même homogénéité?

---

<sup>1</sup> Nous avons eu l'occasion d'examiner rapidement une préparation acétolysée de pollen du *C. cheirifolium* au laboratoire de notre collègue A. Pons (Faculté des sciences de Saint-Jérôme, Marseille). Le pore, qui reste saillant après traitement, se trouve donc constitué d'exine. La coupe optique de pollens non acétolysés semble montrer que le sillon est une exoaperture, alors que le pore serait une endoaperture, mais ceci mériterait d'être confirmé sur du matériel acétolysé. Enfin, le pollen acétolysé du *C. cheirifolium* présente dans la région équatoriale une zone d'aspect fibrilleux reliant entre elles les ouvertures, et évoquant par sa position la ceinture des pollens de type B. Cette zone est invisible sans acétolyse, de sorte que nous ignorons si elle existe chez les pollens de ce type autres que ceux du *C. cheirifolium*. L'étude détaillée de la structure des ouvertures des pollens de Cynoglossées, pour laquelle l'acétolyse semble indispensable, pourrait sans doute conduire à des comparaisons fort instructives.

	<i>Solenanthus lanatus</i> n° 813	<i>Solenanthus atlanticus</i> n° 1059	<i>Solenanthus tubiflorus</i> n° 1411	<i>Cynoglossum cheirifolium</i> n° 1062	<i>Cynoglossum Watieri</i> n° 1097	<i>Rindera gymnandra</i> n° 1614
P . . . . .	17.2	17.2	16.4	19.5	15.6	14.8
E . . . . .	17.2	17.2	16.4	16.4	15.6	14.8
P/E . . . . .	1.00	1.00	1.00	1.19	1.00	1.00
Pores p . . . . .	4.7	7.0	5.1	3.9	6.2	5.5
e . . . . .	4.7	7.0	5.1	5.5	6.2	5.5
Sillons portant les pores p . . . . .	—	—	—	8.6	9.4	—
e . . . . .	—	—	—	7.8	7.8	—
Sillons simples p . . . . .	?	?	?	12.5	?	?
e . . . . .	2.3	2.3	1.6	2.3	2.3	2.3
Distance entre les extrémités des sillons longs . . . . .	4.7	4.7	4.7	?	7.8	4.7
Réticulum de l'exine . . . . .	très fin	très fin	très fin	extrêmement fin	extrêmement fin	extrêmement fin

Tableau 1. — Mensurations ( $\mu$ ) des pollens de type D. Les symboles p et e désignent respectivement les longueurs mesurées le long d'un méridien (longueur polaire) et le long de l'équateur.

Nous nous proposons d'apporter des réponses à cette question dans les chapitres suivants. Auparavant, et dans la mesure où nous n'aurons pratiquement plus l'occasion d'y revenir, nous tirerons brièvement les conclusions qui peuvent être dégagées de ce tour d'horizon rapide des plantes à pollens de types A, B et C.

1. Le regroupement des genres *Caccinia* et *Trichodesma* dans une même tribu distincte des Cynoglossées trouve une confirmation dans nos observations. Toutefois, alors qu'il présente avec les précédents des affinités morphologiques indiscutables, le genre *Suchtelenia* possède un pollen de type B comme la plupart des Cynoglossées.

2. La distinction des types de pollens B et C, pour délicate qu'elle soit parfois, met en évidence une hétérogénéité importante au sein du genre *Cynoglossum*: alors que les espèces du sous-genre *Cynoglossum* partagent leur type de pollen avec 6 autres genres de Cynoglossées, celles des autres sous-genres ont le même type de pollen que les *Omphalodes*. Il ne nous a pas été possible de procéder par nous-mêmes à l'étude morphologique approfondie que suggère cette constatation. Toutefois, les données bibliographiques fournissent un certain nombre de faits intéressants.

a) La distinction des différents sous-genres de *Cynoglossum* fait intervenir en particulier le mode d'insertion et de déhiscence des nucules. Dans le sous-genre *Cynoglossum*, le gynobase pyramidal se prolonge au-dessus de l'insertion des nucules par une colonne portant le style; au moment de la chute des nucules, l'aréole cicatricielle de chacune d'entre elles entraîne une lamelle superficielle de cette colonne sous forme d'une arête arquée (pl. VII, n° 3); dans la plupart des descriptions, cette particularité est mentionnée par les auteurs à l'aide de l'expression un peu ambiguë de "nucules cohérentes avec le style" (nuculae cum stylo coherentes). Dans les sous-genres *Eleutherostylum* et *Paracynoglossum* au contraire, cette arête n'existe pas (nucules "indépendantes du style", nuculae a stylo liberae). Ce caractère ne peut être observé que sur des fruits parfaitement mûrs, ce qui n'est pas toujours le cas en herbier; aussi est-il mentionné de façon souvent contradictoire suivant les auteurs pour certaines espèces. Contrairement à Popov (1953), Riedl (1962) estime impossible d'en faire un critère de niveau générique. Ce caractère, aussi tenu et difficile à observer soit-il, et s'il est vraiment lié à une différence de pollens assez importante, permettrait pourtant à notre avis de regrouper dans un genre distinct du genre *Cynoglossum* les espèces à pollen de type C. Il conviendrait au préalable de réexaminer en particulier les *C. amabile* (pollen de type C, mais nucules réputées dépourvues d'arête), *C. australe* et *C. coeruleum* (nucules en principe dépourvues d'arêtes, mais dont le pollen pourrait être classé dans le type B).

b) Ce caractère de nucules nous semble d'autant plus important que, d'après nos observations et nos recherches bibliographiques, toutes les Cynoglossées à pollens de types B et D (sauf le *Kuschakewiczia*, distingué pour cette raison du genre *Solanthus*, qu'il conviendrait de vérifier) possèderaient des nucules à aréoles aristées, alors que les *Omphalodes* (pollen de type C) en sont dépourvues. Signalons enfin que l'aspect des fleurs des plantes à pollen de type C est assez distinct de celui des fleurs à pollen de types B ou D: il s'agit en effet en général de corolles rotacées à tube relativement court et limbe étalé évoquant celles des genres *Myosotis* (Myosotidées) ou *Eritrichium* (Eritrichiées) par exemple.



c) Par ailleurs, les plantes à pollens de types B et D s'étendent essentiellement sur le Bassin méditerranéen, l'Europe, et l'Asie occidentale tempérée (exceptions: le *C. virginianum*, du nord-est de l'Amérique, proche du *C. officinale*; le *C. divaricatum*, d'Extrême-Orient, constituant la section *Foliata*). Les *Cynoglossum* à pollen de type C ont une répartition distincte: régions tropicales ou subtropicales d'Asie (jusqu'à l'Afghanistan à l'ouest), de l'Océan Indien et de son pourtour (Australie, Îles de la Sonde, Inde, Madagascar, Afrique moyenne et méridionale), et de l'Amérique pacifique, des deux hémisphères. Quant aux *Omphalodes*, dont une seule espèce, l'*O. linifolia*, est signalée en Afrique du Nord (Algérie), leur répartition est assez curieuse et étendue: région méditerranéenne, Europe, Asie jusqu'en Chine et au Japon, Mexique.

d) Ces remarques sont trop fragmentaires pour que nous puissions en tirer des conclusions plus précises. Tout au moins incitent-elles à réexaminer plus attentivement la conception du genre *Cynoglossum*, et même de la tribu des Cynoglossées dans ses rapports avec les autres tribus de Boraginacées.

3. Parmi les Cynoglossées à pollens de type B, nos observations suggèrent que certains genres sont peut-être hétérogènes (*Lindelofia*, *Paracaryum* et surtout *Mattiastrum*). Nous n'avons pu trouver dans la littérature aucun caractère susceptible d'étayer un découpage différent de ces genres. Les 3 genres à nucules ailées (*Mattiastrum*, *Paracaryum* et *Rindera*) sont assez difficiles à délimiter les uns par rapport aux autres, comme le souligne à plusieurs reprises Popov (1953), qui réunit d'ailleurs à la suite de Johnston les *Mattiastrum* au genre *Paracaryum*. De même, la distinction entre les *Lindelofia* (incl. *Trachelanthus*), *Solenanthus* et les "vrais" *Cynoglossum* (sous-genre *Cynoglossum* à l'exclusion des espèces à pollens de type D est-elle peut-être artificielle, en partie tout au moins. Mais seule une étude palynologique et morphologique beaucoup plus approfondie, portant sur un bien plus grand nombre d'espèces, permettrait de se faire une opinion à ce sujet.

Il ne nous était pas possible, faute de matériel végétal et de moyens modernes d'investigations, de pousser plus loin l'analyse des problèmes qui viennent d'être soulevés; plus que des conclusions, même provisoires, ce sont donc des directions de recherches possibles que nous venons de livrer avec le bilan de nos observations concernant les pollens de type A, B et C. Nous disposions par contre d'un matériel plus abondant et plus facilement accessible avec les plantes à pollens de type D, ce qui nous a permis d'en approfondir l'étude, au moins sur le plan morphologique, et d'en tirer des conclusions plus précises sur le plan systématique.

### Recherche de nouveaux caractères morphologiques

La mise en évidence d'un type de pollen propre à 5 espèces<sup>1</sup> suggérait de rechercher d'autres caractères corrélativement répartis qui, confirmant cette

---

<sup>1</sup>Nous excluons ici le *Rindera gymnantra*, dont le cas très particulier sera discuté plus loin.

originalité, aideraient à préciser les affinités de ces espèces afin d'en déduire leur position systématique. La revue des avatars nomenclaturaux de plusieurs d'entre elles a montré avec évidence la faible valeur des caractères morphologiques utilisés jusqu'ici pour tenter de délimiter les genres. En particulier, parmi ceux-ci, les caractères relatifs à l'androcée doivent évidemment être abandonnés: il suffit pour s'en convaincre de rappeler que le *Cynoglossum cheirifolium*, malgré ses étamines toujours incluses (exceptionnellement à peine exsertes), possède un pollen de type D, alors que le *Solenanthus circinatus* par exemple possède simultanément des étamines longuement saillantes et un pollen de type B.

Par contre, à la lecture des clés pratiques de détermination des espèces proposées par plusieurs flores, notre attention s'est portée sur deux types de caractères:

- la présence ou l'absence de bractées dans l'inflorescence;
- la morphologie des fruits.

#### *Présence ou absence de bractées dans l'inflorescence*

En Afrique du Nord, les *Cynoglossum cheirifolium* et *C. Watieri* se distinguent facilement des autres espèces du genre par la présence de bractées dans les cymes, caractère qu'elles partagent précisément avec les *Solenanthus lanatus*, *S. atlanticus* et *S. tubiflorus*. Chez toutes ces espèces, chaque fleur – à l'exception peut-être des fleurs ultimes des cymes, situées dans la zone d'appauvrissement de l'inflorescence – possède sa propre préfeuille axillant la fleur suivante; cette préfeuille est d'ailleurs susceptible de déplacements limités le long de l'axe par suite de phénomènes secondaires de soudure. Chez les autres Cynoglosses d'Afrique du Nord, on ne peut observer que quelques rares bractées dispersées, souvent de façon irrégulière, à la base des cymes. Il est par ailleurs satisfaisant de constater que, avec un pollen de même type, les espèces typifiant les genres *Cynoglossum* (*C. officinale*) et *Solenanthus* (*S. circinatus*) sont toutes deux dépourvues de bractées inflorescentielles. La présence de bractées serait-elle donc caractéristique de nos 5 espèces?

Déjà de Candolle (1846: 146 et 154) distinguait au sein du genre *Cynoglossum* deux subdivisions: "racemi ebracteati" et "racemi bracteati, pedicellis vero extra-axillaribus". A son tour, Riedl (1962) distingue au sein du sous-genre *Cynoglossum* la section des *Bracteata*, caractérisée par des inflorescences munies de bractées et de nucules toujours marginées, et celle des *Foliata*, à inflorescences irrégulièrement feuillées et nucules non marginées. Pour Riedl, la section *Foliata* ne comprend qu'une seule espèce, le *C. divaricatum*, qui vit en Extrême-Orient et ne saurait être rapprochée de nos 5 espèces méditerranéennes à bractées très régulièrement disposées dans l'inflorescence; le pollen du *C. divaricatum* est d'ailleurs de type B. Quant à la section des *Bracteata*, elle comprendrait 3 espèces: les *C. cheirifolium*, *C. magellense* et *C. clandestinum*.

Si certaines flores mentionnent la possibilité de bractées dans l'inflorescence du *C. clandestinum*, le fait doit être rare, et nous n'avons jamais observé chez cette espèce que quelques bractées dispersées à la base de l'inflorescence. Riedl le reconnaît d'ailleurs, précisant qu'il ne rattache cette espèce aux *Bracteata* qu'en raison de son allure générale et de la constitution de ses nucules.

Quant au *C. magellense*, il est décrit, suivant les auteurs, comme pourvu ou non de bractées florales, ou bien comme en étant toujours dépourvu. L'examen d'un assez grand nombre d'échantillons nous a montré que les bractées sont généralement absentes; par ailleurs, l'inflorescence de cette espèce est constituée par une cyme composée bien plus ramifiée et plus complexe que celle des autres espèces de la section. Dans certains cas, on peut effectivement observer quelques bractées irrégulièrement disposées à la base de cymules partielles, mais il ne s'agit pas là non plus de la disposition régulière caractéristique des espèces à pollen de type D.

Parmi les espèces du Bassin méditerranéen occidental, Riedl n'a pas pris en considération le *C. Watieri*, qui aurait dû être incorporé aux *Bracteata*. Mais surtout, dans la mesure où il ne remettait pas en cause les délimitations des genres *Cynoglossum* et *Solenanthus*, il passe sous silence aussi bien le cas de nos "*Solenanthus*" d'Afrique du Nord que celui du *S. Reverchonii*; or la description de cette endémique du sud de l'Espagne (Provinces de Jaen et de Grenade) mentionne: "inflorescentia... paniculam strictam foliosam interruptam thyrsoidéam formante" (Hervier 1905). Il eût été intéressant de vérifier la présence et le mode de répartition des bractées de cette espèce à pollen de type B; mais en raison de sa rareté, nous n'avons pu nous en procurer qu'une fleur et une nucule. En dehors des cas qui viennent d'être discutés, nous n'avons pu trouver trace ni dans la littérature, ni en herbier, d'espèces du Bassin méditerranéen occidental de *Cynoglossum* ou de *Solenanthus* présentant des bractées florales analogues à celles de notre groupe de 5 espèces. Sous réserve de vérification de la morphologie des inflorescences du *S. Reverchonii*, il semble donc qu'un premier caractère lié aux pollens de type D ait été mis en évidence. Certes, nous avons beaucoup manqué de documents pour étendre cette vérification aux espèces des genres voisins, y compris dans les autres régions du Bassin méditerranéen et du Monde. La monographie de Brand, seul ouvrage d'ensemble disponible, signale cependant des bractées florales au moins dans une autre espèce (*Lindelofia brachystemon* = *Solenanthus brachystemon*), caractère confirmé par Riedl (1967) dans "Flora iranica".

Enfin, une autre observation vient restreindre sensiblement la portée pratique de ce caractère relatif aux bractées: l'examen d'un grand nombre d'échantillons du *C. cheirifolium* révèle une proportion non négligeable d'individus à inflorescences partiellement, voire totalement dépourvues de bractées; or les pollens de ces échantillons sont parfaitement constitués et de type D; il ne peut s'agir d'hybrides avec des espèces à pollen de type B, et nous devons admettre que ce critère morphologique n'a pas de valeur absolue. La présence de bractées dans l'inflorescence est suffisante, mais non nécessaire, pour que l'on puisse rapporter un échantillon au groupe d'espèces à pollen de type D.

### *Morphologie des nucules*

#### *Forme générale*

Sur les 5 espèces du groupe à pollen de type D, deux d'entre elles (*Solenanthus lanatus* et *S. tubiflorus*) possèdent des nucules de forme générale subglobuleuse, profondément ombiliquées sur leur face externe par une dépression étroite en forme de puits (pl. V, n° 3). Un tel aspect est extrêmement original au sein de l'ensemble des *Cynoglossées*. Deux autres espèces (*Cynoglossum cheirifolium* et

*C. Watieri*) possèdent des nucules plus aplaties, à face externe plane mais circonscrite par un bourrelet marginal plus ou moins saillant (pl. V, n<sup>os</sup> 1 et 4). Le *Solenanthus atlanticus* enfin possède des nucules d'aspect intermédiaire entre les précédents, que Pitard (1918 et 1931) décrit ainsi: "akènes volumineux, pyramidaux, fortement convexes, munis d'une excavation dorsale profonde". Effectivement (pl. V, n<sup>os</sup> 2 et 5) le contour général est prismatique à section transversale obtusément triangulaire (les nucules semblent pincées dans la région stylaire), la hauteur égalant environ la largeur; la dépression de la face extérieure est profonde ( $\frac{1}{3}$  à  $\frac{1}{2}$  de la hauteur) et large, également en forme de prisme à section triangulaire.<sup>1</sup> Dans tous les cas, on peut donc considérer la face externe des nucules comme ornée d'une dépression: profonde et étroite, profonde et large, ou peu profonde et large.

Une forte majorité des espèces à pollen de type B présente au contraire des nucules comprimées, à face externe plane ou un peu convexe, dépourvue de dépression (pl. VII, n<sup>o</sup> 4). Toutefois, les exceptions sont nombreuses, à commencer par *Cynoglossum officinale*, dont la face externe presque plane est entourée d'une marge épaissie en bourrelet (pl. VII, n<sup>o</sup> 1). Plus encore, *C. magellense*, *C. Columnae* et *Solenanthus Reverchonii* présentent des nucules de forme générale très proche de celles de *C. cheirifolium* ou de *C. Watieri*. *C. Dioscoridis* présente également un léger bourrelet à la périphérie de la face externe des nucules. La forme générale des nucules, bien que parfois très originale, ne peut donc constituer un critère rigoureux de distinction des espèces à pollen de type D.

#### *Données anatomiques*

On sait que les nucules de nombreuses Cynoglossées présentent une spécialisation remarquable dans le domaine de la dissémination par zoochorie épizoïque: les genres qui nous intéressent ici possèdent tous des nucules garnies d'appendices susceptibles de s'accrocher très efficacement au pelage des animaux ou aux vêtements. Les dimensions et surtout les modalités de répartition de ces appendices ont servi à caractériser certaines espèces ou taxons infraspécifiques. Par ailleurs, à un fort grossissement, la surface des nucules entre les appendices manifeste des différences d'aspect très sensibles: surface très lisse ou au contraire plus ou moins granuleuse suivant les espèces. Le luxe de caractères liés à cette décoration de la surface des nucules nous incitait à entreprendre une étude carpologique plus fine, en particulier par le moyen de coupes microscopiques.

