### LE POLLEN ET L'HISTOIRE DES PREMIERES ANGIOSPERMES

## Palynology and History of the first angiosperms

#### A. LE THOMAS\*

#### **ABSTRACT**

There have been several conflicts about the origin of Angiosperms. The first important palynological contribution has been to show the rise and early evolution of the flowering plants during the Cretaceous. Palynology then supported for several years the basal position of Magnoliales, whose pollen is monosulcate with a granular infratectum. Some morphological cladistic analyses as well as all molecular analyses rather suggest herbaceous Magnoliidae (Nympheales) as the basal most angiosperms, along with some woody taxa as Amborella, Austrobaileya, and Illiciales. Assuming this new hypothesis, the ancestral pollen type would be monosulcate columellar, and the granular structure of Magnoliales would be secondarily derived.

### **RESUME**

Les hypothèses sur l'origine des Angiospermes ont été longtemps contradictoires. La palynologie a d'abords contribué à retracer leur apparition et leur évolution. Puis, elle a soutenu pendant plusieurs années la place basale des Magnoliales, caractérisées par un pollen monosulqué et un infratectum grenu. Certaines analyses phylogénétiques morphologiques et les analyses moléculaires, de plus en plus nombreuses, modifient ce scénario et placent actuellement les Magnoliidae herbacées (Nymphéales) à la base des Angiospermes, associées à quelques taxons ligneux tels qu'Amborella, Austrobaileya et les Illiciales. Dans cette perspective, le type pollinique le plus primitif serait monosulqué columellaire et la structure grenue des Magnoliales serait secondaire.

#### INTRODUCTION

Les Plantes à fleurs, ou Angiospermes sont arrivées tardivement dans l'histoire du monde végétal. Il y a 600 millions d'années, les seuls végétaux terrestres étaient les ancêtres des mousses,

<sup>\*</sup> Laboratoire de Biologie et Evolution des Plantes vasculaires. Museum national d'Histoire naturelle, 16 rue Buffon, F-75005, Paris

encore proches du milieu aquatique. Ces plantes primitives s'adaptent lentement à la vie terrestre et de nouvelles structures apparaissent, comme le tissu conducteur facilitant le transport de l'eau et les graines des spermatophytes protégeant l'embryon végétal.

A l'époque où les Angiospermes ou plantes à fleurs apparaissent, il y a environ - 135 MA, les flores étaient encore dominées par les Gymnospermes et les Fougères. L'histoire paléontologique nous montre qu'il s'agit d'un changement relativement brutal (au sens géologique bien entendu), plutôt que d'un remplacement d'une flore gymnospermienne par une flore angiospermienne. A la fin du Crétacé, il y a environ 80 MA, pratiquement tous les groupes actuels étaient déjà apparus. Leur apparition soudaine au début du Crétacé marque une rupture fondamentale avec les plantes vasculaires éteintes ou actuelles, qui existaient avant elles et, en particulier, avec les autres plantes à graines, comme les Gymnospermes actuelles: Ginkgoales, Coniférales et Gnétales.

De nos jours, les Angiospermes comprennent entre 250.000 et 300.000 espèces. Elles sont les formes végétales dominantes dans la plupart des écosystèmes terrestres actuels, à l'exception des forêts de Conifères. Elles représentent le plus haut degré d'évolution végétale et leurs adaptations innombrables expliquent l'extraordinaire diversité de leurs formes et de leurs agencements.

Depuis le siècle dernier, l'origine des plantes à fleurs est considérée comme l'une des grandes énigmes de la biologie évolutive. Darwin parlait déjà d'un « abominable mystère». Pourtant, depuis 100 ans, de nombreux progrès ont été faits dans la compréhension de l'origine des Angiospermes et leurs rapports phylogéniques, bien que nous soyons encore loin d'une réponse complète, mais on peut sans doute affirmer que le problème est beaucoup moins mystérieux.

Depuis le début du siècle, jusqu'en 1960 environ, plusieurs théories contradictoires concernant l'origine des Angiospermes, ont été avancées à partir de l'étude comparative des Angiospermes actuelles. Deux théories s'affrontaient alors, formulées l'une et l'autre en 1907, tentant de répondre à deux types de questions:

1/ Quel groupe de Spermatophytes est le plus proche des Angiospermes, c'est - à - dire quel est le groupe frère des Angiospermes?

2/ Quelles sont les Angiospermes actuelles les plus primitives?

La première hypothèse, dite «englérienne» est due au botaniste autrichien WETTSTEIN (1907). Elle postulait que les Angiospermes seraient dérivées des Gnétales, Gymnospermes abondantes à l'ère secondaire, et dont il n'existe plus aujourd'hui que 3 genres très différents: Gnetum, Ephedra, et Welwitschia. L'idée de WETTSTEIN était fondée en partie sur des comparaisons avec les structure reproductrices des Gnétales qu'il rapprochait de celles des Amentifères à fleurs simples unisexuées et 1 seul ovule orthotrope (Juglans). Les fleurs bisexuées d'autres angiospermes seraient dérivées par agrégation de ces unités unisexuées.

La deuxième hypothèse proposée par ARBER & PARKIN en 1907 s'inspire d'un travail qui avait été fait sur un groupe de plantes à graines, disparues au cours du Mésozoïque, les Bennettitales à grandes fleurs bisexuées entourées de nombreuses pièces stériles et de microsporophylles, avec un réceptacle central ovulifère, rappelant les fleurs actuelles de *Magnolia* pollinisées par les insectes.

Les Angiospermes ont également été associées au genre mésozïque Caytonia qui avait

des feuilles à 4 folioles, une nervation réticulée et des sporophylles portant deux rangées de «cupules» anatropes, chacune renfermant plusieurs ovules (GAUSSEN 1946, STEBBINS 1974 et DOYLE 1978).

Pendant 30 à 40 ans, ces théories se sont uniquement appuyées sur les études comparatives des Angiospermes actuelles, comme celles d'OZENDA en France et de l'école de BAILEY aux USA. Elles ont largement contribué à soutenir l'hypothèse d'ARBER & PARKIN., mais bizarrement sans confirmer les liens des Angiospermes avec les Bennettitales.

### APPORT DE LA PALYNOLOGIE

Les contradictions existant entre ces différentes hypothèses expliquent le regain d'intérêt des paléobotanistes pendant les années 1960-1970 pour l'étude des fossiles des premières Angiospermes. S'ils n'éclairent pas les relations entre les Angiospermes et les autres groupes de plantes, les fossiles permettent de dater l'apparition des différentes structures, et apportent des arguments en faveur de l'une ou l'autre des hypothèses.

Dans cette recherche de la fleur ancestrale, la première des grandes contributions est venue de la palynologie. A partir de l'étude des sédiments continentaux du Potomac, plaine de l'Amérique du Nord qui, au Crétacé inférieur, était recouverte de Gymnospermes, DOYLE (1969) a mis en évidence les séquences d'apparition des types différents polliniques angiospermiens. A l'Hauterivien / Barrémien, les premiers pollens d'Angiospermes sont monosulqués, comme chez certaines Gymnospermes, Magnoliidae et monocotylédones. Ils sont accompagnés à l'Albien de pollens tricolpés qui se diversifient par acquisition de pores au milieu des sillons en pollens tricolporés, comme on en trouve chez la plupart des Dicotylédones, et finalement, au Crétacé supérieur, les premiers pollens triangulaires triporés apparaissent, comparables à ceux que l'on rencontre chez les Amentifères. Par la suite, un examen plus approfondi des feuilles fossiles a permis de retrouver des séquences parallèles, la plus connue étant également celle du Potomac décrite par HICKEY & DOYLE (1977), dans laquelle les feuilles des premières Angiospermes de l'Aptien sont aussi de type magnoliide, alors qu'elles sont beaucoup plus diversifiées à l'Albien où l'on observe des feuilles palmées lobées de type Platanaceae. Ce schéma est encore confirmé ultérieurement par les découvertes paléobotaniques (CRANE et al. 1986, FRIIS et al. 1986, 1988) où les pollens sont associés aux fleurs fossiles.