<sup>1</sup>Sauvage & Vindt (1954: 88), dans la seule description ultérieure à celle de Pitard, utilisent exactement les mêmes termes pour décrire les nucules du *S. atlanticus* et celles du *S. lanatus*: "nucules... à face extérieure creusée d'une dépression en forme de puits à fond éparsément échinulé". En l'absence de toute illustration, et bien que cette description ne soit pas inexacte, ceci laisse supposer que les deux espèces possèdent des nucules identiques. L'examen des fruits disponibles de l'herbier de l'Institut scientifique chérifien (RAB), peu nombreux et jamais parfaitement mûrs, ayant éveillé nos soupçons, nous avons récolté des fruits à maturité (mois de juillet) dans la région d'Ifrane: ce sont eux qui ont servi à la description donnée ici. Au premier abord, ils ressemblent plus à ceux du *C. Watieri* ou du *C. cheirifolium* qu'à ceux du *S. lanatus*. Les fruits mûrs du *S. atlanticus* n'avaient jamais été décrits de façon détaillée, et peut-être jamais observés: Pitard précise "Fl. et fr. presque mûrs depuis février", ce qui laisse à penser qu'il n'en avait jamais observé à maturité complète.

La plupart des études anatomiques consacrées à la carpologie des Boraginacées ont pour objet l'interprétation de la structure du gynécée, et suivent par conséquent son développement depuis le jeune ovaire jusqu'à la maturité des fruits, sans s'attacher particulièrement à l'histologie. La structure du péricarpe que nous avons observée est identique à celle décrite par Pitot (1936: 498-499) à l'occasion de l'étude de la chute des nucules chez le *Symphytum orientale*; un parenchyme banal vascularisé est encadré par deux épidermes: l'interne, mince, généralement écrasé au contact de la graine à maturité et peu visible; l'externe épais, collenchymateux, assurant au péricarpe sa rigidité et sa dureté.

Chez les espèces que nous avons étudiées,<sup>1</sup> le péricarpe est orné d'expansions plus ou moins cylindriques ou coniques terminées par de minuscules grappins. Ces expansions, qui assurent la dissémination épizoïque, ont reçu des noms variés dans la littérature: aiguillons, épines, échinules ou pointes glochidiées; crampons armés de crochets; parfois glochidies. Nous conviendrons de les nommer épines glochidiées, réservant le nom de glochidies aux crochets récurvés qui les terminent (voir pl. VI-X). Chez certaines espèces à pollen de type B (*C. creticum*, *C. Dioscoridis*, *C. germanicum*), on trouve entre ces épines des expansions beaucoup moins saillantes, simples tubercules coniques ("verruques", "papilles" suivant les auteurs) terminés par des pointes analogues aux glochidies, mais en général non récurvées (pl. VIII, n<sup>os</sup> 3 et 4). Tous les intermédiaires peuvent d'ailleurs exister entre les épines glochidiées typiques et de tels tubercules, qui font toujours défaut chez les espèces à pollen de type D.

Les bases des épines, souvent plus ventrues, sont pénétrées par le tissu parenchymateux (pl. VIII); leur extrémité plus ou moins cylindrique constitue une hampe pluricellulaire épidermique portant les glochidies; les tubercules typiques sont dépourvus de telles hampes. Les épines sont enfin parfois plus ou moins comprimées, aplaties.

Par ailleurs, la marge plus ou moins saillante délimitant la dépression de la face externe des nucules de certaines espèces correspond à une plus grande épaisseur de parenchyme; les épines y sont toujours nombreuses, de sorte que ce bourrelet a souvent été interprété comme résultant de la confluence des bases des épines, interprétation dont l'intérêt nous semble limité.

L'épiderme externe des nucules mérite par contre une attention plus particulière: il présente une grande richesse de caractères morphologiques fins correspondant à sa spécialisation poussée dans le domaine de la zoochorie.

### *L'épiderme externe des nucules*

Les différenciations les plus originales de cet épiderme s'observent au niveau des glochidies, à l'extrémité des épines (pl. IX, n<sup>os</sup> 1, 4 et 5). Chaque crochet est constitué par l'extrémité d'une cellule (cellule glochidiale) de forme très particulière,

<sup>1</sup>C'est-à-dire les espèces de *Cynoglossum* ou de *Solenanthus* du Bassin méditerranéen occidental ou de l'Europe occidentale, ainsi que le *S. circinatus* (espèce-type du genre). Quelques sondages réalisés sur des espèces d'origine géographique différente nous ont parfois révélé des structures sensiblement distinctes de celles que nous décrivons ici; citons par exemple le *Cynoglossum nervosum*, de l'Himalaya, que Riedl (1962) range dans le sous-genre *Eleuthero-stylum*.

en "bec-de-cane": environ 4 à 6 cellules glochidiales très allongées sont soudées en faisceau par leurs bases de façon à constituer la hampe cylindrique de l'épine; leurs extrémités libres sont récurvées en autant de griffes très aiguës disposées de façon rayonnante. A la maturité des nucules, ces cellules sont vides, mortes. Leurs parois épaisses, très lisses, sont fortement imprégnées de silice<sup>1</sup> dans leur partie superficielle, qui ne se colore pas au double colorant (carmin-vert d'iode) et reste hyaline et réfringente. La lumière cellulaire est visible jusque dans les parties récurvées en griffes (pl. X, n° 3).

Recouvrant la base parenchymateuse des épines ou des tubercules et les surfaces qui les séparent, la majeure partie de l'épiderme externe présente également des caractères tout à fait remarquables. Comme chez le *Symphytum orientale* (Pitot, l.c.), cet épiderme est collenchymateux. (pl. IX, n°s 2 et 3). Ses cellules sont hautes, allongées plus ou moins perpendiculairement à la surface; leurs membranes latérales (mitoyennes) sont garnies de forts épaisissements celluloseux plus ou moins irrégulièrement disposés en quinconce, remplissant presque la lumière cellulaire; entre deux cellules voisines, ces épaisissements ménagent des ponctuations transversales de forme variable, parfois borgnes (pl. XI, n°s 1 à 4). Sur des coupes colorées, les membranes externes restent hyalines dans la partie superficielle de leur épaisseur: elles sont imprégnées de silice de la même façon que les cellules glochidiales. Toujours épaisses, ces membranes externes sont plus ou moins convexes, allant jusqu'à saillir assez fortement pour former à la surface des nucules des "papilles" (pl. VIII-XI): dans ce cas, le fort grossissement de la loupe révèle un aspect granuleux (pl. VI; pl. VII, n°s 5 à 7). D'autant plus fréquemment qu'elles sont plus saillantes, ces papilles sont elles-mêmes armées de minuscules pointes coniques plus ou moins aiguës, rayonnant en étoiles ou en oursins (pl. X, n°s 2 et 4; pl. XI, n° 5), que nous nommerons des "spinules". De la base vers le sommet des épines glochidiées (pl. VIII, n°s 1 à 3; pl. IX, n°s 1, 4 et 5; pl. X, n° 3) s'observe une transition progressive entre les cellules épidermiques qui viennent d'être décrites et les cellules glochidiales, également épidermiques: les membranes latérales perdent graduellement leurs épaisissements celluloseux, devenant de plus en plus lisses et de moins en moins colorables; les membranes externes perdent leur convexité; les spinules, lorsqu'elles sont présentes, saillent de moins en moins et peuvent disparaître totalement sur la face externe des cellules qui enchâssent la hampe.

La morphologie des membranes externes des cellules épidermiques situées entre les épines ou les tubercules permet de distinguer deux catégories dont la répartition systématique constitue un nouveau critère de distinction des espèces à pollen de type D. Chez la quasi-totalité des espèces étudiées, les parois externes sont relativement convexes; tout au plus observe-t-on des papilles basses, en dômes peu proéminents (jamais plus hauts que leur diamètre) et pleins (la lumière cellulaire n'y pénètre jamais): nous conviendrons de nommer "pustules" les papilles présentant ces caractères (pl. X). Chez les *Cynoglossum* et les *Solenanthus* à pollen de type D existe par contre un autre type de papilles (pl. XI). Beaucoup plus saillantes, ces papilles ont une longueur et une forme variables (en cloche, en massue,

<sup>1</sup>La nature siliceuse de ces minéralisations est facile à mettre en évidence par les procédés classiques: l'oxydation de la matière organique par  $\text{SO}_4\text{H}_2$  concentré et  $\text{Cr}_2\text{O}_7\text{K}_2$ , suivie du traitement à  $\text{ClH}$  dilué (pour différencier d'éventuelles imprégnations de  $\text{CO}_3\text{CA}$ ) laisse intacte la partie externe des parois.

voire tubuleuses), et sont formées par une émergence presque toujours creuse de la membrane, de sorte que nous conviendrons de les désigner par le terme de "vésicules", par opposition aux pustules pleines du type précédent. L'extrémité hémisphérique de ces vésicules est toujours armée de spinules qui leur donnent l'aspect d'une arme moyenâgeuse. Dans certaines cellules, la paroi silicifiée des vésicules peut être épaisse au point que la lumière s'étrangle à la base (pl. XI, n<sup>os</sup> 1 et 3), et s'oblitére parfois même complètement jusqu'à devenir fictive; à côté de telles vésicules s'observent cependant toujours des cellules à vésicule typiquement creuse. Il n'est d'ailleurs pas possible de confondre les quelques vésicules pleines avec des pustules, car elles sont toujours plus hautes que larges.

Le gradient morphologique décrit depuis la base des épines vers leur sommet, en direction des glochidies, affecte également les vésicules: elles sont de moins en moins proéminentes, et leur cavité se comble: l'épiderme externe des épines présente ainsi des vésicules à la base, mais des pustules dans la partie moyenne, et de simples spinules dans la région de la hampe. La différence entre pustules et vésicules, extrêmement nette sur des coupes microscopiques, peut parfaitement s'observer en lumière incidente à l'aide d'un microscope à éclairage épiscopique et même, avec une certaine expérience, au plus fort grossissement du microscope stéréoscopique (voir pl. VI et VII). Ceci nous a permis, sans nous astreindre à la réalisation fastidieuse d'un très grand nombre de coupes fines, de contrôler rapidement ce caractère sur les nucules de nombreuses espèces: seules les 5 espèces de *Cynoglossum* et de *Solenanthus* à pollen de type D nous ont révélé la présence de cellules épidermiques à vésicule proéminente, pour l'ensemble des *Cynoglossées* observées.

### Conclusion et discussion: la création d'un nouveau genre est nécessaire

Ainsi, dans l'état actuel des connaissances, 5 espèces seulement de *Cynoglossées* présentent en commun les caractères suivants:

- un pollen de type D;
- des inflorescences presque toujours munies de bractées florales régulièrement disposées;
- des nucules à cellules épidermiques ornées de papilles d'un type original, les "vésicules spinuleuses".

A la différence de ces 5 espèces, la plupart des *Cynoglossum* et des *Solenanthus*, et en particulier les espèces-types de ces genres, ainsi que les espèces étudiées des genres morphologiquement les plus voisins (*Lindelofia* en particulier), possèdent un pollen de type B et sont dépourvus aussi bien de bractées florales que de vésicules.

Cette corrélation de caractères justifie pleinement la réunion des espèces en question au sein d'un même taxon supraspécifique; leur répartition géographique bien groupée apporte d'ailleurs un argument supplémentaire: 4 d'entre elles sont

endémiques d'Afrique du Nord, alors que la cinquième (*Cynoglossum cheirifolium*), tout en étant plus largement répandue, reste confinée au pourtour du Bassin méditerranéen occidental. Le problème se pose d'attribuer à ce taxon un rang: genre distinct, ou subdivision d'un autre genre. Dans ce dernier cas, ce serait vraisemblablement un sous-genre de *Cynoglossum*, ou une section du sous-genre *Cynoglossum*. A première vue, plusieurs faits plaident pour la création d'un genre nouveau:

- l'originalité du type de pollen, qu'on ne retrouve à notre connaissance que chez une seule autre espèce de la tribu et même de la famille, le *Rindera gymnandra*;
- un ensemble de caractères (morphologie, anatomie, répartition) que l'on n'a pas coutume de retrouver avec une telle homogénéité et une telle originalité chez la plupart des autres genres de la tribu, souvent si mal délimités les uns par rapport aux autres (groupes *Cynoglossum-Solenanthus-Lindelofia* ou *Paracaryum-Mattias-trum-Rindera*, par exemple).

Encore convient-il d'examiner plus sérieusement la valeur de ces arguments.

#### *Importance et limites de la palynomorphologie dans la distinction des genres.*

De nombreux travaux – on en trouvera en particulier plusieurs exemples dans la collection du périodique "Pollen & Spores" – ont montré à quel point la forme du pollen peut être liée aux différentes unités des classifications morphologiques, dans certains groupes favorables tout au moins; chez d'autres en effet, le pollen peut être désespérément homogène. On peut ainsi, dans les familles qui s'y prêtent, établir des clés de détermination des genres qui font exclusivement appel aux caractères du pollen; à chaque genre correspond alors un type pollinique suffisamment tranché pour que la coexistence de plusieurs types de pollen au sein d'un même genre dénonce une hétérogénéité du genre lui-même: une recherche plus attentive permet généralement de démembrer ce genre à l'aide d'autres critères (morphologie plus fine, anatomie, caryologie, etc.). A l'inverse, et le cas semble beaucoup moins fréquent, certains genres morphologiquement très homogènes semblent tolérer en leur sein la coexistence de types polliniques variés, et résistent, dans l'état actuel des recherches tout au moins, à toute tentative de démembrement. Chez les Boraginacées même, un exemple démonstratif de ce cas nous est fourni par le genre *Myosotis* (Grau & Leins 1968; Blaise 1972, et observations personnelles), dont l'étude doit cependant être poursuivie. Il serait donc imprudent d'accorder indûment un privilège à la valeur des critères palynomorphologiques, en décidant par exemple qu'à lui seul un type pollinique est susceptible de définir un genre; il n'en reste pas moins que, pratiquement seules à posséder l'un des 4 types polliniques fondamentaux que nous avons mis en évidence chez les Cynoglossées, nos 5 espèces lui associent des caractères morphologiques bien tranchés; le rang de genre semble bien convenir à notre taxon: notre nouveau genre ferait bonne figure par rapport à ses proches parents de la tribu.

#### *Est-il opportun de créer un genre nouveau de Cynoglossées?*

La question se pose en effet, dans la mesure où nous manquons de données complètes sur l'ensemble de la tribu, et des Boraginacées de façon plus générale: en



particulier, l'inventaire des pollens que nous avons réalisé devrait être étendu à un plus grand nombre d'espèces, avec des techniques de préparation plus fines, et être systématiquement confronté à la morphologie. Ainsi, les limites et le statut du genre que nous envisageons de créer sont susceptibles d'être remis en question en fonction de progrès ultérieurs dans la connaissance du groupe. Notre démarche n'est-elle pas prématurée? Ne serait-il pas plus commode, compte tenu des rapports étroits qui apparaissent avec le sous-genre *Cynoglossum*, et que nous discuterons en conclusion de cette note, de regrouper nos 5 espèces en un sous-genre de *Cynoglossum*? Cette dernière solution aurait en effet l'avantage de limiter les bouleversements nomenclaturaux, tout en réservant l'avenir dans l'attente de données complémentaires, même si nous avons dès maintenant la conviction que le rang de genre est le plus adapté. N'est-il pas préférable enfin de limiter au maximum le nombre de genres de Cynoglossées, à l'exemple de Johnston (1924), plutôt que de les pulvériser en fonction d'une conception trop dialytique des genres?

Dans la mesure où nous n'avons aucune certitude de pouvoir poursuivre comme elle le mériterait l'étude des Cynoglossées, nous estimons en fait qu'il y a bien des avantages à traduire dès maintenant en termes de nomenclature ce que nous avons mis en évidence sur le plan systématique et phylogénétique. On peut d'ailleurs constater que la tendance générale consiste à multiplier les subdivisions d'un groupe donné au fur et à mesure que les études s'approfondissent; parallèlement, la conception des unités systématiques évolue d'une façon logique: plus fine est l'analyse systématique, mieux apparaît le caractère hétérogène et artificiel d'unités antérieurement définies à partir de critères plus approximatifs. Ceci tient en particulier à la difficulté d'exprimer dans le langage hiérarchisé de la nomenclature une évolution complexe, plus souvent polyphylétique que dichotomique. Si c'était nécessaire, nous pourrions nous abriter derrière de nombreux exemples: c'est rarement par excès de prudence que pèchent les systématiciens, et les créations hâtives fourmillent, encombrant la nomenclature et la littérature. Nous nous contenterons, faute de place, de suggérer la lecture des belles études réalisées par Johnston sur une autre tribu de Boraginacées, les Lithospermées: confrontant les données de la morphologie classique à celles de la palynomorphologie, l'auteur remanie à plusieurs reprises de 1952 à 1954 les limites des genres et même de la tribu. Il est intéressant de suivre par exemple l'évolution des conceptions de Johnston relatives au genre *Lithospermum* et aux genres affines: d'un genre *Lithospermum* initialement conçu de façon très large, puisqu'il comprend les *Arnebia*, les *Macrotomia* et l'unique espèce d'*Aipyanthus*, (1952), l'auteur détache d'abord 2 espèces pour lesquelles il crée les genres *Mairetis* et *Neatostema* (1953a); il réunit ensuite à la tribu le genre voisin *Lithodora* (1953b), qu'il classait auparavant (1924) dans la tribu des Anchusées; conscient de l'hétérogénéité du genre *Lithospermum*, il en détache (1954a) les *Arnebia* (incl. *Macrotomia*) et le genre *Echioides* (= *Aipyanthus*). Dans sa dernière note (1954b), Johnston extrait enfin de la tribu les genres *Mairetis*, et *Neatostema* (ainsi que *Moltkiopsis*, extrait du genre *Moltkia*, 1953a) pour les incorporer aux Echiées avec quelques autres genres tels que *Myosotis* et *Echiochilon*. Il est tout à fait significatif de constater l'importance croissante que Johnston accorde aux caractères palynomorphologiques dans ces cinq notes successives, les dernières insistant particulièrement sur le parti qu'il convient d'en tirer (voir en particulier 1954a: 54-55). Tout récemment, Huyhn (1971) reprenant avec des techniques plus élaborées (acétolyse) l'étude des pollens d'*Arnebia* et des plantes voisines, confirme l'originalité de l'unique espèce d'*Aipyanthus*, qui constitue bien à son avis un

genre distinct,<sup>1</sup> à la différence de Johnston, la distinction des genres *Arnebia* et *Macrotomia* est maintenue, bien que leurs pollens soient d'un type identique et qu'un seul caractère morphologique relativement mince les sépare.

A défaut de critères objectifs de délimitation du genre et des taxons supra-spécifiques, critères qu'il serait vain d'essayer de définir de façon aussi formelle que pour l'espèce, il faut bien tenir compte des usages, de la "jurisprudence" accumulée dans ce domaine: parmi bien d'autres précédents, les études de Johnston sur les Lithospermées nous autorisent certainement à créer un nouveau genre, que nous nommerons *Pardoglossum*. A notre avis, le fait d'opter pour la création de ce genre présente l'avantage d'attirer l'attention sur des caractères importants et de poser le problème de la systématique des Cynoglossées, donc de susciter des recherches plus approfondies sur ce groupe. Peu importe par ailleurs l'accueil que réserveront au genre *Pardoglossum* des utilisateurs (floristes, écologistes par exemple) moins immédiatement préoccupés par les problèmes de systématique: l'expérience montre qu'ils persistent généralement à utiliser les combinaisons antérieures; ils ont pour ce faire toute liberté, et l'essentiel est bien pour eux de désigner sans ambiguïté les espèces qu'ils citent.

Dans les pages qui suivent, nous donnons la description et la diagnose du genre *Pardoglossum*, et formulons les combinaisons nouvelles qu'implique sa création. L'élaboration d'une clé de détermination des espèces du genre sera l'occasion d'examiner plus en détail leurs morphologies respectives, et sur la base des différences observées, de réfléchir sur les affinités, l'origine et la diversification du genre. Dans la mesure où le *Rindera gymnandra* est la seule autre espèce actuellement repérée à posséder un pollen du même type que les *Pardoglossum*, nous soulèverons enfin les problèmes que pose cette espèce.

### Un genre nouveau du Bassin méditerranéen occidental

#### *Pardoglossum*<sup>2</sup> Barbier & Mathez.

Ab tribus *Cynoglossearum* omnibus generibus aliis, et praecipue inter haec a valde simili *Cynoglossum* L., combinatione characterum essentialium trium differt: inflores-

<sup>1</sup>Huyhn (p. 167) affirme que "sitôt défini, le nouveau genre (*Aipyanthus* Steven 1851) tombait dans l'oubli, où il devait demeurer jusqu'à l'heure actuelle", et (p. 171) qu'il "doit absolument être revalorisé". Une lecture attentive des notes de Johnston montre bien que cet auteur n'ignorait pas le genre de Steven; *Aipyanthus* est cité à plusieurs reprises (1924: 47; 1954a: 57-58). Mais Johnston lui avait substitué le nom d'*Echioides* Ortega 1773, ignorant que c'était un homonyme d'*Echioides* Fabricius 1759 (= *Lycopsis* L. 1753), et expliquant (1952: 314-315) qu'il ne tenait pas compte de l'*Echioides* Agosti 1770 (= *Nonea* Medicus 1789). *Echioides* étant indisponible, l'usage du nom d'*Aipyanthus* semble légitime, mais méritait d'être justifié.

<sup>2</sup>"Langue de panthère", par analogie avec *Cynoglossum* ("langue de chien"): au toucher, les nucules de ces plantes évoquent la langue râpeuse des Félines (beaucoup plus que celle des chiens...); par ailleurs, plusieurs espèces de *Pardoglossum* sont endémiques de régions montagneuses nord-africaines où subsistent encore des populations restreintes, malheureusement en voie d'extinction, de ce magnifique animal qu'est le *Panthera pardus* L. Nous avons montré plus haut que le *Turbinaria* M. Popov, nom. nud., ne peut être utilisé.

centiis bracteis numeris plerumque instructis, floribus quibusque bractea basalia regulariter concomitatis; nucularum epidermidis cellulis aliquot facie exteriori in valde eminentibus cavisque vesicuiformibus papillis protrusis; pollinis granis colpibus longis tribus cum amplis prominentibus subhemisphericis poris tribus alternantibus ornatis.

Espèce-type:<sup>1</sup> *Pardoglossum atlanticum* (Pitard) Barbier & Mathez.

### *Description*

Hémicryptophytes vivaces, ou parfois bisannuelles (*P. cheirifolium*), voisines d'aspect des *Cynoglossum* du sous-genre *Cynoglossum*, quoique revêtues d'un indument plus long et plus dense leur donnant un aspect tomenteux-blanchâtre ou soyeux-argenté. Inflorescences en cymes généralement pourvues de bractées nombreuses et régulièrement disposées à la base de chaque fleur. Nucules de formes variées, plus ou moins semblables à celles du genre *Cynoglossum* ou des genres voisins, dont elles se distinguent par la présence de cellules épidermiques à papilles proéminentes et creuses en forme de vésicules. Grains de pollen plus volumineux que ceux du sous-genre *Cynoglossum* (environ 16-19  $\mu$ , contre 8-12  $\mu$ , dans leur plus grande dimension), subsphériques ou parfois subprolates (et non subprolates à prolates) en coupe optique méridienne, obtusément triangulaires en coupe optique équatoriale, dépourvus de ceinture équatoriale, jamais étranglés à l'équateur, ornés de 3 sillons longs alternant avec 3 pores subcirculaires, volumineux, saillants et couverts de granulations, parfois (*P. cheirifolium* et *P. Watieri*) inscrits dans une plage subcirculaire assimilable à un sillon très large et très court, mais jamais dans un véritable sillon allongé sur le méridien. Plantes du Bassin méditerranéen occidental.

### *Enumération et répartition géographique des espèces du genre*

#### ***Pardoglossum atlanticum* (Pitard) Barbier & Mathez, comb. nova**

— *Solenanthus atlanticus* C.-J. Pitard, Contribution à l'étude de la Flore du Maroc, ed. 1 (holographe): 26, 1918; ed. 2: 37-38. 1931.

*Icon.*:<sup>2</sup> Sauvage & Vindt 1954: 65, 76 et 86.

***Distribution***: cette espèce est une endémique marocaine strictement localisée au nord du Moyen Atlas central aux zones du Plateau du Saïs qui lui sont contiguës, à l'intérieur du quadrilatère Meknès-Fès-dayet Hachlaf-Timahdite (Sauvage & Vindt 1954: 88, et observations personnelles).

#### ***P. cheirifolium* (L.) Barbier & Mathez, comb. nova**

— *Cynoglossum cheirifolium* L., Sp. Pl. ed. 1: 134, 1753.

— *C. x Salesianorum* Sennen, Bol. Soc. iber. Cienc. nat. 29: 75, 1930, **syn. nov.**

<sup>1</sup>Le choix de l'espèce-type du genre *Pardoglossum* sera justifié dans le chapitre suivant.

<sup>2</sup>Les références des meilleures illustrations sont données pour les endémiques nord-africaines.

**Distribution:** Maroc; Algérie; Tunisie; Cyrénaïque; Dalmatie; Italie; France méridionale; Espagne; Portugal; Baléares; Sardaigne; Sicile; Malte.

Pour Sennen, le *C. Salesianorum* est l'hybride entre les *C. creticum* et *C. cheirifolium*, au milieu desquels il a été récolté. La diagnose ne fournit aucun caractère important étayant cette affirmation. En outre, les échantillons que nous avons pu étudier possèdent tous les caractères du *P. cheirifolium*, et leurs pollens parfaitement constitués rendent peu probable une origine hybride. Le *P. cheirifolium* étant une espèce polymorphe, il n'est pas exclu que la plante de Sennen en constitue une forme particulière, mais ce n'est à coup sûr pas un hybride intergénérique. De tels hybrides existent cependant entre le *P. cheirifolium* et le genre *Cynoglossum*: nous en avons cultivé un pendant 19 années au jardin botanique de l'Institut scientifique chérifien; l'échantillon avait été récolté par Ch. Sauvage dans le Haut Atlas occidental (Seksoua, vallée de l'oued Imi-n-Tanoute, 1952). Malgré des pollens très mal formés (90% de grains avortés, 10% de grains anormaux, très gros et complètement lisses), un grand nombre de générations se sont donc succédées. Jusque dans la structure des cellules épidermiques des nucules, ces plantes, à inflorescences irrégulièrement pourvues de bractées, présentaient des caractères intermédiaires entre ceux des deux genres, avec l'aspect général du *P. cheirifolium*. Deux espèces de *Cynoglossum*, les *C. Dioscoridis* et *C. creticum*, sont signalées dans la région de Seksoua et ont donc pu être à l'origine de l'hybridation.

**P. lanatum** (L.) Barbier & Mathez, **comb. nova**

- *Anchusa lanata* L., Syst. ed. 10: 914, 1759; Sp. Pl. ed. 2: 192, 1762.
- *Solenanthus lanatus* (L.) DC., Prodr. 10: 165, 1846, p.p. (teste Murbeck, Acta Reg. Soc. Physiogr. Lund. 9: 16, 1898, et Contr. Conn. Fl. Maroc 2: 22, 1923).
- *Lindelofia lanata* (L.) Brand, Pflanzenreich 78: 83, 1921.

*Icon.*: Murbeck 1898: tab. 8 (fig. 7-9) et 1923: 21 (fig. 3b); Sauvage & Vindt 1954: 76, 86.

**Distribution:** nord-est du Maroc et Algérie, depuis Tanger et Taza à l'ouest, jusqu'aux environs du Djurdjura à l'est (Sauvage & Vindt 1954: 87; Debeaux 1894: 253; Murbeck 1898: 16).

**P. tubiflorum** (Murbeck) Barbier & Mathez, **comb. nova**

- *Solenanthus tubiflorus* Murbeck, Acta Reg. Soc. Physiogr. Lund. 9: 14-16, 1898.
- *Lindelofia tubiflora* (Murbeck) Brand, Pflanzenreich 78: 83-84, 1921.
- *Anchusa lanata* Desf., Fl. atl. 1: 158. 1798, non L. (teste Murbeck, l.c., et Contr. Conn. Fl. Maroc 2: 22, 1923).

*Icon.*: Murbeck 1898: tab. 8 (fig. 5-6) et 1923: 21 (fig. 3a).

**Distribution:** Algérie orientale, Tunisie septentrionale et moyenne (Murbeck 1898: 15; Bonnet & Barratte 1896: 303, sub *Solenantho lanato*).

**P. Watieri** (Batt. & Maire) Barbier & Mathez, **comb. nova**

- *Solenanthus Watieri* Batt. & Maire, in Maire, Contr. ét. Fl. Afr. N. n° 20, Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N. 12: 48, 1921.
- *Cynoglossum Watieri* (Batt. & Maire) Br.-Bl. & Maire, Contr. ét. Fl. maroc. n° 15, Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N. 13(1): 19-20, 1922.

*Icon.*: Sauvage & Vindt 1954: 58, 80.

**Distribution**: Maroc, bas des versants atlantiques du Moyen Atlas et du Haut Atlas, depuis Khnifra jusqu'au sud-est de Marrakech (Sauvage & Vindt 1954: 85).

Les 5 espèces de *Pardoglossum* ayant été précédemment réparties entre plusieurs genres, il convient de reprendre ici leurs caractères distinctifs afin d'en proposer une clé de détermination, et de s'interroger sur les affinités, l'origine et la diversification du genre.

*Critères de distinction des espèces du genre et clé de détermination*

Nous ne reviendrons pas sur les critères pratiques de reconnaissance du genre *Pardoglossum*: au sein de son aire de répartition, il ne peut y avoir de confusion qu'avec certaines espèces du genre *Cynoglossum*, et nous avons longuement exposé les caractères permettant une distinction dépourvue d'ambiguïté. Rappelons que le plus évident de ces caractères – présence de bractées régulièrement disposées dans l'inflorescence – peut parfois conduire à un échec au cours de la détermination du *P. cheirifolium*: en présence d'un échantillon pourvu de bractées peu nombreuses, on aura donc recours à des caractères plus fins (présence ou absence de "vésicules" à la surface des nucules, et éventuellement examen du pollen).

Nous avons vu que la morphologie générale des fleurs et des fruits n'apporte aucun critère absolu de distinction des genres. Par contre, une fois le genre *Pardoglossum* reconnu, une grande richesse de caractères facilite la reconnaissance des espèces à l'aide des fleurs et des fruits mûrs.

*Morphologie florale*

La comparaison d'échantillons fleuris des différentes espèces de *Pardoglossum* permet de constater tout d'abord que deux espèces, les *P. atlanticum* et *P. Watieri*, possèdent des corolles très discrètes, à peine visibles sans dissection: de longueur voisine de celle des calices, elles ne les dépassent jamais beaucoup et restent bien souvent incluses, plus ou moins masquées par l'abondant tomentum recouvrant calices et bractées. Chez les 3 autres espèces, l'extrémité de la corolle dépasse nettement celle du calice et se trouve de ce fait bien visible.

Comme chez bien d'autres Boraginacées, les corolles de *Pardoglossum* comportent une partie basale tubuleuse, cylindrique, prolongée par une partie plus ou moins progressivement évasée suivant les espèces, et plus ou moins profondément divisée en 5 lobes correspondant aux 5 pétales. Sur la face externe de la corolle se remarque nettement un léger étranglement au niveau duquel s'insèrent, à l'intérieur, les "fornices" (invaginations dressées vers le sommet en face des lobes de la corolle, alternant avec les étamines). Le niveau de cette insertion se situe à une hauteur variable d'une espèce à l'autre: au-dessus du milieu de la longueur totale de la corolle

chez le *P. Watieri* (à la base du quart supérieur), chez les *P. cheirifolium* et *P. tubiflorum* (à la base du tiers supérieur); au-dessous du milieu chez les *P. atlanticum* et *P. lanatum* (entre le tiers inférieur et le milieu). Ce caractère est précieux dans la mesure où il est net et facile à observer sans dissection de la corolle; il est en tous cas beaucoup plus évident que la comparaison des longueurs respectives du tube et du limbe d'une corolle qui s'évase toujours de façon assez progressive et reste même parfois presque cylindrique sur toute sa longueur.<sup>1</sup>

La couleur de la partie supérieure de la corolle est très variable chez le *P. cheirifolium*: rougeâtre virant au bleu, jaune-verdâtre, blanc-jaunâtre... Elle est plus constante chez chacune des autres espèces: rose (virant au bleu en fin de floraison ou à la dissection) chez le *P. Watieri*; rosée (d'après Pitard) ou blanc-jaunâtre chez le *P. atlanticum*; brun-noirâtre chez le *P. lanatum*; bleue enfin chez le *P. tubiflorum*.

Les fornices, en forme de languettes plus ou moins renflées, plus ou moins nettement tronquées et bilobées à l'extrémité, sont toujours bien développés et dépassent nettement la corolle chez le *P. Watieri*; inclus dans la corolle chez toutes les autres espèces, ils sont cependant bien visibles de l'extérieur chez le *P. cheirifolium*. Ils sont glabres chez toutes les espèces du genre à l'exception du *P. cheirifolium*, chez lequel ils sont ciliés-papilleux.

Les filets des étamines se détachent de la corolle au même niveau que les fornices, sauf chez le *P. cheirifolium*: chez celui-ci ils s'insèrent nettement en-dessous des

<sup>1</sup>Il y a lieu de souligner ici l'ambiguïté du vocabulaire descriptif couramment utilisé. La terminologie classique voudrait que l'on réserve le nom de tube à la partie cylindrique de la corolle, celui de limbe à sa partie évasée (Gatin 1924) ou seulement (Le Maout & Decaisne 1876: 40) à la zone où les pétales deviennent libres, c'est-à-dire à l'ensemble des lobes; dans ce dernier cas, il conviendrait de désigner sous le nom de gorge la zone intermédiaire évasée séparant les lobes (limbe s.str.) du tube. Il est évident que ces terminologies s'appliquent assez mal aux corolles des *Pardoglossum*: si l'on adopte celle de Gatin, la corolle du *P. atlanticum*, pratiquement cylindrique sur toute sa longueur, ne présente pas de limbe, et c'est parfois également le cas pour le *P. cheirifolium*; dans les autres cas, l'évasement de la corolle est suffisamment progressif pour qu'il n'y ait généralement aucune limite nette entre le tube et le limbe. Les définitions de Le Maout & Decaisne sont plus rigoureuses, mais conduisent à attribuer un limbe très réduit à la plupart des espèces (*P. tubiflorum* et *P. Watieri* en particulier), alors que la majeure partie de la corolle du *P. lanatum* serait en fait constituée par la gorge... Par contre, lorsqu'on cherche à distinguer plusieurs parties dans les corolles des *Pardoglossum* ou d'autres Cynoglossées, le niveau d'insertion des fornices constitue une limite évidente: il est toujours marqué par un étranglement bien visible de l'extérieur, que l'on est donc tenté de nommer gorge, au-dessus duquel la corolle est plus large, même si elle reste cylindrique. Ce niveau, auquel s'insèrent également les étamines chez la plupart des espèces est, en outre souligné par un changement de coloration de la corolle. Aussi Murbeck (1898: 15; 1905: 62; 1923: 21) n'a-t-il pas hésité à parler de "tube" pour la partie de la corolle située en-dessous de l'insertion des fornices, de "limbe" pour le reste; cette conception, très pratique, correspond sensiblement à la terminologie de Gatin pour les *P. Watieri* ou *P. tubiflorum*, mais plus du tout lorsqu'on l'applique à d'autres espèces; le "limbe" de Murbeck est en effet entièrement (*P. atlanticum*) ou en majeure partie (*P. lanatum*) tubuleux: on hésite à utiliser cette expression qui contredit la définition de Gatin sans satisfaire pour autant celle de Le Maout & Decaisne... Dans une étude qui porterait plus particulièrement sur la morphologie florale des Boraginacées, nous pensons qu'il y aurait avantage à introduire des termes nouveaux, tels que "hypolepis" (partie de la corolle située au-dessous des fornices, toujours cylindrique) et "épilepis" (reste de la corolle, plus ou moins évasée à une distance variable de l'insertion des fornices): on éviterait ainsi toute ambiguïté tout en allégeant les descriptions de périphrases descriptives encombrantes. Pour notre part, nous hésitons à introduire ici ces néologismes, mais nous utilisons aussi peu que possible les termes classiques de "limbe" et de "tube", en précisant toujours dans quel sens nous le faisons.

forrices, et sont généralement très courts, de sorte que les anthères, sauf rares exceptions, restent totalement incluses et invisibles de l'extérieur, cachées par les forrices. Chez le *P. tubiflorum*, les anthères dépassent nettement les forrices par leurs extrémités, mais restent incluses dans la corolle, dont elles ne dépassent pas les lobes. Chez le *P. Watieri*, les anthères sont pratiquement exsertes de la corolle après expulsion du pollen; cependant, leur base reste au niveau des lobes de la corolle ou de l'extrémité des forrices. Chez les *P. atlanticum* et *P. lanatum* enfin, les filets extrêmement développés, longuement exserts de la corolle, portant les anthères bien au-dessus des lobes.