Toutes ces découvertes fossiles favorisent plutôt la théorie «Magnoliide» d'ARBER & PARKIN plutôt que celle de WETTSTEIN dans laquelle les Amentifères à type pollinique triporé seraient primitives.

Au cours des années 1970 - 1980, la microscopie électronique à transmission permet de faire une avancée considérable dans la connaissance de la structure des pollens des plantes actuelles et fossiles. Alors que les pollens d'Angiospermes étaient encore caractérisés par la structure columellaire, la structure grenue est découverte chez les Magnoliales et, en particulier, dans les types monosulqués primitifs (VAN CAMPO & LUGARDON 1973, LE THOMAS & LUGARDON 1974, WALKER & SKVARLA 1975). En raison de sa ressemblance avec celui de certaines Gymnospermes, WALKER (1976), LE THOMAS (1980, 1981) et WALKER & WALKER (1984) ont considéré ce type pollinique comme primitif chez les Angiospermes (Fig.1).

Les types monosulqués columellaires réticulés du Crétacé inférieur (*Clavatipollenites*), alors cités comme les plus anciens parmi les Angiospermes (DOYLE 1969, MULLER 1970), sont considérés comme plus avancés. La découverte ultérieure d'un pollen monosulqué grenu, *Lethomasites* (WARD *et al.* 1989), dans l'Aptien du Potomac ne prouve pas que ce type soit le plus ancien, puisqu' à la même époque il existait des pollens monosulqués columellaires, mais il apporte une preuve de l'existence de ce type parmi les premières Angiospermes..

Le problème qui demeure est que ces groupes de Magnoliidae à pollens monosulqués grenus ont tous des vaisseaux dans le bois tandis que les *Winteraceae* sans vaisseaux et à structure carpellaire primitive, ont des pollens considérés comme plus évolués, dispersés en tétrades columellaires et grossièrement réticulées (SAMPSON 1974, WALKER 1976), tels qu'ils ont été retrouvés dans l'Albien d'Israel (WALKER *et al.* 1983) et le Barrémien gabonais (DOYLE *et al.* 1990).

D'autres Magnoliidae s'écartent encore davantage de l'archétype magnolien orthodoxe. Les plus gênantes sont les *Chloranthaceae* (*Pipérales ou Laurales*) qui représentent l'archétype angiospermien alternatif selon la théorie de WETTSTEIN. Le pollen d'*Ascarina* (WALKER 1976) est monosulqué columellaire, réticulé, tout - à - fait comparable à celui de *Clavatipollenites*, fréquent au Crétacé inférieur (COUPER 1958, WALKER & WALKER 1984). FRIIS, CRANE & PEDERSEN (1986) ont également trouvé de tels grains de pollens sur les stigmates de fruits fossiles ressemblant à ceux des *Chloranthaceae*.

Actuellement, tous ces groupes de Magnoliideae, comparés à la très grande majorité des Angiospermes actuelles, sont primitifs. Cependant, en raison de leur très grande diversité structurale, ils constituent plutôt un groupe paraphylétique, constitué de lignées restées à un niveau primitif, plutôt qu'un groupe monophylétique, au sens cladistique du terme. La question permanente, et encore d'actualité, est donc celle de savoir quel groupe de Magnoliidae vivantes est le plus primitif.

# LES ANALYSES PHYLOGÉNÉTIQUES MORPHOLOGIQUES

Les deux premières analyses morphologiques des plantes à graines, incorporant les données fossiles, ont été réalisées par CRANE (1985,a,b) et DOYLE & DONOGUE (1986, 1992). Elles conduisent à des conclusions très proches dans lesquelles les angiospermes sont monophylétiques et liées aux Gnétales.

A partir des résultats de cette analyse globale, DONOGUE & DOYLE (1989) ont fait une analyse morphologique des angiospermes, polarisée par un taxon hypothétique ancestral contenant les états primitifs déterminés par comparaison avec les extra - groupes dérivés de l'analyse précédente. La lignée basale est constituée de six familles de Magnoliales dont le noyau central est constitué par les *Magnoliaceae*, *Myristicaceae*, *Degeneriaceae et Annonaceae*, toutes ces familles ayant retenu un type pollinique monosulqué à structure exinique grenue, considéré comme primitif par comparaison avec les extra - groupes. Ceci exclut, comme on le voit, les *Winteraceae et les Chloranthaceae*. Le reste des angiospermes forme un groupe monophylétique uni, en priorité par deux caractères du pollen, la structure columellaire et l'endexine, à l'exception de quelques réversions. Il comprend quatre clades dont deux autres lignées de Magnoliidae ligneuses: les Laurales auxquelles appartiennent les *Chloranthaceae* et les Winteroïdes comprenant

les *Winteraceae*. Le clade suivant est celui des Eudicotylédones qui contient la grande majorité des Dicotylédones à pollens tricolpés dérivés, tandis que le dernier clade des Paléoherbes renferme les Monocotylédones et les Magnoliidae herbacées, telles que les Nymphéales et les Pipérales. Chacun de ces clades a été reconnu dans une analyse ultérieure du pollen des premières angiospermes fossiles (DOYLE & HOTTON 1991), représentés respectivement par *Lethomasites*, *Clavatipollenites*, *Walkeropollis*, *Tricolpites et Lilicitides*.

Une des faiblesses de ces premières analyses morphologiques est d'avoir traité, les Angiospermes comme un taxon unique, les auteurs postulant des états de base de caractères susceptibles d'être contestés. Pour essayer de corriger cette lacune, DOYLE et al. (1994) ont inclus dans de nouvelles analyses, neuf taxons d'angiospermes considérés comme potentiellement primitifs et, en 1996, DOYLE en ajouta deux supplémentaires et un fossile du Jurassique, Piroconites. Les résultats de ces deux analyses sont très semblables. La conclusion la plus importante est que les Angiospermes et les Gnétales forment deux groupes monophylétiques et que les Gnétales sont toujours le groupe actuel le plus proche des Angiospermes. Mais, contrairement à ce que montrent les premières analyses morphologiques, les arbres les plus parcimonieux enracinent cette fois les angiospermes parmi les Paléoherbes plutôt que les Magnoliales, avec les Nymphéales et les Monocotylédones comme groupe frère des autres Angiospermes (DOYLE et al.1994).

## COMPARAISON AVEC LES ANALYSES MOLÉCULAIRES

Les analyses moléculaires soutiennent fortement que les Gnétales et les Angiospermes sont deux groupes monophylétiques, ce qui contraste avec l'analyse morphologique de NIXON *et al.*(1994). Certaines indiquent que les deux groupes sont liés mais la plupart des arbres montrent que les deux groupes ne sont pas apparentés (DOYLE 1998).