Les descriptions qui précèdent se rapportent à des pieds pourvus de fleurs hermaphrodites normales, et à des fleurs parfaitement épanouies. En effet Murbeck (1898: 15 et tab. 8, fig. 9; 1905: 61-62; 1923: 21-22, fig. 3 p. 21) a fait état à plusieurs reprises de formes subféminines chez les *P. lanatum* et *P. tubiflorum*. Les formes subféminines du *P. lanatum* se distinguent des formes hermaphrodites, d'après cet auteur, par des corolles plus petites, à anthères à peine exsertes, à style au contraire plus longuement saillant; celles du *P. tubiflorum* par des étamines à filets encore plus courts, de sorte que les anthères sont encore plus nettement incluses dans la corolle, et par un style relativement plus long, un peu plus saillant. Nous n'avons pu observer de telles formes subféminines sur le matériel restreint dont nous disposons. Sans pour autant mettre en doute les observations de Murbeck, nous devons signaler que l'allongement des styles et des filets des étamines au cours de l'épanouissement des fleurs ne semble pas synchrone de celui des corolles, ce qui pourrait évidemment prêter à confusion. En particulier, le style du *P. tubiflorum* s'accroît considérablement au moment de la maturation des fruits.

### *Morphologie des nucules*

Nous avons déjà évoqué la forme générale des nucules des différentes espèces de *Pardoglossum*, pour en conclure qu'aucun caractère commun ne permet de les distinguer de celles de certains *Cynoglossum*. Par contre, de grandes différences existent entre les espèces de *Pardoglossum*.

C'est chez les *P. cheirifolium* et *P. Watieri* (pl. V, n° 1) que l'on observe les nucules les plus comprimées: elles sont aplaties dans un plan parallèle à celui des aréoles d'insertion sur les gynobases. Dans ces deux cas, la face externe (opposée à l'aréole) peut être considérée comme déprimée dans la mesure où elle est bordée par une marge périphérique plus épaisse. Les nucules du *P. cheirifolium* sont très variables par la taille, la densité de répartition des épines dans la dépression, la hauteur de la marge qui est plus ou moins saillante: ces caractères, ainsi que le polymorphisme des corolles, ont servi à définir plusieurs taxons infraspécifiques dont nous n'avons pas étudié la valeur; il eût d'ailleurs été indispensable d'étudier les variations de l'espèce sur l'ensemble de son aire de répartition. Quoi qu'il en soit, les nucules du *P. Watieri* ne se distinguent guère de celles du *P. cheirifolium* que par une taille normalement plus grande.

A l'opposé, les *P. lanatum* (pl. V, n° 3) et *P. tubiflorum* présentent des nucules subhémisphériques ou subcylindriques: la face opposée à l'aréole est très convexe. Dans les deux cas, elle est creusée au sommet d'une dépression profonde et étroite en forme de puits. Les parois de ce puits sont lisses, le fond garni de quelques épines. Les nucules du *P. atlanticum* (pl. V, n°s 2 et 5) présentent enfin une forme

intermédiaire entre ces deux extrêmes: aplaties comme chez les deux premières espèces, elles sont cependant beaucoup plus épaisses, en forme de prisme court à section subtriangulaire. La dépression de la face externe est également large, mais beaucoup plus profonde que chez ces espèces, encore que certains échantillons du *P. cheirifolium* à marge très saillante s'en rapprochent beaucoup.

#### *Morphologie du style à maturité des fruits*

Un dernier caractère, qui semble ne jamais avoir été remarqué, mérite d'être signalé pour son intérêt pratique. Comme nous l'avons déjà signalé, chez les Cynoglossées à pollens de types B et D, la colonne styloïde présente au-dessus de la zone d'insertion des nucules deux parties bien distinctes:

- un segment basal, constitué en fait par l'extrémité du gynobase, longuement conique, épais, rigide, dont chaque nucule entraîne généralement au moment de sa chute une fine lamelle prolongeant l'aréole en arête;
- un segment distal beaucoup plus fin, filiforme, fragile (souvent cassé sur les échantillons d'herbier) prolongeant le segment basal; terminé par le stigmate, il constitue le style au sens strict.

Chez le *P. cheirifolium*, ces deux segments sont de longueur voisine; chez les quatre autres espèces au contraire (pl. V, n<sup>os</sup> 4 et 5), le segment distal est beaucoup plus long que le segment basal: ceci permet en particulier de distinguer très facilement les échantillons fructifiés des *P. cheirifolium* et *P. Watieri*, dont les nucules se ressemblent beaucoup. Remarquons au passage que chez toutes les espèces de *Cynoglossum* d'Afrique du Nord et chez le *C. officinale* (pl. VII, n<sup>o</sup> 3), le segment distal est beaucoup plus petit: toujours très inférieur au segment basal, parfois presque nul. Il est possible que ce critère puisse également servir à délimiter le genre *Pardoglossum*, mais nous n'avons pu disposer d'un matériel suffisant pour réaliser tous les contrôles nécessaires.

#### *Clé de détermination des espèces du genre Pardoglossum*

La clé pratique que nous proposons ici récapitule les critères distinctifs qui viennent d'être énumérées. Elle permet de déterminer les espèces à partir d'échantillons pourvus soit de fleurs (hermaphrodites ou subféminines), soit seulement de fruits; dans ce dernier cas cependant, nous n'avons trouvé aucun critère permettant de distinguer le *P. lanatum* du *P. tubiflorum*. L'examen d'un matériel fructifié plus abondant permettrait peut-être de lever cette dernière difficulté.

- 1a. Etamines à filets très courts insérés au-dessus des fornices, à anthères cachées par les fornices, invisibles de l'extérieur (dépassant exceptionnellement un peu les fornices par leurs sommets): fornices papilleux, ne dépassant pas la corolle, mais bien visibles de l'extérieur; corolle exserte du calice, de couleur variable; fornices insérés au-dessus du milieu de la longueur totale de la corolle (vers la base du tiers supérieur). Nucules



- comprimées, à face externe pourvue d'une dépression large et peu profonde limitée par une marge périphérique plus ou moins saillante; à la fructification, colonne styloïde à segments basal et distal de longueurs voisines. Pollen longiaxe (subprolate) dont les pores sont inscrits dans 3 sillons subcirculaires. Plante bisannuelle répandue dans l'ensemble du Bassin méditerranéen occidental. . . . . *P. cheirifolium*
- 1b. Etamines à filets insérés au même niveau que les fornices, à anthères jamais cachées par les fornices qu'elles dépassent toujours, au moins en fin de floraison; fornices glabres. Nucules de formes variées; à la fructification, segment distal filiforme de la colonne styloïde beaucoup plus long que le segment basal. Pollen équiaxe (contour méridien subcirculaire). Plantes probablement toutes vivaces, à souche généralement plus robuste . . . . . 2
- 2a. Fornices insérés au-dessus du milieu de la longueur totale de la corolle; étamines à filets courts (de longueur voisine de celle des anthères) inclus dans la corolle ou à peine exserts . . . . . 3
- 2b. Fornices insérés au-dessous du milieu de la longueur totale de la corolle; étamines à filets très longs, égalant plusieurs fois les anthères, longuement saillants hors de la corolle (ou parfois ne dépassant qu'à peine l'extrémité de la corolle: formes subféminines du *P. lanatum*). Pollen à pores apparemment simples, non inscrits dans des sillons. . . . . 4
- 3a. Corolle égalant ou dépassant peu le calice, à partie supérieure brièvement campanulée, à peine lobée, rosée sur le frais, virant au bleu en fin de floraison ou par dessiccation; fornices insérés très haut dans la corolle (à la base du quart supérieur), à extrémités exsertes de la corolle, très visibles de l'extérieur; anthères nettement exsertes de la corolle, au moins en fin de floraison. Nucules très semblables à celles du *P. cheirifolium*. Pollen à pores inscrits dans 3 sillons subcirculaires semblables à ceux du *P. cheirifolium*. Endémique marocaine . . . . . *P. Watieri*
- 3b. Corolle très nettement exserte du calice, évasée au-dessus de l'insertion des fornices en limbe bien développé (surtout chez les formes hermaphrodites) et bleu foncé; fornices insérés vers la base du tiers supérieur de la corolle, de longueur variable, entièrement inclus dans la corolle; anthères atteignant ou dépassant à peine par leurs sommets la base des lobes de la corolle, plus profondément incluses chez les formes subféminines. Nucules non comprimées, subhémisphériques, à face externe très convexe creusée au sommet d'une dépression étroite et profonde en forme de puits. Pollen à pores apparemment simples, non inscrits dans des sillons. Endémique algéro-tunisienne . . . . . *P. tubiflorum*
- 4a. Corolle longue de 5.5-9 mm, entièrement incluse dans le calice, subcylindrique et plus ou moins urcéolée au-dessus de l'insertion des fornices, de couleur blanc-jaunâtre (ou parfois rosée?) dans sa partie terminale; lobes longs de (1-)2-2.5 mm; anthères longues de (1.5-)2.5(-3) mm. Nucules épaisses, comprimées en prisme court à section irrégulièrement et obtusément triangulaire (comme "pincées" au niveau de leur angle

- interne), à face externe pourvue d'une dépression large et profonde.  
Endémique marocaine . . . . . *P. atlanticum*
- 4b. Corolle longue de 9-14 mm, nettement exserte du calice, nettement mais très progressivement évasée dans sa partie terminale en limbe de couleur brun-noirâtre; lobes longs de (0.5-)1-1.5(-2) mm; anthères longues de (1.5-)2(-2.5) mm. Nucules semblables à celles du *P. tubiflorum*. Endémique algéro-marocaine . . . . . *P. lanatum*

*Réflexions et hypothèses sur les affinités, l'origine et la diversification du genre Pardoglossum*

L'étude morphologique des 5 espèces de *Pardoglossum*, et en particulier la clé de détermination qui la conclut, montre bien l'originalité du *P. cheirifolium* au sein du genre: plusieurs caractères importants permettent d'isoler facilement cette espèce de l'ensemble des 4 autres. Or il est extrêmement intéressant de constater que certains de ces caractères la rapprochent en fait des espèces du sous-genre *Cynoglossum*, ou tout au moins de celles du Bassin méditerranéen occidental que nous avons pu étudier. En effet, ces espèces, toutes réputées bisannuelles, présentent comme le *P. cheirifolium* des étamines insérées sous les fornices et généralement incluses, ainsi que des fornices papilleux et non glabres.

Par ailleurs, les longueurs relatives des segments basal et distal de la colonne stylaire placent également cette espèce entre les *Cynoglossum* (segment distal beaucoup plus court que le basal) et les autres espèces de *Pardoglossum* (proportion inverse); les caractères de son pollen eux-mêmes sont intermédiaires, puisque les pollens du sous-genre *Cynoglossum* appartiennent au type B (pores situés sur des sillons nets, et grains longiaxes). C'est enfin chez cette seule espèce que nous avons pu trouver une proportion non négligeable d'individus dépourvus de bractées florales dans l'inflorescence. Le *P. cheirifolium* occupe donc indiscutablement au sein du genre *Pardoglossum* une place à part, particulièrement proche du sous-genre *Cynoglossum*, ce que confirme en outre la possibilité d'hybridations spontanées avec certaines espèces de ce sous-genre. Notons enfin que cette espèce accuse par rapport aux *Pardoglossum* et aux *Cynoglossum* de notre région un polymorphisme notoire suggérant un plus grand dynamisme évolutif, et que son aire de répartition est infiniment plus vaste que celle des autres espèces du genre.

Les 4 autres espèces constituent un bloc assez homogène, d'autant plus qu'il n'est pas possible de les ordonner de façon linéaire à l'aide des principaux caractères morphologiques communs à plusieurs espèces: par exemple, le caractère "étamines très saillantes à filets très longs" se superpose au caractère "fornices insérés au-dessous du milieu de la corolle", ce qui permet de distinguer les *P. atlanticum* et *P. lanatum* des *P. Watieri* et *P. tubiflorum*; mais ces deux caractères sont recoupés par les caractères "nucules comprimées" et "corolles plus ou moins incluses dans le calice", qui distinguent cette fois les *P. Watieri* et *P. atlanticum* des deux autres espèces. Ainsi, lorsqu'on cherche à sélectionner parmi ces 4 espèces celle qui s'éloigne le plus du *P. cheirifolium* et des *Cynoglossum*, le choix entre les *P. atlanticum* et *P. lanatum* est délicat: tous deux possèdent des étamines très saillantes et des fornices

insérés dans la moitié inférieure de la corolle. Par la forme de ses nucules, le *P. lanatum* s'oppose plus que le *P. atlanticum* au *P. cheirifolium* et aux *Cynoglossum*; mais sa corolle est exserte. Le *P. atlanticum* de son côté s'oppose au *P. cheirifolium* par sa corolle incluse dans le calice, alors que ses nucules en sont moins différentes que celles du *P. lanatum*. C'est pourtant le *P. atlanticum* que, de façon évidemment un peu arbitraire, nous avons choisi pour espèce-type du genre *Pardoglossum*, en tenant compte à la fois de ses nucules intermédiaires entre les deux extrêmes, et de sa rigoureuse endémicité qui l'oppose nettement au *P. cheirifolium*.

Les *P. Watieri* et *P. tubiflorum* semblent plus proches du *P. cheirifolium* que les deux autres espèces par leurs fornices insérés dans la moitié supérieure de la corolle et leurs étamines à filets courts. Les nucules du *P. Watieri* sont très semblables à celles du *P. cheirifolium*, celles du *P. tubiflorum* très différentes. Par contre, la corolle du *P. tubiflorum* dépasse nettement le calice, comme celle du *P. cheirifolium*, alors que celle du *P. Watieri* l'égale ou la dépasse à peine. Chez le *P. Watieri* enfin, comme chez le *P. cheirifolium*, le pollen présente des pores inscrits dans des sillons très particuliers. Suivant des modalités qui leur sont propres, chacune de ces deux espèces se situe donc morphologiquement entre le *P. cheirifolium* d'une part, les *P. atlanticum* et *P. lanatum* d'autre part.

Si l'on tient compte des répartitions géographiques respectives des 5 espèces, un certain nombre de coïncidences méritent réflexion. Le *P. cheirifolium* est la seule espèce du genre à ne pas être endémique d'Afrique du Nord, son aire débordant largement sur l'Europe méditerranéenne occidentale, comme du reste les espèces de *Cynoglossum* représentées en Afrique du Nord; elle est en outre beaucoup plus largement distribuée en Afrique du Nord que chacune des 4 autres, puisqu'elle s'étend depuis les plaines atlantiques méridionales du Maroc (Tekna) jusqu'à la Cyrénaïque, recouvrant intégralement les aires respectives des 4 autres *Pardoglossum*.

A l'opposé chacune des autres espèces possède une aire restreinte et limitée à une région bien distincte d'Afrique du Nord. La plus exiguë de ces aires est celle du *P. atlanticum* (Moyen Atlas central et bordure sud du Saïs). Il est relayé vers le sud-ouest, apparemment sans contact, par le *P. Watieri*, qui occupe le bas des versants atlantiques du Moyen Atlas et du Haut Atlas depuis Khnifra jusqu'aux Mesfioua au sud-est de Marrakech. Toujours sans contact, le *P. lanatum* prend le relais du *P. atlanticum* vers le nord-est, à partir de Taza. Cette espèce possède une aire bien plus étendue que les deux précédentes: elle atteindrait la région de Tanger et, par l'ensemble des chaînes du Maroc oriental et les Hauts-Plateaux, elle rejoint l'Algérie septentrionale où elle est commune jusqu'à l'est d'Alger, trouvant sa limite orientale dans la vallée de l'oued Sahel au sud du Djurdjura. Le *P. tubiflorum* enfin apparaît à quelque distance au sud-est, (Bordj-bou-Argeridj) et s'étend à travers le Tell et les Hauts-Plateaux constantinois jusqu'en Tunisie septentrionale et moyenne, où il atteint la côte orientale; dans ce cas également, les aires du *P. lanatum* et du *P. tubiflorum* semblent presque contiguës, mais sans partie commune.

Les espèces les plus différentes du *P. cheirifolium* et des *Cynoglossum*, *P. atlanticum* et *P. lanatum*, sont donc situées au centre de l'aire nord-africaine du genre alors que les espèces situées aux extrémités ouest (*P. Watieri*) et est (*P. tubiflorum*) de cette aire présentent plus d'affinités avec le genre *Cynoglossum* par l'intermédiaire du *P. cheirifolium*.

Ces observations sont trop fragmentaires pour permettre une reconstitution de l'origine et de l'évolution du genre *Pardoglossum* dans ses rapports avec le genre voisin *Cynoglossum*. A défaut de données supplémentaires, nous exposerons cepen-

dant, au risque de paraître présomptueux, les hypothèses de travail que nous suggèrent les premiers éléments réunis.

Le genre *Pardoglossum* et les "vrais Cynoglosses" (*Cynoglossum* du sous-genre *Cynoglossum*) sont indéniablement proches parents au sein de la tribu des Cynoglossées. Parmi les caractères qui les différencient, un seul nous semble susceptible, dans l'état actuel des connaissances, de donner des indications sur l'évolution du groupe: l'existence de bractées dans les cymes de *Pardoglossum* a toutes chances de représenter une survivance de la morphologie originelle des cymes scorpioïdes de Boraginacées. Ce caractère, que l'on peut raisonnablement tenir pour archaïque — il saurait difficilement être interprété comme une acquisition secondaire récente — aurait plus ou moins régressé chez la plupart des autres genres de la tribu. Les données caryologiques qu'il a réunies conduisent par ailleurs Britton (1951) à estimer que la tendance évolutive générale des Boraginacées ferait passer de plantes diploïdes vivaces et ligneuses à des plantes herbacées vivaces, bisannuelles puis annuelles parallèlement à une polyploïdie croissante; or il se trouve que les Cynoglosses du Bassin méditerranéen occidental sont bisannuels, ainsi que le *P. cheirifolium*, alors que les autres *Pardoglossum* sont vivaces. Certes, la conclusion de Britton s'appuie sans doute sur un nombre de comptages trop restreint pour être accueillie sans réserves, et il serait imprudent de chercher à en tirer parti à l'intérieur même d'une tribu alors qu'elle exprime un phénomène général à l'intérieur de la famille prise dans son ensemble. Elle suggère simplement que le type biologique doit sans doute être pris en compte dans l'étude de l'évolution du groupe, et l'on peut se demander si les *Pardoglossum* vivaces ne sont pas effectivement moins évolués que les Cynoglosses bisannuels. Quoi qu'il en soit, il serait assez séduisant de voir dans le genre *Pardoglossum* un ensemble d'espèces ayant conservé quelques caractères plus archaïques que les autres Cynoglossées (et en particulier les *Cynoglossum*) à pollen de type B. Or les *Pardoglossum* se trouvent situés sur la périphérie de l'aire des Cynoglossées à pollen de type B, dont le centre de variation maximum (et probablement le berceau) est beaucoup plus oriental. Cette disposition cadrerait bien avec le principe de Matthew (1915) cité par Babcock (1947) qui en trouve plusieurs confirmations dans son étude du genre *Crepis*: l'extension centrifuge des éléments les plus anciens d'un groupe à partir de leur centre commun de dispersion s'accompagne de l'apparition d'éléments plus évolués à proximité de ce centre.