Les analyses partielles de DNA (HAMBY & ZIMMER 1992, DOYLE et al. 1994) enracinent les Angiospermes parmi les Nymphéales et il n'y a aucun signal moléculaire en faveur des Magnoliales comme angiospermes basales. La première très large analyse du gène rbcL (CHASE et al. 1993) place le genre aquatique Ceratophyllum à la base, mais n'apporte aucune évidence pour affirmer quel groupe de Magnoliidae est le groupe frère de toutes les autres Angiospermes (QIU et al. 1993). Il apparaît seulement que les quatre lignées magnoliides à pollen monosulqués ou dérivés (Magnoliales, Laurales, Aristolochiales / Pipérales et Nymphéales), et les monocotylédones, qui ont le même type de pollen, forment un groupe monophylétique faiblement soutenu. Les Illiciales à pollen tricolpé unique appartiennent également au clade des pollens monosulqués.

Depuis, de très nombreux gènes ont été analysés (SOLTIS et al. 1997, SAVOLAINEN et al. sous presse, APG 1998) et les résultats comparés avec les analyses morphologiques ou combinées (DOYLE 1998, DOYLE et al. 1999, GRAHAM et al. 1999, MATHEWS & DONOGHUE 1999, QIU et al. 1999) sont relativement congruents. Le genre ligneux, Amborella (Fig.2, A-B), à pollen monosulqué et structure infratectale de «type columellaire» est à la base des Angiospermes, diversement associé aux Nymphéales (Fig.2, C-D) à pollen sulculé et structure grenue ou intermédiaire, Austrobaileya (Fig.2, E-F) à pollen monosulqué columellaire.

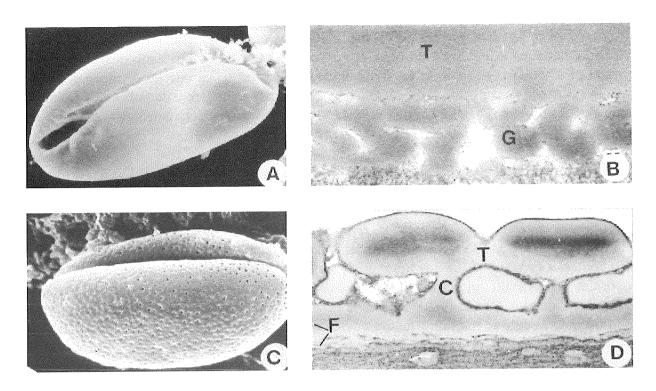


Fig. 1. Pollens monosulqués et structures exiniques dans les Annonaceae (MEB et MET). Anaxagorea dolichocarpa Sprague & Sandwith: A, pollen x 1200. Anaxagorea brevipes Benth.: B, structure infratectale grenue x 50 000.- Polyalthia capuronii Cav.& Ker.: C, pollen perforé; D, structure infratectale columellaire x 20 000.

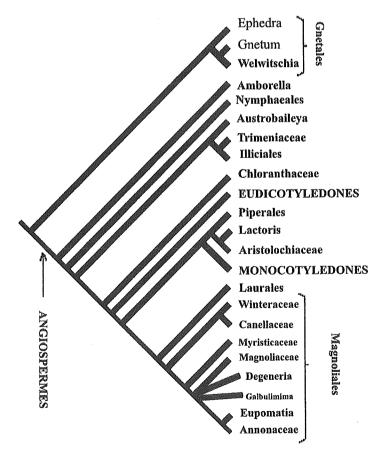


Fig. 3. Phylogénie simplifiée des angiospermes primitives. (D'après J. A. Doyle, communication personnelle).



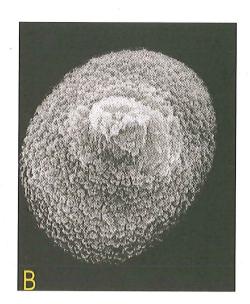










Fig. 2: Trois taxons de base chez les Angiospermes. Amborella trichopoda: A, rameau florifère; B, pol len monosulqué - Nympheaceae: C, fleur de Nymphea sp.; D, pollen zonasulqué de Nymphea alba. - Austrtobaileya scandens: E, fleur; F, pollen monosulqué.

et les Illiciales à pollen trichotomosulqué, columellaire. En outre, les Illiciales sont maintenant séparés des *Winteraceae* étroitement associées aux *Canellaceae*, à la base des Magnoliales, et les *Chloranthaceae* n'appartiennent plus aux Laurales (Fig.3).

Si l'enracinement des Angiospermes est tel qu'il apparaît dans ces dernières analyses moléculaires, le pollen primitif serait monosulqué columellaire et la structure grenue des six familles formant actuellement le clade des Magnoliales, serait secondaire et non primitive.

Pour résoudre les conflits qui persistent dans les relations entre certains taxons ou groupes de taxons, il est nécessaire d'obtenir des combinaisons de séquences de nombreux gènes à taux d'évolution lents, de progresser dans les méthodes analytiques et d'intégrer de nouveaux taxons fossiles à la phylogénie morphologique. Pour cela, il est donc nécessaire de continuer à étudier la morphologie, même si les données moléculaires sont considérées comme définitives pour établir les relations phylogénétiques entre les taxons vivants.

L'apport de nouvelles données fossiles et une meilleure compréhension des mécanismes génétiques de la morphogénèse de l'appareil reproducteur chez les Angiospermes nous donnera sans doute la capacité de choisir entre les hypothèses les plus récentes.

### REMERCIEMENTS

Je remercie vivement James Alan Doyle pour m'avoir communiqué certains résultats non publiés. Peter Endress, Joël Jeremie et Danielle Lobreau Callen ont eu l'amabilité de me prêter les photos de fleurs.

## BIBLIOGRAPHIE

- APG, (1998). An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 85, 531-553.
- ARBER, E. A. N., & PARKIN, J., (1907). On the origin of angiosperms. J. Linn. Soc. Bot., 38, 29-80.
- ARBER, E., A. N., & PARKIN, J., (1908). Studies on the evolution of the angiosperms. The relationship of the angiosperms to the Gnetales. *Ann. Bot.*, 22, 489-515.
- ARBER, E., A. N., & PARKIN, J., (1908). Studies on the evolution of the angiosperms. The relationship of the angiosperms to the Gnetales. *Ann. Bot.*, 22, 489-515.
- BAILEY, I. W., (1944). The development of vessels in angiosperms and its significance in morphological research. *Amer. J. Bot.*, 31, 421-428.
- CHASE, M. W., SOLTIS, D. E., OLMSTEAD, R. G., MORGAN, D., LES, D. H. *et al.*,(1993). Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotid sequences from the plastid gene rbcL. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 80, 526-580.