Si cette hypothèse était confirmée, il conviendrait de la compléter en recherchant les mécanismes génétiques et évolutifs susceptibles de rendre compte des autres remarques que nous avons formulées: répartition géographique et morphologie du *P. cheirifolium*, intermédiaires entre celles des autres *Pardoglossum* et celles des Cynoglosses; répartition géographique et morphologie des *P. Watieri* et *P. tubiflorum*, intermédiaires entre celles du *P. cheirifolium* d'une part, celles des *P. atlanticum* et *lanatum* d'autre part... Il va de soi que nous ne saurions préciser davantage d'éventuelles hypothèses de travail sans pousser plus loin nos recherches. C'est bien entendu aux différentes techniques de la biosystématique qu'il faudrait faire appel, et pour commencer à la caryologie. Une première investigation sommaire dans ce sens ne nous a apporté que des résultats décevants: des comptages rapides réalisés chez les *P. atlanticum* et *P. cheirifolium* (méiose mâle) nous ont donné dans les deux cas un nombre haploïde de  $n = 12$ , nombre qui demande cependant confirmation. Or ce nombre est celui que l'on trouve chez la quasi-totalité des *Cynoglossum* qui ont été étudiés (Britton 1951). Il serait pourtant extrêmement intéressant, sinon au niveau des genres *Cynoglossum* et *Pardoglossum*, du moins à celui des différentes

espèces de *Pardoglossum*, de pousser plus loin l'étude biogéographique et de caractériser l'endémisme des *Pardoglossum* dans le cadre défini par les travaux de Favarger & Contandriopoulos (1961).

**Les problèmes posés par l'espèce *Rindera gymnandra* (Cosson) Gürke, 1897: 105.**  
 – *Mattia gymnandra* Cosson, 1856: 708; 1897: 80-81 et tab. 149.

Dans le contexte de notre étude, le cas du *Rindera gymnandra* apparaît comme tout à fait exceptionnel. C'est en examinant systématiquement les échantillons disponibles de Cynoglossées que nous avons eu la grande surprise de découvrir chez cette espèce un pollen identique à celui des *Pardoglossum*. Or tous les autres échantillons de *Rindera* que nous avons pu analyser présentent un pollen d'un type voisin de celui des *Cynoglossum* du sous-genre *Cynoglossum*, c'est-à-dire de type B. Nous n'aurions cependant jamais pensé à rapprocher le *R. gymnandra* du genre *Pardoglossum*: comme tous les *Rindera*, cette espèce possède des nucules entourées d'une aile large et plane. Ces nucules semblent lisses à première vue, comme c'est le cas pour la majorité des espèces du genre, où les épines glochidiées sont peu fréquentes et petites. Par ailleurs, les inflorescences sont totalement dépourvues des bractées florales caractéristiques des *Pardoglossum*.

Toutefois, un examen attentif des nucules nous a permis de déceler sur les marges des ailes un petit nombre de minuscules appendices glochidiés dont la présence avait échappé à Cosson: ni la diagnose, ni les magnifiques planches des "Illustrationes" (1897: tab. 149; iconographie réalisée par Ch. Cuisin sous la direction de G. Baratte après la mort de Cosson, comme l'indique l'avertissement du vol. 2 des "Illustrationes") n'en font mention. Par contre, ces appendices figurent, quoique mal représentés et très exagérés, sur le dessin de détail par ailleurs peu exact de Quézel & Santa (1963: 771, pl. 76 n° 2242). La surface des nucules est parfaitement lisse, et ne porte même pas de pustules comme chez les *Cynoglossum*: on ne trouve de petites pustules spinuleuses qu'à la base des épines glochidiées et sur leurs hampes.

En outre, le *R. gymnandra* serait une des rares espèces du genre pourvues d'étamines à filets longuement saillants, exactement comme les *Pardoglossum atlanticum* et *P. lanatum*. Seules le *R. Bungei* et l'espèce voisine *R. media* présentent ce même caractère; mais leurs nucules possèdent une aile dédoublée très originale, qui a incité Brand à créer le genre *Bilegnum*. Il faut reconnaître que, plus encore que l'aspect général de la plante, qui est commun à de nombreuses Cynoglossées, la morphologie florale du *R. gymnandra* est fort semblable à celle du *P. atlanticum* ou du *P. lanatum*: seule différence notable, les fornices s'insèrent au-dessus du milieu de la corolle, comme chez le *P. tubiflorum*. Les corolles, réputées "ochroleuques" (Cosson, l.c.) ou "rouge-jaunâtre" (Battandier 1888: 615; Quézel & Santa 1963: 769), seraient donc en outre d'une teinte voisine de celle du *P. atlanticum*.

Il semble enfin que la plupart des espèces de *Rindera* (ainsi que du genre voisin *Mattiastrum*) possèdent, comme les *Pardoglossum*, une colonne styloïde à segment distal long: c'est le cas du *R. gymnandra*. Il nous est difficile de poursuivre beaucoup plus loin la comparaison du *R. gymnandra* avec les autres espèces du genre, car celui-ci semble lui-même assez mal délimité par rapport aux autres genres à nucules ailées tels que les *Mattiastrum* et *Paracaryum*; ces derniers, réunis en un seul genre

*Paracaryum* par Johnston (1924), devraient avoir des anthères incluses alors que les *Rindera* en auraient d'exsertes; à défaut de matériel d'herbier, les illustrations de Brand (1921) sont loin d'être probantes à ce sujet. Popov (1953: 566) accepte le regroupement de Johnston dans la "Flore d'U.R.S.S.", estimant même que tous les intermédiaires existent entre le genre *Rindera* et le genre *Paracaryum* ainsi défini; alors que Riedl (1967) maintient dans "Flora iranica" la distinction entre les trois genres. Quant aux pollens de ces plantes que nous avons pu examiner, ils possèdent tous une ceinture équatoriale. Dès 1856, Cosson avait proposé de créer pour le *Rindera gymnandra* le sous-genre *Mattia*, qu'il considérait comme intermédiaire entre les *Mattia* (= *Rindera*) et les *Paracaryum*; si les affinités envisagées par Cosson nous semblent discutables, la création d'un taxon infragénérique pour cette espèce semble au contraire parfaitement fondée. Quoi qu'il en soit, il est fort troublant de constater que l'espèce *R. gymnandra*, même s'il convient ultérieurement de la rapprocher d'un autre genre, possède une aire totalement disjointe de celle de ses plus proches parents, isolée dans le Djurdjura où elle fait figure d'endémique rare et très rigoureusement localisée: pelouses montagneuses du Djurdjura occidental, au-dessus de 1600 m (Debeaux 1894); association à *Ranunculus millefoliatus* et *Alyssum spinosum*, dans les fissures et lapiez calcaires jusqu'à 2300 m (Quézel 1957: 205-208). Toutes les autres espèces du genre sont beaucoup plus orientales (Asie occidentale et Europe orientale), atteignant au plus près la Grèce, la Turquie ou le Liban, quant aux *Mattiastrum* et *Paracaryum*, localisés du Bassin méditerranéen oriental jusqu'à l'Inde, ils ne dépassent pas vers l'ouest la Turquie et l'Égypte.

Le *Rindera gymnandra* fait donc figure de paléoendémique, au sens où l'entendent Favarger & Contandriopoulos (1961). Toutefois, cette espèce se trouve localisée, dans le Djurdjura, à proximité de la limite orientale du *P. lanatum* et de la limite occidentale du *P. tubiflorum*, qui croissent tous deux à des altitudes moins élevées. Doit-on interpréter les analogies évoquées entre les pollens et la morphologie florale de ces espèces comme résultant d'un très ancien phénomène d'hybridation entre les *Rindera* et les *Pardoglossum*? Peut-on au contraire supposer que le *R. gymnandra* joue au sein du genre *Rindera* le rôle d'un patroendémique? Se pourrait-il, dans cette hypothèse, que les Cynoglossées à pollen de type D constituent le reliquat d'un groupe ancestral par rapport à celles à pollen de type B: les *Pardoglossum* évoquant l'origine des Cynoglossées à nucules aptères, le *R. gymnandra* celle des Cynoglossées à nucules ailées?

Seule la caryologie offre des chances raisonnables, bien que malheureusement incertaines, de répondre à ce type de questions. Néanmoins, en attendant de réunir les observations nécessaires, il n'est pas inutile de replacer le *R. gymnandra* dans un contexte biogéographique plus large, qui permettra éventuellement de sélectionner les plus vraisemblables de ces hypothèses contradictoires.

Quézel (1957: 364 et seq.) incorpore le *R. gymnandra* aux taxons "méditerranéens-orientaux" de la flore des hautes montagnes d'Afrique du Nord. La plupart des espèces de cet élément dérivent de souches montagnardes du Proche-Orient qui, d'après cet auteur, se seraient répandues progressivement sur tous les massifs montagneux de la Mésogée tertiaire. Au sein de cet élément, le *R. gymnandra* appartient plus précisément à un groupe de taxons "oro-méditerranéens orientaux méridionaux" qui ont gagné l'Afrique du Nord par la bordure sud de la mer Méditerranée. Un petit nombre des espèces de ce groupe se retrouvent depuis les Atlas marocains jusqu'aux montagnes du Bassin méditerranéen oriental, ou même plus à l'Est, avec une aire analogue à celle du genre *Cedrus*; d'autres espèces, bien

plus nombreuses, sont endémiques des Atlas marocains tout en possédant des vicariantes orientales. Quelques genres orophiles enfin "sont représentés par un nombre réduit d'espèces alors qu'ils présentent un grand développement dans le Bassin méditerranéen oriental et le Proche-Orient". Quoi qu'il en soit, rares sont les espèces du groupe oro-méditerranéen oriental méridional qui existent dans les hautes montagnes du domaine numide (Aurès, Djurdjura): la plupart d'entre elles n'ont subsisté que dans les Atlas marocains. Dans ces conditions, deux espèces le *Rindera gymnandra* et le *Crepis faureliana*, font figure originale: à l'inverse du cas général, endémiques l'une du Djurdjura, l'autre des Aurès, elles ne se retrouvent pas plus à l'ouest. En outre, de tous les genres orophiles mésogéens orientaux présents en Afrique du Nord, le *Rindera* est le seul à ne pas avoir atteint les Atlas marocains (Quézel, l.c.: 369) ou à en avoir disparu. Certes, d'autres espèces orophiles d'origine orientale ne dépassent pas l'Algérie vers l'ouest: aucune cependant n'est endémique, de sorte qu'il est possible de reconstituer leur itinéraire, qui passe par l'Europe, et de supposer qu'il s'agit d'un contingent de pénétration plus récente; le haut degré d'individualité du *R. gymnandra* et du *Crepis faureliana* permet de les en distinguer facilement. Quézel (l.c.: 410) estime que c'est vers l'Oligocène ou la première moitié du Miocène que serait parvenu en Afrique du Nord le plus ancien contingent d'orophytes orientaux, qui serait en particulier à l'origine de la plupart des taxons oro-méditerranéens orientaux méridionaux.

On voit que le *R. gymnandra* est original à plus d'un point. Biogéographiquement, son cas semble particulièrement comparable à celui du *Crepis faureliana*. De fait, l'étude de Babcock (1947) sur le genre *Crepis* confirme cette similitude. Comme c'est vraisemblablement le cas chez une bonne partie des Cynoglossées, le genre *Crepis* possède un centre de dispersion situé en Asie centrale, à partir duquel il s'est largement répandu dans le Monde. Ainsi, la section *Macropodes*, à laquelle appartient le *Crepis faureliana*, s'étend depuis les Atlas marocains jusqu'en Extrême-Orient et en Ethiopie. Le *Crepis hookeriana* (Haut Atlas, Rif), quoique très affine du *C. faureliana*, est un peu plus primitif; ces deux espèces, éloignées du centre de dispersion du genre, sont assez peu évoluées: d'après Babcock, le genre *Crepis* et ses sections les plus primitives satisfont au principe de Matthew dont nous avons déjà parlé. Ainsi, certaines régions privilégiées, telles que les montagnes d'Afrique du Nord, auraient pu conserver quelques taxons primitifs, dont les homologues peuvent avoir disparu du centre d'origine du groupe, où domineraient par contre un grand nombre de taxons plus récents et plus évolués. Il est évidemment prématuré d'appliquer ce schéma aux Cynoglossées; parmi les diverses hypothèses proposées plus haut, l'analogie avec les *Crepis* suggère cependant que les *Pardoglossum* et le *R. gymnandra* pourraient bien être plus primitifs que les taxons voisins (*Cynoglossum* du sous-genre *Cynoglossum*, autres *Rindera*). Seule la mise en œuvre de recherches plus approfondies, caryologiques en particulier, nous permettra peut-être d'évaluer le bien-fondé de cette analogie, et de mieux comprendre l'évolution des Cynoglossées dans le temps et dans l'espace.

### Remerciements

Ce travail a été entrepris en 1964, et les circonstances nous ont obligés à l'interrompre à plusieurs reprises: sans l'aide amicale dont nous avons si souvent

bénéficié, sans doute aurions-nous renoncé à le poursuivre et à le mener à terme. C'est pour nous un agréable devoir de remercier d'abord M. Ch. Sauvage (Directeur du Laboratoire de systématique et géobotanique méditerranéennes, Institut de botanique, Montpellier), pour les conseils si avisés et les encouragements qu'il n'a cessé de nous prodiguer; il nous a en outre autorisés, alors qu'il était Directeur de l'Institut de botanique de Montpellier, à effectuer les prélèvements nécessaires dans les Herbiers de cet établissement; M. L. Granel de Solignac, Conservateur de ces Herbiers, nous y a très aimablement guidés, et nous a fait ensuite parvenir des exsiccata à plusieurs reprises: nous l'en remercions très sincèrement. M. J. Brouard a consacré bénévolement un temps considérable à une illustration photographique pleine de difficultés que nous n'aurions pu surmonter sans sa compétence et son enthousiasme: qu'il trouve ici l'expression de notre chaleureuse gratitude. A M. P. Jovet (Centre national de floristique, Paris), ainsi qu'à M. Bellouas (Tizi-Ouzou), M<sup>m</sup>e M. Van Campo et M. Ph. Guinet (Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier), M. A. Pons (Université de Provence, Marseille), qui ont bien voulu manifester leur intérêt pour nos recherches en nous aidant à nous procurer du matériel et en nous faisant bénéficier de leurs remarques et suggestions, nous tenons enfin à exprimer nos vifs remerciements.

#### Annexe: liste des espèces de Boraginacées citées dans le texte

Les noms en *italique* correspondent à la classification et la nomenclature adoptées dans le texte; chaque synonyme, cité dans la liste en caractères ordinaires, renvoie au nom adopté. Les nombres donnés entre parenthèses pour certaines espèces sont les numéros des préparations de pollen des différents échantillons étudiés; ceux en *italique* correspondent aux préparations utilisées pour réaliser les planches d'illustrations photographiques. Dans certains cas, les synonymes les plus importants ont été cités à la suite du nom retenu.

Tribu des *Boragineae* = *Anchuseae* DC.

*Symphytum orientale* L.

Tribu des *Cynoglosseae* DC.