- COUPER, R. A., (1958). British Mesozoic microspores and pollen grains. *Palaeontographica Abt.*, B, 103, 75-179.
- CRANE, P. R. (1985a). Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 72, 716-793.
- CRANE, P. R. (1985b). Phylogenetic relationships in seed plants. Cladistics ,1, 329-348.
- CRANE, P. R., (1986). The morphology and relationships of the Bennettitales. Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany In: R. A. SPICER & B. A. THOMAS, (eds)., *Syst. Assoc. Spec.* Vol. 31, Clarendon Press, Oxford, pp. 163-175.
- CRANE, P. R., FRIIS, E. M., & PEDERSEN, K. R., (1986). Lower Cretaceous angiosperm flowers: fossil evidence on early radiation of dicotyledons. *Science*, 232, 852-854.
- CRANE, P. R., FRIIS, E. M., PEDERSEN, K. R., (1994): Paleobotanical evidence on the early radiation of magnoliid angiosperms. *Pl. Syst. Evol.*, 8, 51-72.
- CRONQUIST, A., (1981). An Integrated System of Classification of Flowering Plants., Columbia University Press, New York, 555,pp.
- DOYLE, J. A., (1969). Cretaceous angiosperm pollen of the Atlantic Coastal Plain and its evolutionary significance. *J. Arnold Arboretum*, 50, 1-35.
- DOYLE, J. A., (1992). Revised palynological correlations of the lower Potomac Group (USA) and the Cocobeach sequence of Gabon (Barremian-Aptian). *Cretaceous Research*, 13, 337-349.
- DOYLE, J. A., (1996). Seed plant phylogeny and the relationships of Gnetales. *Int. J. Plant Sci.*, 157 (Suppl.), 33-39.
- DOYLE, J. A., (1998). Molecules, Morphology, Fossils, and the relationship of Angiosperms and Gnetales. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9, 448-462.
- DOYLE, J. A., & DONOGHUE, M. J., (1986). Seed plant phylogeny and the origin of angiosperms: an experimental cladistic approach. *Bot. Rev.*, 52, 321-431.
- DOYLE, J. A., & DONOGHUE, M. J. (1990). Reexamination of seed plant and angiosperm relationships. *American Journal of Botany*, 77 (6, Supplement), 84.
- DOYLE, J. A., & DONOGHUE, M. J., (1992). Fossils and seed plant phylogeny reanalyzed. *Brittonia*, 44, 89-106.
- DOYLE, J. A., DONOGHUE, M. J., & ZIMMER, E. A. (1994). Integration of morphological and ribosomal RNA data on the origin of angiosperms. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 81, 419-450.
- DOYLE, J. A., HOTTON C. L., & WARD, J.V., (1990). Early Cretaceous tetrads, zonasulculate pollen, and Winteraceae. I. Taxonomy, morphology, and ultrastructure. *Amer. J. Bot.*, 77, 1544-1557.
- DOYLE, J. A., HOTTON, C. L. & WARD, J.V., (1990). Early Cretaceous tetrads, zonasulculate pollen, and Winteraceae. II. Cladistic analysis and implications. *Amer. J. Bot.*, 77, 1558-1568.

- DOYLE, J. A. & HOTTON, C. L.(1991). Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context. Pollen and spores: patterns of diversification In: BLACKMORE, S. & BARNES, S. H.(Eds), pp. 169-195 (Clarendon Press, Oxford).
- DOYLE, J. A. & ENDRESS, P. K. (1999). Morphological cladistic analyses of Basal Angiosperms. XVI Intern. Bot. Congress, St Louis. Abstract: 89.
- FRIIS, E. M., CRANE, P. R., & PEDERSEN, K. R., (1986). Floral evidence for Cretaceous chloranthoid angiosperms. *Nature*, 320, 163-16.
- FRIIS, E. M., CRANE, P. R., & PEDERSEN, K. R., (1988). Reproductive structures of Cretaceous Platanaceae. *Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk.*, 31, 1-55.
- FRIIS, E. M., PEDERSEN, K. R., & CRANE, P. R., (1994). Angiosperm floral structures from the Early Cretaceous of Portugal. *Plant Syst. Evol.*, Suppl. 8, 31-49.
- GAUSSEN, H., (1946). Les Gymnospermes actuelles et fossiles. Trav. Lab. Forest. Toulouse, tome II.
- GOREMYKIN, V., BOBROVA, V., PAHNKE, J., TROITSKY, A., ANTONOV, & A., MARTIN, W., (1996). Noncoding sequences from the slowly evolving chloroplast inverted repeat in addition to rbcL data do not support gnetalean affinities of angiosperms. *Molecular Biology and Evolution*, 13, 383-396.
- GRAHAM, S. W. & OLMSTEAD, R. G. ,(1999). A phylogeny of basal angiosperms inferred from 17 chloroplast genes. XVI Intern. Bot. Congress, St Louis. Abstract: 68.
- HAMBY, R. K. & ZIMMER, E.A., (1992). Ribosomal RNA as a phylogenetic tool in plant systematics. Pages 50-91 In: P. S. SOLTIS, D. E. SOLTIS & J. J. DOYLE (eds), *Molecular systematics of plants.*, Chapman and Hall, NY.
- HICKEY, L. J., & DOYLE, J. A., (1977). Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. *Bot. Rev.*, 43, 1-104.
- LE THOMAS, A., (1980-1981). Ultrastructural characters of the pollen grains of African Annonaceae and their significance for the phylogeny of primitive angiosperms. *Pollen et Spores*, 22, 267-342, 23: 5-36.
- LE THOMAS, A., & LUGARDON, B., (1974). Quelques types de structure grenue dans l'ectexine de pollens simples d'Annonac, es. C. R. Sc. Paris, Série D, 278, 1187-1190.
- MATHEWS, S. & DONOGHUE, M. J., (1999). Early events in the angiosperm radiation: evidence from two phytochrome gene pairs. XVI Intern. Bot. Congress, St Louis. Abstract, 68.
- MULLER, J., (1970). Palynological evidence on early differentiation of angiosperms. Biol. *Rev. Cambridge Philos. Soc.*, 45, 417-450.
- NIXON, K. C., CREPET, W. L., STEVENSON, D., & FRIIS, E. M., (1994). A reevaluation of seed plant phylogeny. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 81, 484-533.
- OZENDA, P., 1949. Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques. Jouve, Paris, 183 p.
- QIU, Y., CHASE, M. W., LES, D. H. & PARKS, C. R., (1993). Molecular phylogenetics of the Magnoliideae: cladistic analyses of nucleotide sequences of the plastid gene rbcL. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 80, 587-606.

- QIU, Y., LEE, J., BERNASCONI-QUADRONI, F., SOLTIS, D. E., SOLTIS, P. S., ZANIS, M., ZIMMER, E. A., SUH, Y., DOYLE, J. A., ENDRESS, P. K., IGERSHEIM, A., FRIEDMAN, W. E., FLOYD, S. K., NANDI, O. I. & CHASE, M. W., (1999). XVI Intern. Bot. Congress, St Louis. Abstract: 67.
- SAMPSON, F. B., (1974). A new pollen type in the Winteraceae. Grana. 14, 11-15.
- SAMPSON, F. B., (1993). Pollen morphology of the Amborellaceae and Hortoniaceae (Hortonioideae: Monimiaceae). *Grana*, 32, 154-162.
- STEBBINS, G. L., (1974). Flowering plants: evolution above the species level. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 399 pp.
- TAYLOR, D. W., & HICKEY, L. J., (1990). An Aptian plant with attached leaves and flowers: implications for angiosperm origin. *Science*, 247, 702-704.
- VAN CAMPO, M. & LUGARDON, B., (1973). Structure grenue infratectale de l'ectexine des pollens de quelques gymnospermes et angiospermes. *Pollen et Spores*, 15, 171-187.
- WALKER, J. W. (1976). Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms. In: I. K. FERGUSON & J. MULLER, (eds.), The Evolutionary Significance of the Exine Academic Press, London, 1112-1137.
- WALKER, J. W., & SKVARLA, J. J., (1975). Primitively columellaless pollen: A new concept in the evolutionary morphology of angiosperms. *Science*, 187, 445-447.
- WALKER, J. W., BRENNER, G. J., & WALKER, A. G., (1983). Winteraceous pollen in the Lower Cretaceous of Israel: Early evidence of a magnolialean angiosperm family. *Science*, 220, 1273-1275.
- WALKER, J. W., & WALKER, A. G., (1984). Ultrastructure of Lower Cretaceous angiosperm pollen and the origin and early evolution of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard*, 71, 464-521.
- WARD, J. V., DOYLE, J. A., & HOTTON, C. L., (1989). Probable granular magnoliid angiosperm pollen from the Early Cretaceous. *Pollen et Spores*, 33, 101-120.
- WETTSTEIN, R. R. von, (1907). Handbuch der systematischen Botanik, II. Band, Franz Deuticke, Leipzig, Wien, 577 p.

# LE POLLEN DES CROTONOIDEAE APÉTALES (EUPHORBIACEAE): ÉTUDE CLADISTIQUE PRÉLIMINAIRE ET RÉPARTITION DES GENRES PALÉOTROPICAUX

Pollen of apetalous Crotonoideae (Euphorbiaceae): preliminary cladistic survey and distribution of the paleotropical genera

D. LOBREAU-CALLEN\* & V. MALECOT\*

#### **ABSTRACT**

The Crotonoideae are one of the 5 subfamilies of Euphorbiaceae. They are uniovulate and characterized by originality of the ornamentation and the structure of the crotonoid pollen exine. Most of the apetalous Crotonoideae have an aperturate diversified pollen: colporate, colpate or porate. They are grouped in two systematic groups also typified by the supratectal ornamentation and the nexine of the pollen. A cladistic analysis based on 18 pollen characters and 28 macromorphological or anatomical characters is proposed. Two genera genus of Phyllanthoideae, primitive biovulate Euphorbioideae have been chosen as out-group and 3 Acalyphoideae often considered as close to some Crotonoideae have been included in this study. The analysis gives 60 trees of 193 steps. The Crotonoideae are monophyletic. In the strict consensus tree, the Amazonian tribe Micrandreae is at the base of the subfamily. The generally petaliflorous Crotonoideae which have an inaperturate pollen with a duplicolumellate nest are monophyletic. The homoplasy is lower for the pollen characters than for the macrocharacters (except for the number of ovules by carpels). The results are dicussed according to the transformations of the different character states and the systematic classification. According to this study, the African genera have apomorphic characters and are derived from neotropical ones.

### **RESUME**

Les Crotonoideae sont l'une des 5 sous - familles des Euphorbiaceae. Elles sont uniovulées et caractérisées par l'originalité de l'ornementation et de la structure de l'exine crotonoïde du pollen. Les Crotonoideae apétales ont, pour la plupart d'entre elles, un pollen aperturé largement diversifié : colporé, colpé, poré. Elles sont réparties dans deux groupes systématiques également typifiés par les caractères polliniques de l'ornementation supratectale et de la nexine. Une analyse cladistique portant sur 18

<sup>\*</sup> CNRS-FR3, Institut d'Ecologie, JE2160 Laboratoire de Paléobotanique & Paléoécologie, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 12 Rue Cuvier, F-75005 Paris

<sup>\*\*</sup> EPHE, Laboratoire de Biologie et Evolution des Plantes vasculaires, Museum national d'Histoire naturelle, 16 rue Buffon, F-75005 Paris

caractères polliniques et 28 autres macromorphologiques ou anatomiques est proposée après avoir choisi comme out-group, 2 genres de Phyllanthoideae, Euphorbiaceae biovulées primitives, et 3 Acalyphoideae souvent considérées comme affines des Crotonoideae. Les analyses donnent 60 arbres de 193 pas. Les Crotonoideae sont monophylétiques. Dans l'arbre de consensus strict, la tribu amazonienne des Micrandreae, se place à la base de la sous-famille. Les Crotonoideae généralement pétaliflores qui ont un pollen inaperturé avec un réseau duplicolumellé sont également monophylétiques. L'homoplasie est plus faible pour les caractères du pollen que pour les macrocaractères (excepté le nombre d'ovules par carpelles). L'ensemble des résultats obtenus est discuté en tenant compte des transformations des différents états des caractères polliniques et de la classification systématique. D'après cette étude, les genres africains ont des caractères apomorphiques et ap -paraissent dérivés des taxons néotropicaux.

### INTRODUCTION

Les Euphorbiaceae comprennent 317 genres répartis dans 5 sous-familles dont 2 sont biovulées (Phyllanthoideae, Oldfieldioideae) et 3 uniovulées (Acalyphoideae, Crotonoideae et Euphorbioideae) (WEBSTER, 1994 a et b). Cette distinction en 2 groupes est largement confirmée par les caractères anatomiques de l'ovule et de la graine (TOKUOKA & TOBE, 1998).

Les affinités des Crotonoideae avec les Acalyphoideae sont souvent signalées dans les travaux de macromorphologie (WEBSTER, 1975, 1994 a et b) comme dans ceux de palynologie (FERNANDEZ-GONZALEZ & LOBREAU-CALLEN, 1996; LOBREAU-CALLEN & SUAREZ-CERVERA, 1997), et reflètent ainsi les anciennes classifications de BENTHAM (1880) et d'HUTCHINSON (1969). En revanche, aucun lien n'est signalé entre les Crotonoideae et les Euphorbioideae.

Les études cladistiques portant sur les Euphorbiaceae sont peu nombreuses et reposent sur des caractères morphologiques et plus rarement sur le séquençage moléculaire. Utilisant les caractères morphologiques ou anatomiques, LEVIN & SIMPSON (1994) distinguent les deux sous-familles biovulées, Phyllanthoideae et Oldfieldioideae, et le clade des uniovulées, tous trois en polytomie; en outre les 3 sous-familles uniovulées forment un seul clade où les Acalyphoideae ont pour groupe frère l'ensemble des Crotonoideae et des Euphorbioideae associés dans un clade commun. D'après les données polliniques, les Euphorbiaceae biovulées forment un grade et celles uniovulées un clade; de plus les Crotonoideae sont à la base de ce dernier (LOBREAU-CALLEN et al., sous presse). Par ailleurs, dans les Euphorbiaceae bi-ovulées, la sous-famille des Phyllanthoideae est monophylétique d'après les seuls caractères foliaires (LEVIN, 1986), et paraphylétique par les analyses utilisant un plus grand nombre de caractères diversifiés avec une prédominance en morphologie foliaire et anatomie (LEVIN & SIMPSON, 1994) ou en palynologie (LOBREAU-CALLEN et al., 1998 et sous presse); les études basées sur l'embryologie des Drypeteae, permettent de conclure que la tribu actuellement classée dans les Phyllanthoideae pourrait être exclue de la famille des Euphorbiaceae (TOKUOKA & TOBE, 1998). En revanche, les Oldfieldioideae sont monophylétiques d'après les caractères végétatifs, ceux des organes reproducteurs (LEVIN & SIMPSON, 1994), la morphologie et l'ultrastructure du pollen (LOBREAU-CALLEN et al, 1998 et sous presse).