*Adelocaryum* Brand, cf. *Lindelofia*

*Anchusa lanata* Desf., cf. *Pardoglossum tubiflorum*

*Anchusa lanata* L., cf. *Pardoglossum lanatum*

*Bilegnum* Brand, cf. *Rindera*

*Cynoglossum* L. (espèce-type: *C. officinale* L.)

sous-genre *Cynoglossum*

*C. cheirifolium* L., cf. *Pardoglossum*

*C. clandestinum* Desf. (1063)

*C. Columnae* Tenore (1321)

*C. creticum* Mill. (855)

*C. Dioscoridis* Vill. (1316, 1855, 1857)

*C. divaricatum* Stephan (1584)



- C. germanicum* Jacq.  
*C. magellense* Tenore (1593, 1317)  
*C. officinale* L. (1577, 1856)  
*C. Salesianorum* Sennen, cf. *Pardoglossum cheirifolium*  
*C. virginianum* L. (1600; fort pourcentage de grains avortés)  
*C. Watieri* (Batt. & Maire) Br.-Bl. & Maire, cf. *Pardoglossum*  
 sous-genre *Eleutherostylum* (Brand) H. Riedl  
*C. coeslestinum* Lindl. (1852)  
*C. coeruleum* Hochst (1579)  
*C. nervosum* Benth. ex C. B. Clarke (1596)  
 sous-genre *Papilligerum* H. Riedl  
*C. amabile* Stapf & Drummond (1570)  
 sous-genre *Paracynoglossum* (M. Popov) H. Riedl  
*C. australe* R. Brown (1576)  
*C. glochidiatum* Wall. (1587, 1601)  
*C. lanceolatum* Forssk. (1578, 1590)  
*C. latifolium* R. Brown (1591)  
*C. Rochelia* DC. (1597)  
*C. zeylanicum* (Vahl) Thunb. (1586)  
*Kuschakewiczia* Regel & Smirnow  
*K. turkestanica* Regel & Smirnow = *Solenanthus turkestanicus* (Reg. & Smirn.)  
 Kusn. (1606)  
*Lindelofia* Lehm.  
*L. anchusoides* (Lindl.) Lehm. = *Adelocaryum anchusoides* (Lindl.) Brand (1572,  
 1602)  
*L. brachystemon* (Fisch. & Mey.) Brand, cf. *Solenanthus*  
*L. cerinthoides* (Boiss.) Brand = *Trachelanthus cerinthoides* (Boiss.) Kunze  
 (1558)  
*L. lanata* (L.) Brand, cf. *Pardoglossum*  
*L. longiflora* (Benth.) Baillon (1604)  
*L. Olga* (Regel & Smirnow) Brand (1605)  
*L. stylosa* (Kar. & Kir.) Brand (1559)  
*L. tubiflora* (Murbeck) Brand, cf. *Pardoglossum*  
*Mattiastrum* (Boissier) Brand  
*M. Aucheri* (DC.) Brand (1619)  
*M. calycinum* (Boiss. & Bal.) Brand (1622)  
*M. corymbiforme* (DC. & A. DC.) Brand (1624)  
*M. cristatum* (Schreb.) Brand (1625)  
*M. leptophyllum* (A. DC.) Brand (1627)  
*M. lithospermifolium* (Lam.) Brand (1623, 1629)  
*M. racemosum* (Schreb.) Brand (1620)  
*M. Straussii* (Hausskn. & Bornm.) Brand (1631)  
*Paracaryum* (A. DC.) Boissier  
*P. hirsutum* (DC.) Boiss. (1633)  
*P. intermedium* (Fresen.) Lipsky (1621, 1628)  
*P. rugulosum* (DC.) Boiss. (1630)  
*P. undulatum* Boiss. = *P. strictum* (C. Koch) Brand, *nomen confusum* (cf.  
 Riedl 1967: 100) (1634)  
*Omphalodes* P. Miller (espèce-type: *O. verna* Moench)

- O. litoralis* Lehm. (1860)  
*O. linifolia* (L.) Moench (1722, 1858)  
*O. lusitanica* (L.) Pourr. (1859)  
*Pardoglossum* Mathez & Barbier (espèce-type: *P. atlanticum* (Pitard) Mathez & Barbier)  
*P. atlanticum* (Pitard) Mathez & Barbier = *Solenanthus atlanticus* Pitard (1059)  
*P. cheirifolium* (L.) Mathez & Barbier = *Cynoglossum cheirifolium* L. = *C. Salesianorum* Sennen (1062, 1320, 1368, 1531, 1574, 1575, 1580, 1581, 1598, 1853, 1854)  
*P. lanatum* (L.) Mathez & Barbier = *Solenanthus lanatus* (L.) DC. = *Lindelofia lanata* (L.) Brand (813, 904)  
*P. tubiflorum* (Murbeck) Mathez & Barbier = *Solenanthus tubiflorus* Murbeck = *Lindelofia tubiflora* (Murb.) Brand (1411)  
*P. Watieri* (Batt. & Maire) Mathez & Barbier = *Solenanthus Watieri* Batt. & Maire = *Cynoglossum Watieri* (Batt. & Maire) Br.-Bl. & Maire (1097)  
*Rindera* Pallas; espèce-type: *R. tetraspis* Pallas  
*R. Bungei* (Boiss.) Gürke = *Bilegnum Bungei* (Boiss.) Brand  
*R. caespitosa* (A. DC.) Bunge (1613)  
*R. cyclodonta* Bunge (1608)  
*R. graeca* Boiss. & Heldr. (1609)  
*R. gymnandra* (Coss.) Gürke (1614)  
*R. lanata* (Lam.) Bunge (1607, 1611, 1615, 1616)  
*R. media* (Turrill) H. Riedl = *Bilegnum medium* Turrill  
*R. tetraspis* Pallas (1610)  
*R. umbellata* (Waldst. & Kit.) Bunge (1612, 1617)  
*Solenanthus* Ledebour; espèce-type: *S. circinatus* Ledeb.  
*S. apenninus* (L.) Hohenack. (1554, 1573)  
*S. atlanticus* Pitard, cf. *Pardoglossum*  
*S. Bierbersteinii* DC. (1557)  
*S. brachystemon* Fisch. & C. A. Mey. ex Hohenack. = *Lindelofia brachystemon* (Fisch. & Mey.) Brand  
*S. circinatus* Ledeb. (1549, 1550, 1551, 1552, 1553, 1561)  
*S. lanatus* (L.) DC., cf. *Pardoglossum*  
*S. Reverchonii* Degen (1555)  
*S. stamineus* (Desf.) Wettst. (1560, 1564)  
*S. tubiflorus* Murbeck, cf. *Pardoglossum*  
*S. turkestanicus* (Regel & Smirnow) Kusn., cf. *Kuschakewiczia*  
*S. Watieri* Batt. & Maire, cf. *Pardoglossum*  
*Trachelanthus* Kunze, cf. *Lindelofia*

Tribu des *Myosotideae* Reichenb.*Myosotis alpestris* SchmidtTribu des *Trichodesmeae* Zak.*Caccinia* Savi; espèce-type: *C. glauca* Savi*C. macranthera* (Banks & Soland.) Brand (1566)*C. strigosa* Boiss. (1567)*Suchtelenia* Kar. ex Meisner; espèce-type: *S. calycina* (C. A. Mey.) A. DC.*S. calycina* (C. A. Mey.) A. DC. (1565)

*Trichodesma* R. Brown; espèce-type: *T. zeylanica* (Burnam) R. Br.  
*T. africanum* (L.) R. Br. (1632)  
*T. calcaratum* Cosson (1635)

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

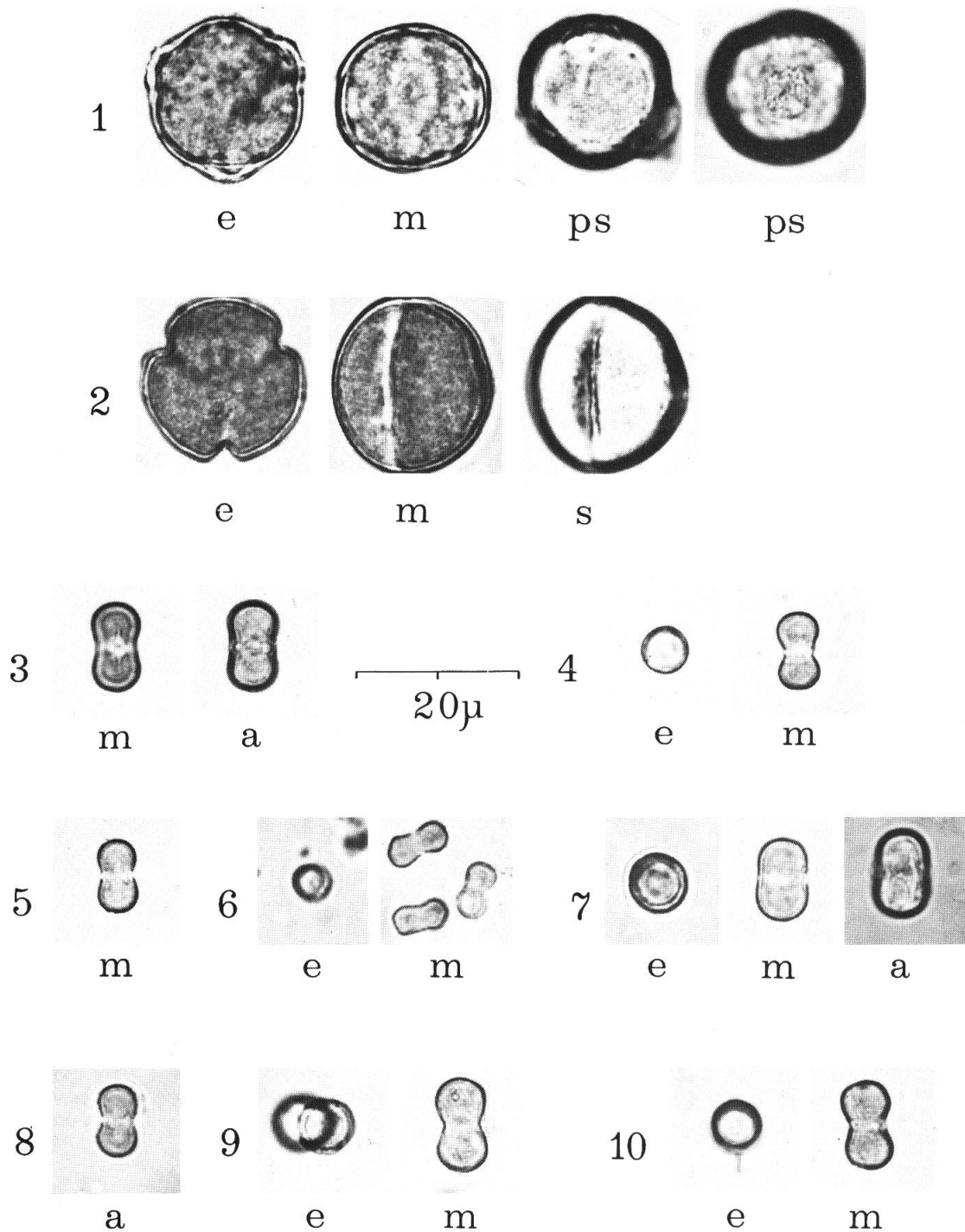
- Aytug, B. (1960) Quelques mensurations des pollens de *Pinus silvestris* L. *Pollen & Spores* 2: 305-309.
- Babcock, E. B. (1947) The genus *Crepis*. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 21; 22.
- Battandier, J.-A. (1888) Dicotylédones. In J.-A. Battandier & L. Trabut: *Flore de l'Algérie*. Alger & Paris.
- & R. Maire (1921) Contribution n° 20. In R. Maire: Contribution à l'étude de la flore de d'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 12: 48.
- Blaise, S. (1972) Problèmes taxonomiques posés par l'homogénéité apparente du genre *Myosotis*. *Candollea* 27: 65-81.
- Bonnet, E. & G. Barratte (1896) *Catalogue raisonné des plantes vasculaires de la Tunisie*. Paris.
- Brand, A. (1921) Boraginaceae – Borraginoideae – Cynoglosseae. In A. Engler: *Das Pflanzenreich* 78 (=IV. 252): 1-183. Leipzig.
- Braun-Blanquet, J. & R. Maire (1922) Contributions à l'étude de la Flore marocaine. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 13 (fasc. 1): 13-22.
- Britton, D. M. (1951) Cytogenetic studies on the Boraginaceae. *Brittonia* 7: 233-266.
- Candolle, A.-P. de (1846) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Vol. 10. Parisiis.
- Cosson, E. (1856) Note sur quelques espèces nouvelles d'Algérie. *Bull. Soc. Bot. France* 3: 704-709.
- (1897) *Illustrationes florae atlanticae*. Vol. 2/7. Paris.
- Cushing, E. J. (1961) Size increase in pollen grains mounted in thin slides. *Pollen & Spores* 3: 265-274.
- Debeaux, O. (1894) *Flore de la Kabylie du Djurdjura*. Paris.
- Desfontaines, R. (1798) *Flora atlantica...* Vol. 1. Paris.
- Favarger, C. & J. Contandriopoulos (1961) Essai sur l'endémisme. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 71: 384-408.
- Gatin, C.-L. (1924) *Dictionnaire de botanique*. Paris.
- Grau, J. & P. Leins (1968) Pollenkorntypen und Sektionsgliederung der Gattung *Myosotis*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 81: 107-115.
- Gürke, M. (1897) Boraginaceae. In A. Engler & K. Prantl: *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 4/3a: 71-131. Leipzig.
- Hervier, J. (1905) Excursions botaniques de M. Elisée Reverchon. *Bull. Acad. Int. Géogr. Bot.* 15: 89-120.
- Huyhn, K.-L. (1971) Le pollen du genre *Arnebia* Forssk. et du genre *Macrotomia* DC. (Boraginaceae), et la position taxonomique particulière du *M. echioides* (L.) Boiss. *Candollea* 26: 165-171.
- Jahandiez, E. & R. Maire (1934) *Catalogue des plantes du Maroc*. Vol. 3. Alger.

- Johnston, I. M. (1924) Studies in the Boraginaceae (III). The old world genera of the Boraginoideae. *Contr. Gray Herb.* 73: 42-73.
- (1952) Studies in the Boraginaceae (XXIII). A survey of the genus *Lithospermum*. *J. Arnold Arbor.* 33: 299-366.
  - (1953a) Studies in the Boraginaceae (XXIV A). Three genera segregated from *Lithospermum*. *J. Arnold Arbor.* 34: 1-7.
  - (1953b) Studies in the Boraginaceae (XXV). Revaluation of some genera of the Lithospermeae. *J. Arnold Arbor.* 34: 258-299.
  - (1954a) Studies in the Boraginaceae (XXVI). Further revaluations of the genera of the Lithospermeae. *J. Arnold Arbor.* 35: 1-81.
  - (1954b) Studies in the Boraginaceae (XXVII). Some general observations concerning the Lithospermeae. *J. Arnold Arbor.* 35: 158-166.
- Le Maout, E. & J. Decaisne (1876) *Traité général de Botanique...* Paris.
- Litardière, R. de (1942) Recherches caryologiques et caryo-taxonomiques sur les Boraginacées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 32: 315-329.
- Murbeck, S. (1898) Contribution à la connaissance de la flore du Nord-Ouest de l'Afrique et plus spécialement de la Tunisie. *Acta Univ. Lund.* 9: 1-46.
- (1905) Contribution à la connaissance de la flore du Nord-Ouest de l'Afrique et plus spécialement de la Tunisie. *Acta Univ. Lund.* 17: 1-83.
  - (1923) *Contribution à la connaissance de la flore du Maroc*. Vol. 2. Lund & Leipzig.
- Pitard, C.-J. (1918, 1931) *Contribution à l'étude de la flore du Maroc*. (Ed. 1, holographe) Tours; (éd. 2) Gap.
- Pitot, A. (1936) Isolement et chute, à maturité, de l'akène de *Symphytum orientale* L. *Bull. Soc. Bot. France* 83: 496-500.
- Popov, M. G. (1953) Boraginaceae. In V. L. Komarov: *Flora U.R.S.S.* Vol. 19. Moskva & Leningrad.
- Quézel, P. (1957) *Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord*. Paris.
- & S. Santa (1963) *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*. Vol. 2. Paris & Gap.
- Riedl, H. (1962) Bemerkungen über *Cynoglossum coelestinum* Lindl. und *C. glochidiatum* Wall. sowie Versuch einer Neugliederung der Gattung *Cynoglossum* L. *Osterr. Bot. Z.* 109: 385-394.
- (1967) Boraginaceae. In K. H. Rechinger: *Flora iranica*, fasc. 48: 1-281. Graz.
- Sauvage, Ch. & J. Vindt (1954) Flore du Maroc... Vol. 2. *Trav. Inst. Sci. Chérifien, Sér. Bot.* 3: 57-192.
- Tarnavski, I. T. & D. Radulescu (1960) Cercetări morfologice asupra microsporilor de Boraginaceae din Flora R. P. Romine. *Stud. Cercet. Biol. (Bucharest)* 12: 73-93.

---

Adresses des auteurs: E. B., Station de recherches apicoles d'El-Koudia, B. P. 22, Temara, Maroc.

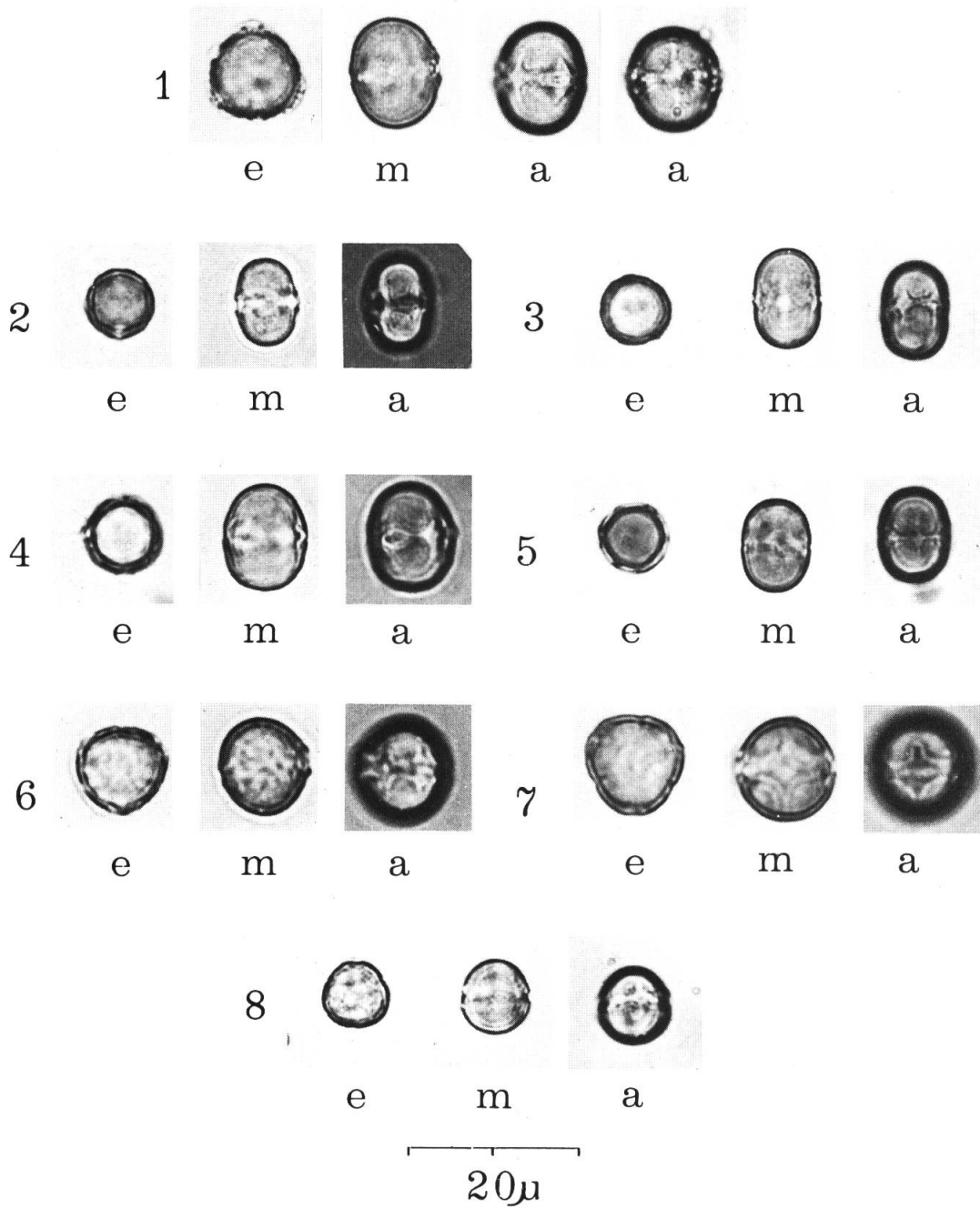
J. M., Laboratoire de taxinomie et écologie des végétaux supérieurs, Institut scientifique chérifien, av. Moulay-Chérif, Rabat, Maroc.



Pollens de type A (1, 2) et C (3 à 10)

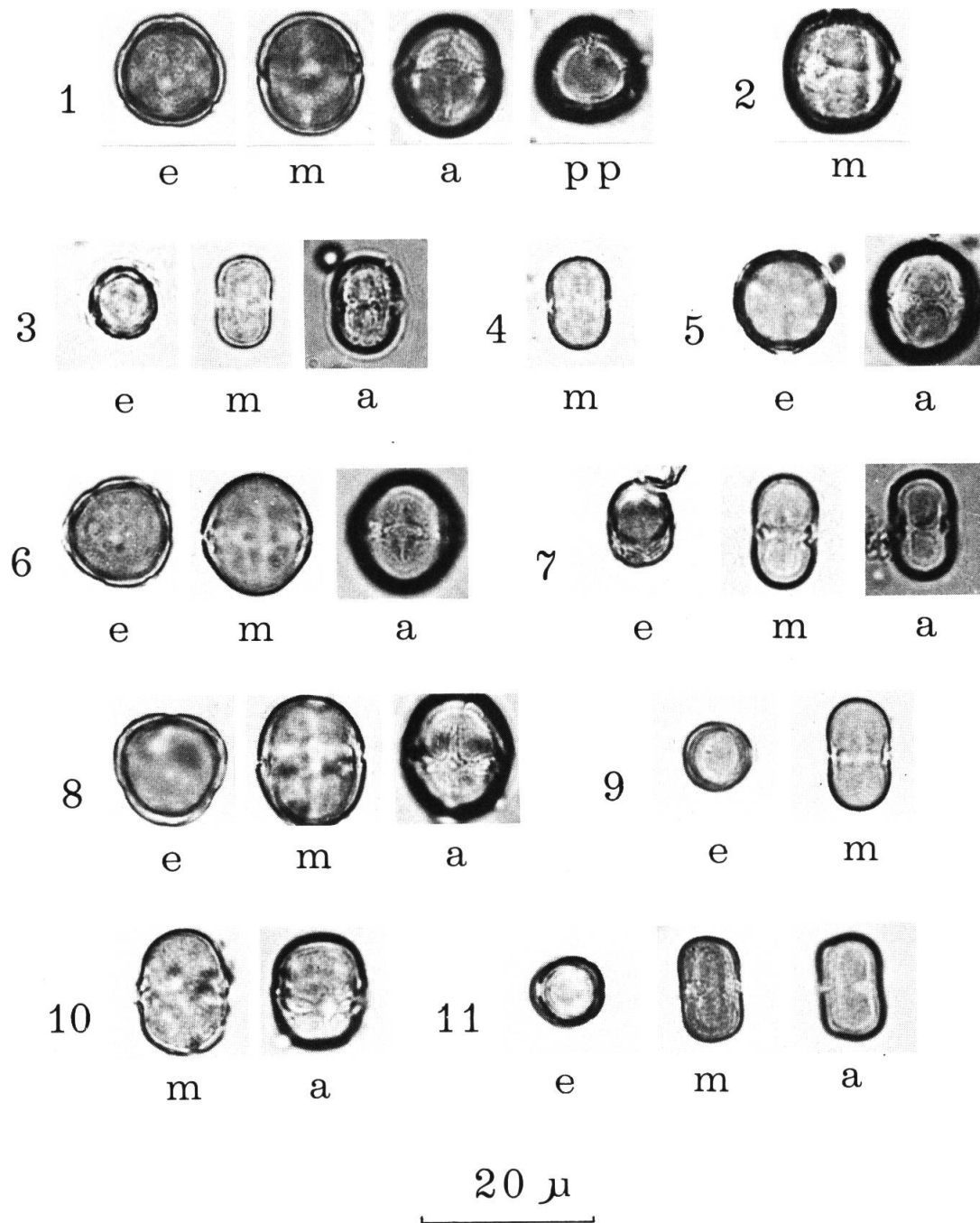
- 1: *Trichodesma calcaratum* (grain turgescent); 2: *Caccinia macranthera* (grain non turgescent);  
 3: *Omphalodes litoralis*; 4: *O. lusitanica*; 5: *Cynoglossum amabile*; 6: *C. coelestinum*; 7: *C. coeruleum*; 8: *C. glochidiatum*; 9: *C. latifolium*; 10: *C. nervosum*

a: apertures (sillons larges ou étroits, ceintures, pores, en vue équatoriale); e: coupe optique équatoriale; m: coupe optique méridienne; p: pore; pp: plage polaire; ps: pseudopore; s: sillon.



Pollens de type B

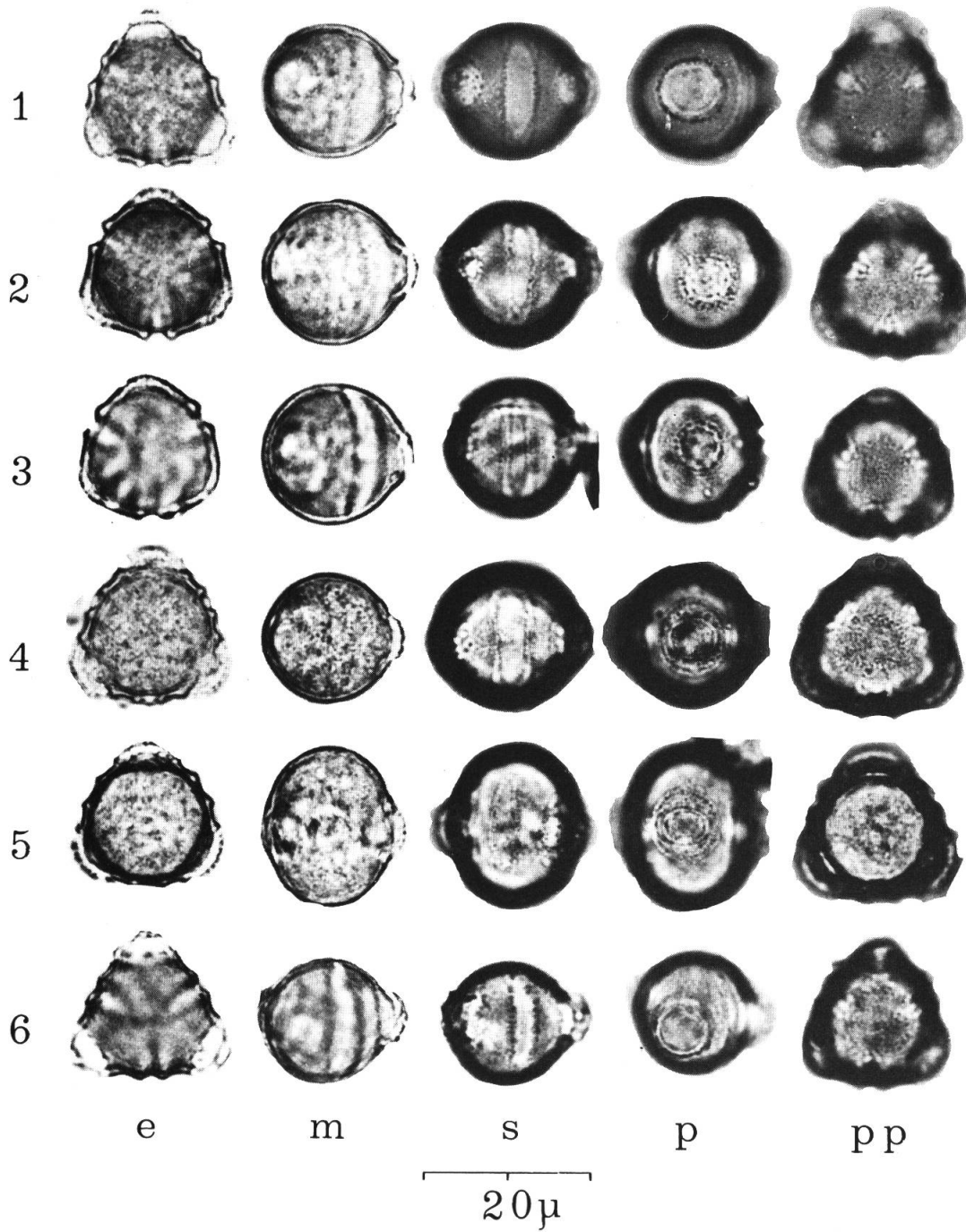
- 1: *Cynoglossum clandestinum*; 2: *C. creticum*; 3: *C. Dioscoridis*; 4: *C. magellense*; 5: *C. officinale*; 6: *Solenanthus circinatus*; 7: *S. stamineus*; 8: *Kuschakewiczia turkestanica*.  
 (Abréviations, voir pl. I).



Pollens de type B (suite)

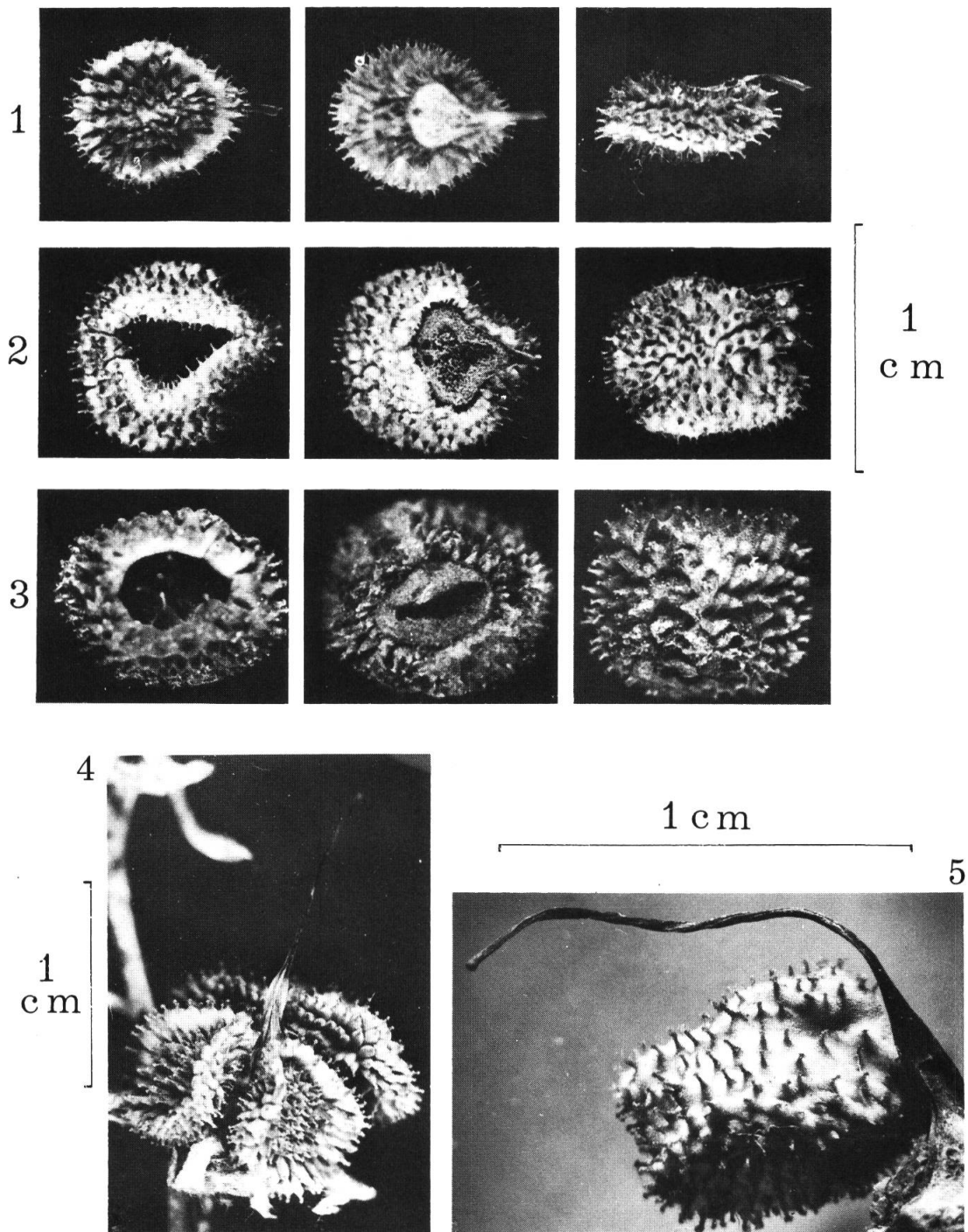
1: *Rindera lanata*; 2: *R. tetraspis*; 3: *Lindelofia anchlussoides*; 4: *L. longiflora*; 5: *L. Olga*; 6: *Mattiastrum corymbiforme*; 7: *M. cristatum*; 8: *M. racemosum*; 9: *Paracaryum hirsutum*; 10: *P. undulatum*; 11: *Suchtelenia calycina*.

(Abréviations, voir pl. I).



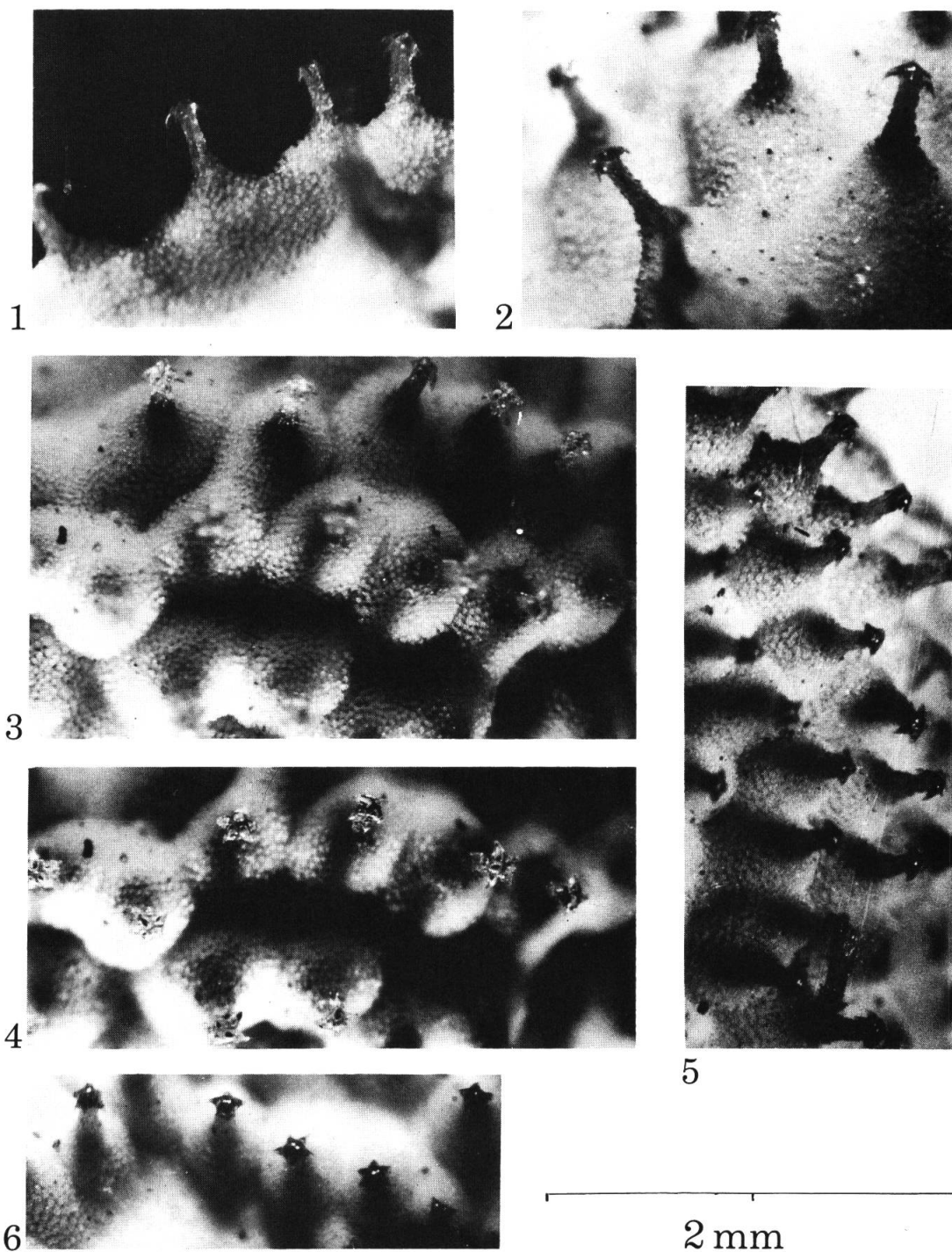
Pollens de type D  
 1: *Pardoglossum atlanticum*; 2: *P. lanatum*; 3: *P. tubiflorum*; 4: *P. Watieri*; 5: *P. cheirifolium*;  
 6: *Rindera gymnantra*.  
 (Abréviations, voir pl. I).