Dans les Euphorbiaceae uniovulées, aucune étude globale des deux sous-familles n'est actuellement publiée. Cependant, les analyses cladistiques, reposant principalement sur les

caractères du pollen, montrent que les Acalyphoideae sont paraphylétiques (MALÉCOT & LOBREAU-CALLEN, inéd.) alors que, la sous-tribu des Lasiococcinae (Acalypheae) est monophylétique d'après les macrocaractères (van WELZEN, 1998). Les quelques Crotonoideae considérées dans une première analyse cladistique, basée principalement sur l'étude du pollen, forment un groupe monophylétique (LOBREAU-CALLEN & MALÉCOT, 1998, sous presse). Dans les Euphorbioideae, les Hippomaneae sont également monophylétiques d'après les macrocaractères et les caractères du pollen (KUIJT, 1996; ESSER *et al.*, 1998; MALECOT, 1998).

Les analyses basées sur le séquençage moléculaire du gène chloroplastique rbcL portant sur un très petit nombre de taxons (CHASE et~al., 1993, 1998; KÄLLERSJÖ et~al., 1998) ou sur de nombreuses Euphorbiaceae, notamment des sous-familles uniovulées (WURDACK & CHASE, 1996), montrent toutes que les Euphorbiaceae sont polyphylétiques. Selon ces derniers auteurs, les 5 sous-familles qui constituent les Euphorbiaceae s.l., forment un ensemble divisé en 3 lignées principales, une pour les Phyllanthoideae, une autre pour les Olfieldioideae, et un clade regroupant les Euphorbiaceae uniovulées. Par ailleurs, les Acalyphoideae sont paraphylétiques alors que les Crotonoideae et les Euphorbioideae constituent 2 groupes monophylétiques; les Acalyphoideae et l'ensemble Crotonoideae/Euphorbioideae forment deux ensembles distincts, cependant, qui ne sont pas frères.

Les Crotonoideae comprennent 12 tribus, 67 genres et environ 2000 espèces. Le principal caractère utilisé par WEBSTER (1994 b) pour les définir est celui du pollen qui est tout à fait particulier (ERDTMAN, 1952; PUNT, 1967, 1987; NOWICKE, 1994). De nouvelles études morphologiques et ultrastructurales du pollen ont montré que l'ornementation dite « crotonoïde » est originale. Il s'agit d'un dessin caractéristique à la surface de l'exine comprenant des cercles de 5 ou 6 (parfois plus) excroissances tectales libres, contigües, dressées, souvent triangulaires ou arrondies, en général faiblement renflées vers le sommet, ornementées (striées, fovéolées, terminées en pointe...) ou non et disposées autour d'une région circulaire : exemple la sous-famille des Crotonoideae (Euphorbiaceae); cependant, cette ornementation se rencontre également dans d'autres familles d'Angiospermes (LOBREAU-CALLEN & SUAREZ-CERVERA, 1997). En revanche, dans les seules Crotonoideae, l'exine a une structure tout à fait particulière appelée « structure crotonoïde » les éléments libres sont contigüs et portés par le mur d'un réseau supratectal ou par un tectum de type tilioïde (LOBREAU-CALLEN & SUAREZ-CERVERA, 1997). Le réseau a parfois de petites mailles (pratiquement des perforations). De part et d'autre du mur, la base est bordée par une rangée de perforations délimitant ainsi des columelles tectales; par ailleurs, le mur prend un aspect duplicolumellé. Dans le fond des mailles, le tectum est ornementé ou non. Les clavae sont portées par le mur du tectum, notamment aux angles des murs du réseau. Les columelles tectales situées sous les clavae peuvent ainsi être plus grosses qu'ailleurs. Ainsi, dans les Crotonoideae, le tectum a une structure tilioïde qui porte l'ornementation crotonoïde. L'infratectum est columellaire, grenu ou absent, la foot-layer est continue ou réduite à des amas ou parfois même à quelques lamelles ou encore absente. L'endexine est diversifiée, irrégulière, traversée par des canalicules, lisse, endocraquelée ou encore à la fois endosculptée et endocraquelée. Cette structure crotonoïde n'a été retrouvée dans aucune autre famille d'Angiospermes où le pollen peut cependant présenter la même ornementation.

Dans les Crotonoideae, une quinzaine de genres à fleurs apétales ont un pollen aperturé et tous les autres, une soixantaine, ont un pollen inaperturé et des fleurs généralement pourvues de pétales. Parmi les tribus des Crotonoideae apétales 3 genres sont africains (*Klaineanthus*,

Adenocline et Cladogelonium), 1 est afro-américain (Tetrorchidium), 1 est afro-asiatique (Suregada) et 2 sont asiatiques (Endospermum et Elateriospermum).

Les pollens aperturés qui font l'objet de cette étude sont tricolporés avec une endoaperture bien ou mal délimitée latéralement ou avec un endocingulum. Ils sont également tricolpés avec un système d'opercule complexe : un opercule situé dans l'ectexine et un pontopercule dans l'endexine (*Hevea*). Ils sont aussi périporés parfois également avec un opercule localisé dans l'endexine seulement (ex Manihoteae) (LOBREAU-CALLEN *et al.*, 1998, sous presse).

Dans ses travaux récents, WEBSTER (1994 b) regroupe deux à deux les tribus des Crotonoideae apétales. Ainsi, les Micrandreae sont affines des Manihoteae et les Adenoclineae proches des Gelonieae. Par ailleurs, les Elateriospermeae sont apparentées aux Crotonoideae pétaliflores. Les études palynologiques ont confirmé en partie cette classification, à l'exception du pollen des Elateriospermeae présentant plutôt des ressemblances avec celui des Manihoteae (périporie et clavae fovéolées). Deux groupes de types polliniques ont ainsi été distingués : les Micrandreae, Manihoteae et Elateriospermae d'une part, et les Adenoclineae et Gelonieae d'autre part. Dans ces groupes, il y a une variation parallèle de la structure de l'exine et plus particulièrement de l'ectexine.

Pour comprendre la signification des 2 groupes de types polliniques, les variations parallèles de la structure de l'exine et les relations des espèces africaines avec celles des régions néotropicales, une étude cladistique a été entreprise portant sur tous les types polliniques. Pour comparaison, 3 espèces d'Acalyphoideae ont été sélectionnées parmi celles ayant un pollen comparable par l'aperture à celui de certaines Crotonoideae. Comme out-group, 2 genres parmi les Phyllanthoideae, sous-famille la plus primitive, ont été choisis.

### MATERIEL ET METHODES

### LES TAXONS

Parmi les espèces de Crotonoideae apétales antérieurement étudiées in LOBREAU-CALLEN (1987) et LOBREAU-CALLEN & SUAREZ CERVERA (1997), 21 d'entre elles ont été retenues de sorte que tous les types polliniques soient représentés. Ainsi, 1 espèce par genre a été choisie. Lorsque le pollen est hétérogène dans un genre, plusieurs espèces ont été étudiées (*Micrandra/Cunuria*).

Afin de mieux situer les Crotonoideae par rapport aux Acalyphoideae, 3 genres des ces dernières ont été sélectionnés d'après leur type pollinique : deux avec un endocingulum (*Omphalea, Dalechampia*) comme celui de certaines Crotonoideae, et un autre avec une endoaperture bien délimitée et un tectum perforé et microéchinulé (*Mareya*).

Le matériel étudié provient généralement de l'Herbier de Paris, sauf mention particulière.

Sous -famille: PHYLLANTHOIDEAE

Bischofia javanica Blume: MacKee 22574, Nouvelle-Calédonie.

Savia danguyana Leandri: Louvel 77, Madagascar.

### Sous-famille: ACALYPHOIDEAE

Tribu - ACALYPHEAE DUMORTIER (1829)

Mareya brevipes Pax: Hallé 3037, Gabon.

# -Tribu - PLUCKNETIEAE (BENTHAM) HUTCHINSON (1969)

Dalechampia subternata Müller Argovensis: Armbruster et al. 90144, Madagascar.

## - Tribu - OMPHALEAE (PAX & HOFFMANN) WEBSTER (1975)

Omphalea ankaranensis Gillespie: Capuron 28716 SF, Madagascar.

Sous-famille: CROTONOIDEAE

# - Tribu - ADENOCLINEAE (MÜLLER ARGOVIENSIS) WEBSTER (1975):

Adenocline acuta (Thunberg) Baillon: Schlechter 2732 (Afrique australe).

Ditta myricoides Griesebach: Howard et Newling 15745 (Porto Rico).

Endospermum chinense Bentham: Poilane 23827 (Viêt-nam).

Glycydendron amazonicum Ducke: Black 47-1082 F24 (Brésil).

Klaineanthus gaboniae Pierre: Klaine 426 (Gabon), s. n. (Gabon); Tisserant 2359 (Centre-Afrique).

Tetrorchidium congolense Léonard: Sita 2657 (Congo).

# - Tribu - GELONIEAE (MÜLLER ARGOVIENSIS) PAX (1890) :

Cladogelonium madagascariensis Leandri: S. F. 13254 (Madagascar).

Suregada chauvetia R. Smith: Capuron, Service Forestier 12818 (Madagascar).

# - Tribu - MANIHOTEAE (MÜLLER ARGOVIENSIS) PAX (1890) :

Cnidoscolus urens (L.) Arthur: Harley 16484 (Amérique du Sud).

Manihot esculenta Crantz: Cultivé, Serres de l'Arboretum de Chèvreloup, P.

# - Tribu - MICRANDREAE (MÜLLER ARGOVIENSIS) WEBSTER (1975):

Hevea kunthiana (Baillon) Huber: Jenman 7578 (Guyane britanique).

Micrandra elata (Didrichsen) Müller Argoviensis: Tawjoeran 14647 (Surriname).

Micrandra rossiana Schultes: Richard s. n. (Brésil).

Micrandra siphonoides Bentham: Wurdack et Adderley 43250 (Vénézuela).

Micrandra crassipes (Müller Argoviensis) Schultes (= Cunuria sprucei Müller Argoviensis :

Schultes et Lopez 9668 (Brésil, Amazone).

### - Tribu - ELATERIOSPERMEAE WEBSTER (1975):

Elateriospermum tapos Blume: Yates 2569 (Sumatra).

### - Tribu - ALEURITIDEAE HURUSHAWA (1954):

Aleurites moluccana (L.) Willdenow: Sarlin 78 (Nouvelle-Calédonie).

Benoistia perrieri Leandri: Perrier de la Bâthie 12871 (Madagascar).

Neoboutonia africana Müller Argoviensis: Letouzey 5639 (Cameroun); Preuss 1288 (Cameroun)

## - Tribu - CODIEAE (PAX) HUTCHINSON (1969)

Codiaeum oligogynum McPherson: MacKee 18337(Nouvelle-Calédonie).

## - Tribu - CROTONEAE DUMORTIER (1829):

Croton cordatulum Airy Shaw: MacKee 30588 (Nouvelle-Calédonie).

**OUT GROUP** 

L'out-group a été sélectionné parmi les Phyllanthoideae, sous-famille présentant un maximum de caractères plésiomorphes à grandes inflorescences en panicule, considérées comme primitives par WEBSTER (1994).

## CARACTERES ET LEURS ETATS.

Les caractères polliniques pris en considération sont ceux qui ont déjà été publiés par LOBREAU-CALLEN (1987), LOBREAU-CALLEN & SUAREZ-CERVERA (1997), et par LOBREAU-CALLEN et al. (1998 et sous presse), et ceux anatomiques et macromophologiques respectivement par RUDALL (1994) & WEBSTER (1994 a, b); ces derniers caractères ont tous été contrôlés et complétés par des observations en herbier.

Quarante six caractères dont 18 polliniques ont été sélectionnés. Cependant, ceux utilisés pour définir les seules espèces et ceux correspondant à l'autapomorphie d'un taxon terminal ont été négligés. Parmi les caractères étudiés pour le pollen, 3 sont binaires et 16 sont à l'état multiple (multisériés). Pour les autres caractères, 19 sont binaires et 9 sont multisériés. Tous sont discrets, et ceux dimensionnels ne sont pas utilisés, leurs variations étant généralement continues et propres aux diverses espèces étudiées. Par ailleurs, les états des caractères considérés ne sont pas ordonnés, lorsqu'il sont inconnus ils sont marqués d'un ?; ceux qui sont variables ont été codés en indiquant les 2 possibilités. En revanche, lorsqu'ils sont intermédiaires, ils ont été considérés comme formant un état distinct.

# PRINCIPE ADOPTÉ POUR LE CODAGE DES CARACTÈRES

Chaque caractère étudié ne doit être envisagé qu'une seule fois, évitant ainsi de lui donner un poids dans l'analyse cladistique. Pour cette raison, les apertures ont toutes été analysées partie par partie. De même, la terminologie synthétique classiquement utilisée pour décrire le type apertural d'un pollen (pollen tricolporé ou zonocolporé, tricolpé, périporé, inaperturé...) n'a pas été employée dans cette étude car elle prend en considération en une seule expression 4 ou 5 caractères dont les différents états doivent ensuite être décrits : nombre d'apertures, leur répartition sur le pollen, présence ou non d'ectoaperture et suggestion sommaire de sa forme, et souvent la présence ou l'absence d'une endoaperture si le contour est différent de celui de l'ectoaperture. Pour ces mêmes raisons, l'exine hors de la région aperturale est étudiée en même temps dans le mésocolpium et dans l'apocolpium, en envisageant chaque couche une à une. De plus, la structure ectexinique crotonoïde qui est également un terme de synthèse correspondant à une structure complexe très particulière du tectum dont chaque paramètre varie d'un taxon à l'autre est analysée partie par partie (Tableau 1).

Les caractères macromorphologiques sont ceux utilisés par Webster (1994) et ceux anatomiques décrits par RUDALL (1994) (Tableau 1).

La matrice obtenue est présentée dans le tableau 2.