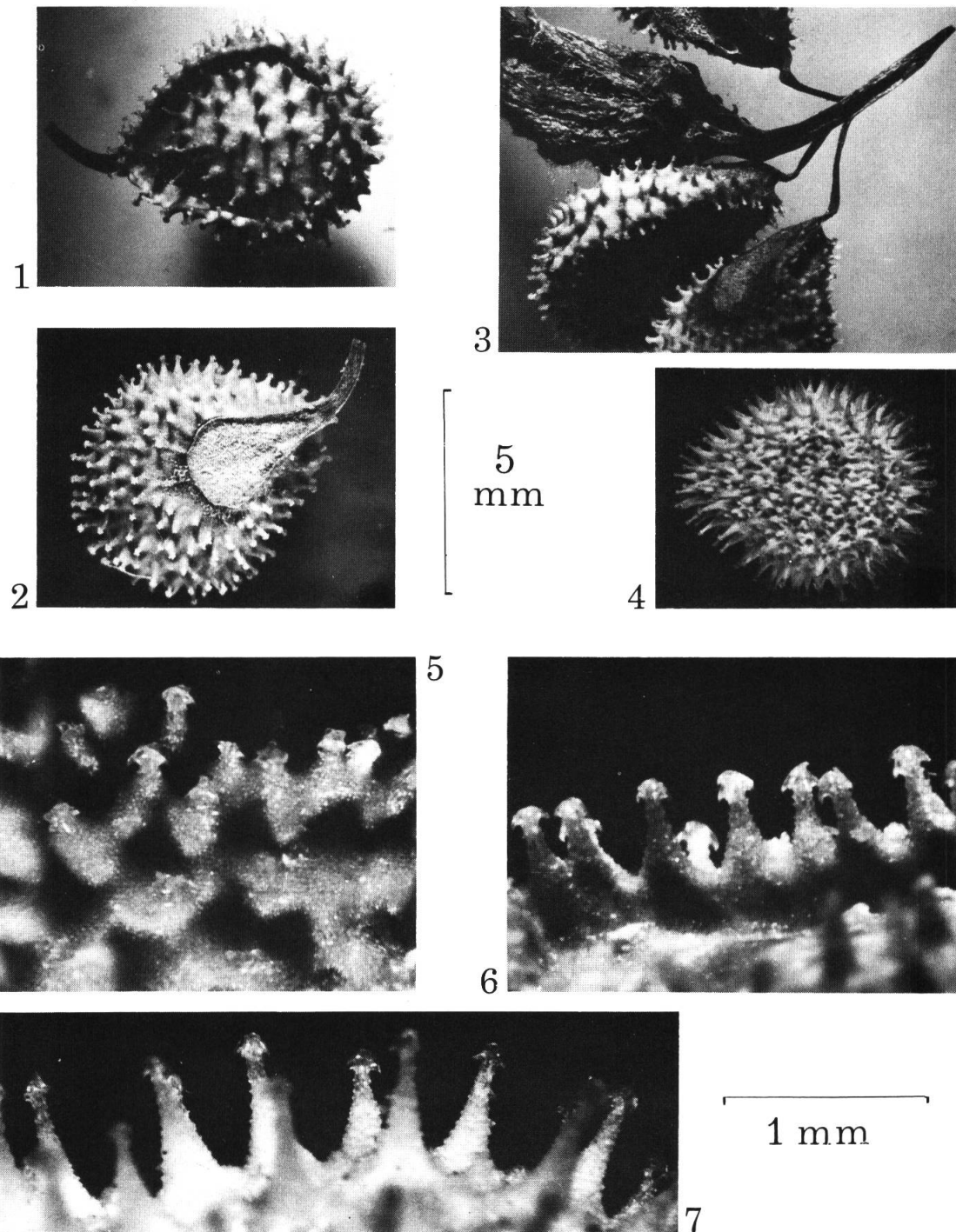


Morphologie des nucules de *Pardoglossum*

1: *P. Watieri*; 2: *P. atlanticum*; 3: *P. lanatum* (nucules vues, de gauche à droite: par leur face externe, par leur aréole d'insertion, de profil; la nucule de *P. lanatum*, provenant d'un herbier, est anormalement comprimée); 4: *P. Watieri*, ensemble des 4 nucules avant déhiscence; 5: *P. atlanticum*, déhiscence d'une nucule (segment distal stytaire beaucoup plus long que le basal gynobasique; sur ce dernier, cicatrice laissée par l'arête d'une nucule).



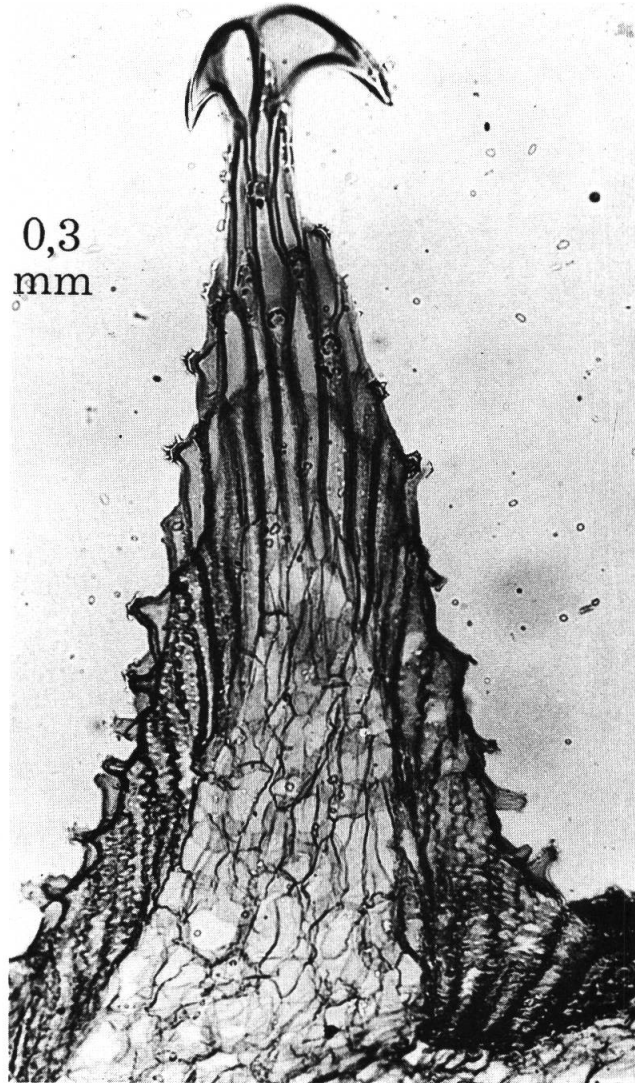
Morphologie des nucules de *Pardoglossum*, suite (épines glochidiées et vésicules en éclairage incident)  
 1-2: *P. atlanticum*; 3-6: *P. cheirifolium* (1, 2 et 5: épines glochidiées vues de profil; 3: vue de dessus, mise au point sur les vésicules couvrant l'épiderme; 4 et 6: vue de dessus, mise au point sur les glochidies).



Morphologie des nucules de *Cynoglossum*  
 1 à 3, 5 et 6: *C. officinale*; 4 et 7: *C. creticum* (1 et 4: nucules vues par leur face externe; 2: nucule vue par sa face interne, aréole d'insertion; 3: déhiscence des nucules; 5 à 7: épines glochidiées vues de profil ou de trois-quarts, on devine les pustules).



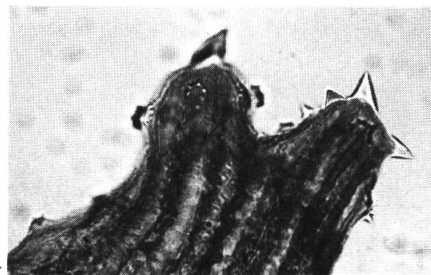
1



2

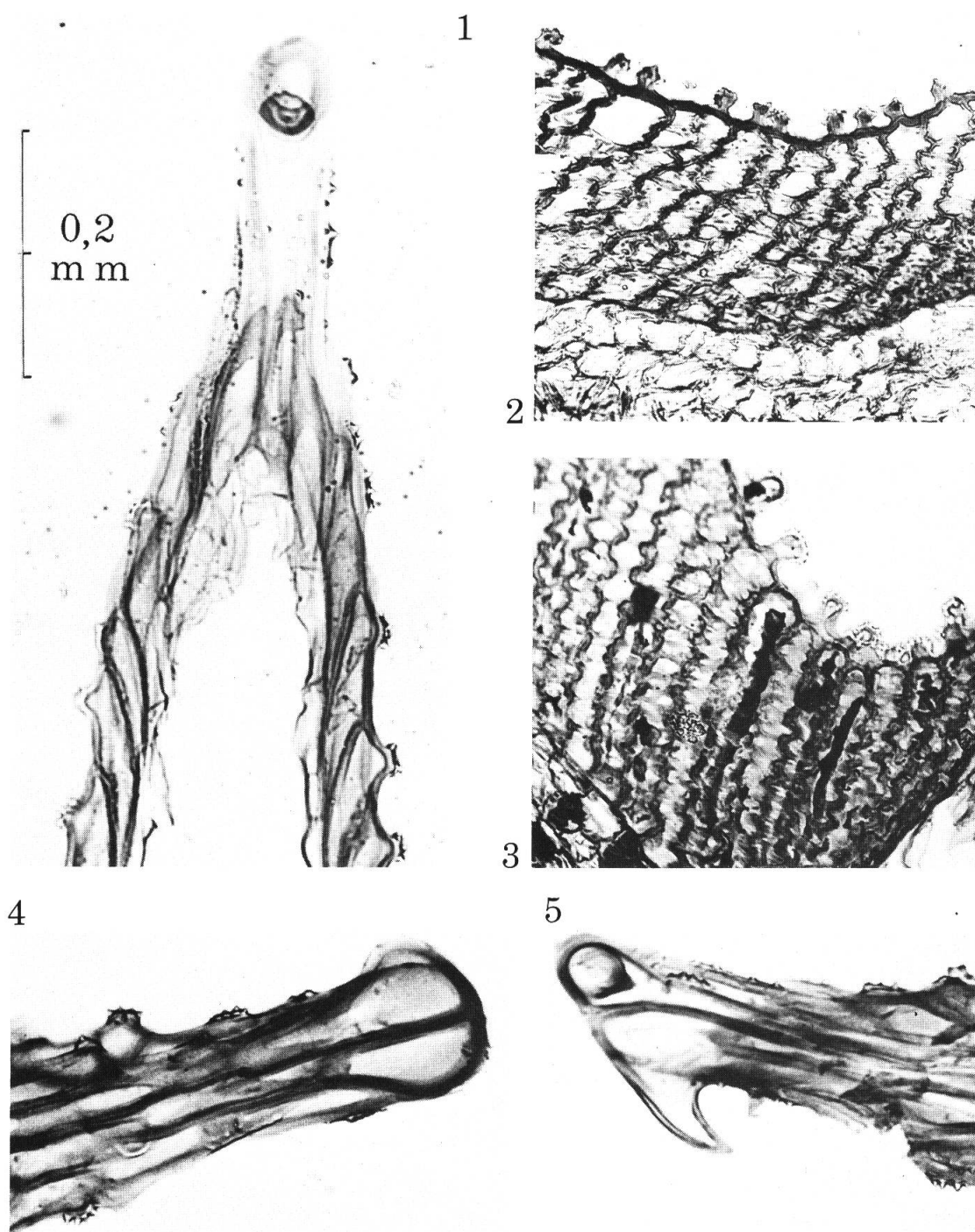


3

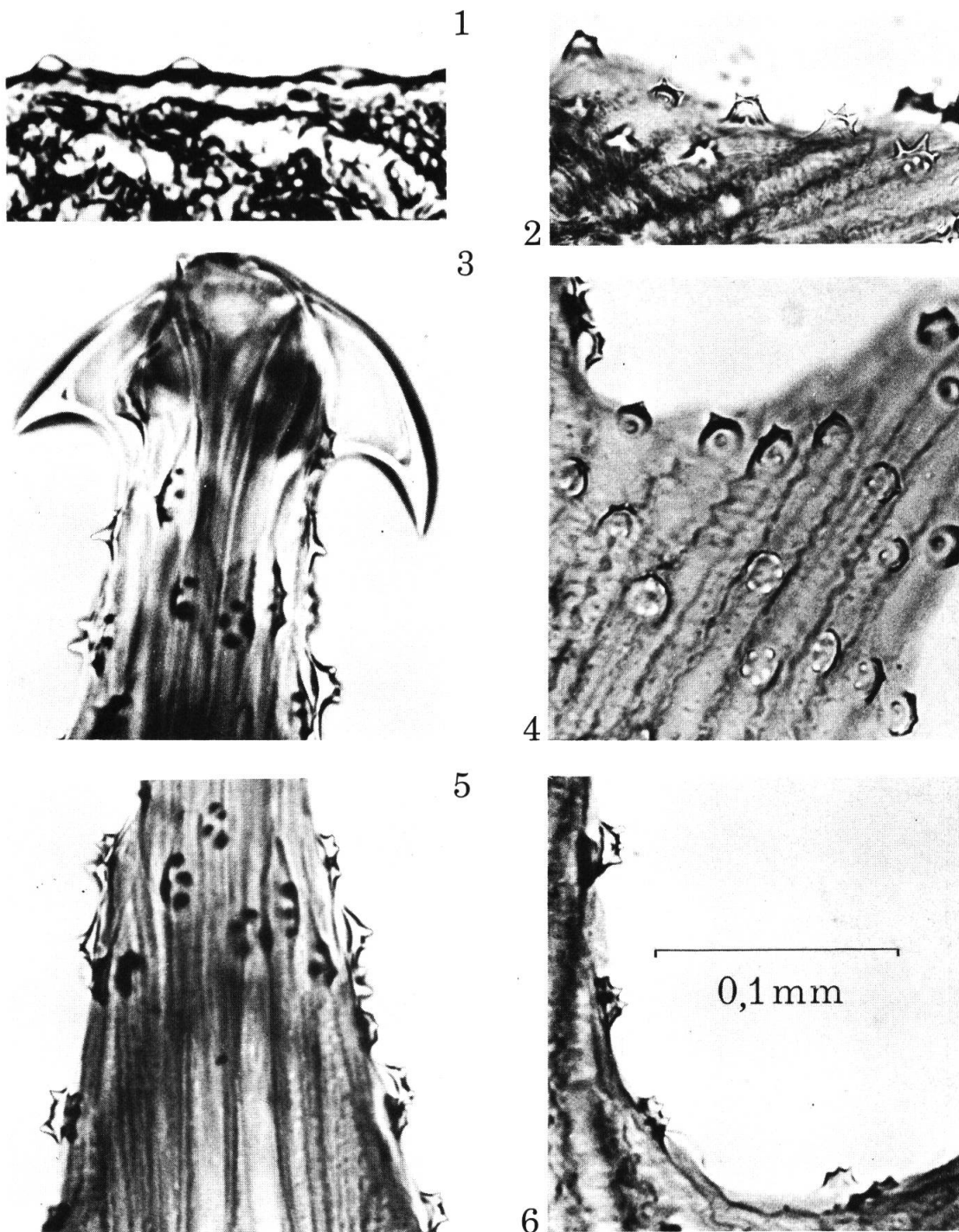


4

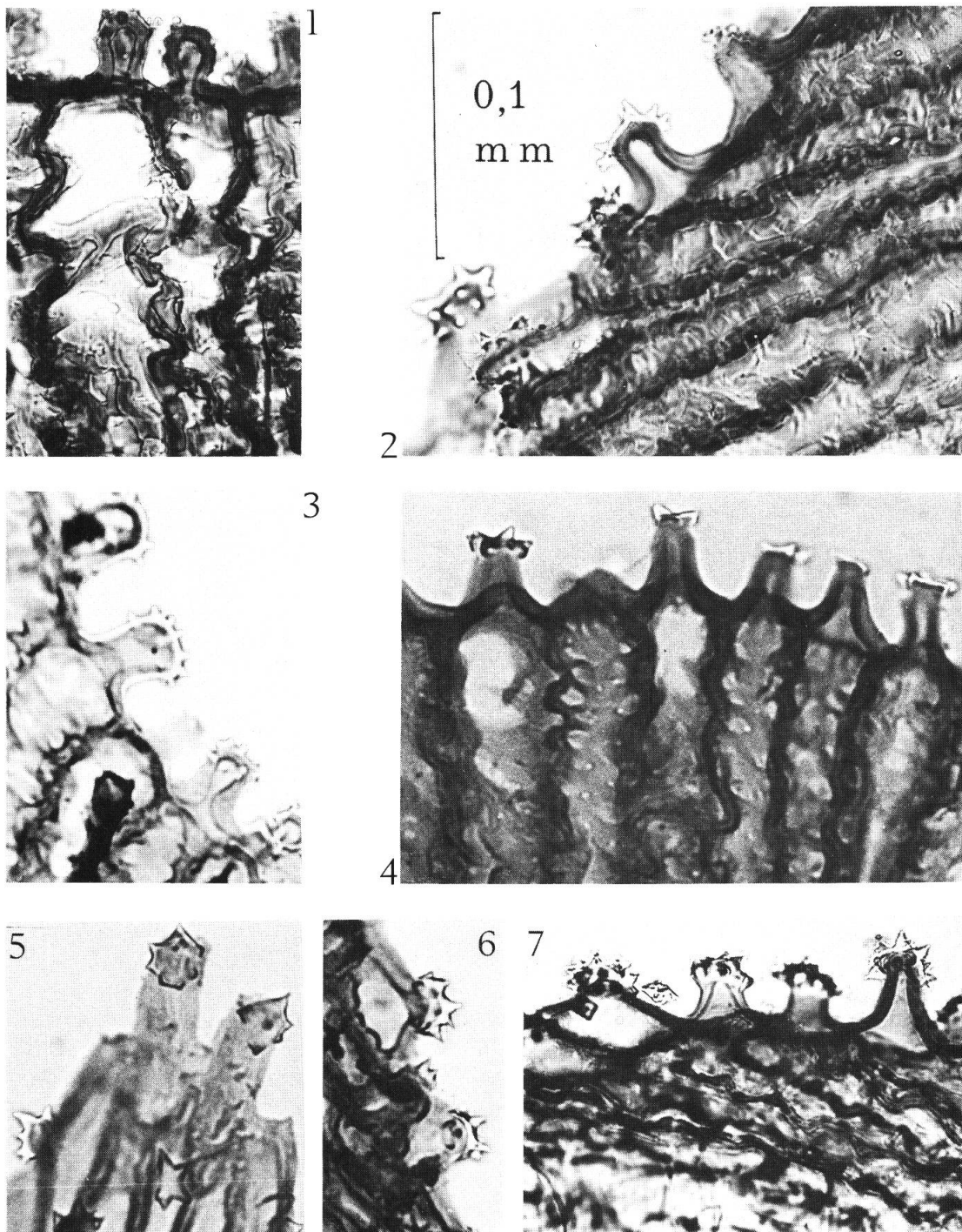
Anatomie des nucules: structure du péricarpe, épines glochidiées et tubercules  
1: *C. Dioscoridis*; 2: *P. tubiflorum*; 3 et 4: *C. clandestinum* (coupes longitudinales d'épines glochidiées [1, 2 et 3] et de tubercules [3 et 4]).



Anatomie des nucules (suite): l'épiderme externe  
 1, 4 et 5: *P. tubiflorum*; 2: *P. atlanticum*; 3: *P. cheirifolium* (1, 4 et 5: coupes longitudinales d'extrémités d'épines; cellules glochidiales en "bec-de-cane"; transition entre les cellules collenchymateuses à papilles spinuleuses et les cellules glochidiales à plages de spinules; 2 et 3: entre les épines et à leur base, épiderme collenchymateux à cellules ponctuées et parois externes saillantes ou vésicules).



Anatomie des nucules (suite): pustules des *Cynoglossum*  
 1: *C. magellense*; 2 à 6: *C. clandestinum* (1: pustules très basses non spinuleuses; 2, 5 et 6: pustules spinuleuses en coupe; 4: pustules spinuleuses vues de dessus; 3: extrémités récurvées, creuses, à parois silicifiées, des cellules glochidiales; transition entre pustules spinuleuses et plages de spinules).



Anatomie des nucules (fin): vésicules spinuleuses des *Pardoglossum*  
 1: *P. atlanticum*; 2, 4 et 5: *P. tubiflorum*; 3 et 6: *P. cheirifolium*; 7: *P. Watieri*. Différentes formes de vésicules et de spinules: en coupe, vues de dessus (5) ou de côté (2, 4, 6 et 7); vésicules étranglées à la base (1 et 3); détail des cellules collenchymateuses ponctuées (1 à 4).