- Tab.I: Caractères des Crotonoideae et leurs différents états.
- 1. nombre d'apertures : 0 trois très nettes; 1 cinq à sept; 2 -trois discrètes; 3 de trois à six dans le même échantillon; 4 plus de six en général discrêts; 5 absentes (inaperturé).
- 2. disposition des apertures sur tout le pollen : 0 zonoaperturé; 1 périaperturé; 2 absentes ou occupant toute la surface du grain (= omniaperturie in Thanikaimoni et al., 1974).
- 3. ectoaperture: 0 sillon; 1 arrondie; 2 absente.
- 4. membrane aperturale : 0 lisse/scabre; 1 granuleuse/clavée; 2 -ornementation comparable à celle du reste de l'exine mais plus fine (souvent dans le centre d'une maille); 3 absente; 4 opercule avec une ornementation identique à celle du reste de l'exine.
- 5. nexine sous l'ectoaperture : 0 lisse/endosculptée; 1 endocraquelée; 2 opercule; 3 granuleuse en bordure des apertures.
- 6. contour de l'endoaperture : 0 plus étroit aux extrémités latérales; 1 élargi aux extrémités latérales; 2 endocingulum; 3 arrondi (pore); 4 absent (pollen inaperturé ou colpé).
- 7. bords de l'endoaperture ou aspect de la nexine sous le sillon dans les pollens colpés: 0 -nets; 1 mal délimités ou très irréguliers; 2 absents.
- 8. ornementation fine de la surface de l'ectexine : 0 tectum ou clavae lisses; 1 clavae aplaties au sommet et fovéolées; 2 clavae terminées en pointes ou arrondies au sommet et striées ou fovéolées.
- 9. surface du mur ou du tectum : 0 plane; 1 clavée irrégulière; 2 clavée régulière; 3 microéchinulée.
- 10.perforations/mailles du tectum : 0 perforations ou mailles fines; 1 mailles; 2 absentes.
- 11.nature des mailles du réseau/perforations : 0 simples (vraies); 1 supratectales; 2 absentes
- 12. columelles tectales : 0 absentes; 1 présentes.
- 13. forme du mur en bordure des perforations/mailles : 0 droite; 1 oblique.
- 14. fond des mailles : 0- tectum absent; 1 tectum perforé-scabre; 2 verrues; 3 clavae.
- 15.infratectum : 0 columellé; 1 grenu; 2 duplicolumellé.
- 16.nexine: 0 lisse/scabre; 1 endosculptée; 2 endocraquelée; 3 endosculptée et endocraquelée.
- 17.structure de l'endexine : 0 irrégulière avec plus ou moins de canalicules et éventuellement une limite diffuse avec la foot-layer; 1 irrégulière, parfois avec quelques lamelles contre la foot-layer; 2 tripartite; 3 régulière; 4 lamellaire; 5- ténue, réduite à quelques rares lamelles ou absente.
- 18.endexine extrèmement mince tendant à se décoller de la foot-layer : 0 soudée; 1 décollée ou tendant à l'être.
- 19.nombre d'ovules : 0 biovulé; 1 uniovulé.
- 20.pétales (fleurs staminées) : 0 absents; 1 présents.
- 21.laticifères : 0 absents; 1 non articulés; 2 articulés.

- 22. Sexualité de la plante : 0 monoïque, hermaphrodite; 1 monoïque à sexes séparés; 2 dioïque.
- 23. port : 0 arbre; 1 arbuste; 2 herbacé.
- 24. bois : 0 sans phloème intraxylèmien; 1 avec phloème intraxylèmien.
- 25. sépales des fleurs mâles : 0 libres; 1 soudés.
- 26. soudure des étamines : 0 libres; 1- soudées.
- 27. disque interstaminal: 0 absent; 1 présent.
- 28. disque hypogyne : 0 absent; 1 présent.
- 29. fusion des styles : 0 libres; 1 soudés.
- 30. fruit : 0 capsule; 1 charnu et indéhiscent; 2 sec et indéhiscent.
- 31. caroncule: 0 absent; 1 présent.
- 32. position de l'inflorescence : 0 axillaire; 1 terminale.
- 33. type d'inflorescences mâles : 0 grande et ramifiée (panicule, cyme, corymbe); 1 courte et ramifiée (glomérule); 2 épi.
- 34. feuille: 0 entière; 1 trilobée; 2 trifoliolée.
- 35. nervation : 0 pennée; 1 palmée; 2 trinervée.
- 36. nombre de noyaux dans le pollen : 0 deux noyaux; 1 trois noyaux.
- 37. glandes foliaires : 0 absentes; 1 insérées sur le pétiole; 2 sur le limbe; 3 en forme de dents marginales.
- 38. marge des feuilles : 0 entière; 1 dentée.
- 39. pédicelle des fleurs femelles : 0 fleurs longement pédicellées; 1 fleurs sessiles.
- 40. glandes florales : 0 absentes; 1 présentes sur les étamines ou sur les sépales.
- 41. nombre d'étamines : 0 cinq; 1 cinq à dix; 2 dix à vingt; 3 plus de vingt; 4 moins de cinq.
- 42. longueur des styles : 0 longs (bifides, ou multifides), 1 courts (stigmatiformes ou lobés); 2 colonne.
- 43. position des fleurs femelles dans l'inflorescence : 0 terminales sur les ramifications; 1 latérales sur les ramifications.
- 44. pétales des fleurs pistillées : 0 absents; 1 présents.
- 45. pistilodes : 0 absents; 1 présents.
- 46. staminodes : 0 absents; 1 présents.

Tab II : Matrice des différents caractères des Crotonoideae et de leurs états. La signification de chaque chiffre est indiquée dans le tableau I.

| Caractères                         | 1111111111 | 222222222       | 333333333       | 444444             |
|------------------------------------|------------|-----------------|-----------------|--------------------|
| <u>123456789</u>                   | 0123456789 | 0123456789      | 0123456789      | <u>0123456</u>     |
| Neoboutonia 522304222              | 1000321?01 | 0121010110      | 010001?101      | 1300000            |
| Benoistia 522304222                | 1000321701 | 0121010110      | 1<br>000200?100 | 1300000            |
| Elateriospermum411203022           | 1000220301 | 0110000111      | 000000?100      | 0221000            |
| Cunuria crassipes 100000101        | 1111101001 | 0110010010      | 010000?100      | 0100010            |
| Micrandra                          |            |                 | 010000,100      | 0100010            |
| siphonoides 000000100<br>Micrandra | 1111101011 | 0110000110      | 0100007100      | 0100010            |
| rossiana 000000100                 | 1111001001 | 0110000110      | 010000?100      | 0101010            |
| Micrandra elata 000000101          | 1111100001 | 0110000110      | 010000?100      | 0100010            |
| Hevea 200424202                    | 0111100001 | 0210011110      | 0000211000      | 0101010            |
| Manihot 411223012                  | 1111310101 | 0211010110      | 0110111100      | 0111001            |
|                                    |            |                 |                 | 1                  |
| Cnidoscolus 411223012              | 1111310101 | 0211011110      | 0100111100      | 0111001            |
|                                    |            |                 |                 | 1                  |
| Suregada sp 111104222              | 1111310401 | 0120700110<br>1 | 0001000000      | 1301001            |
| Klaineanthus 000001022             | 1111103201 | 0110010110      | 0010000100      | 010?001            |
| Cladogelonium 300104222            | 1111300311 | 0010000010      | 0001000000      | 1<br>010?01?       |
| 1 Adenocline 200114022             | 1111212311 | 1<br>0112??0110 | 1<br>0010000010 | 0100001            |
|                                    |            |                 |                 | 1                  |
| Ditta 000102022                    | 1111310311 | 0111000000      | ?001000101      | 040??0?            |
| Endospermum 000102022              | 1111311311 | 01210?1111      | 0000000200      | 1<br>011000?       |
| Glycydendron 000100112             | 1111300001 | 0?11000110      | 1000020300      | 1<br>030?001       |
| Ciyeyaenaron 000100112             | 1111300001 | 0/11000110      | 1000020300      | 0307001            |
| Tetrorchidium 000102022            | 2200010311 | 0111070110      | 0002000201      | 0407001            |
|                                    |            |                 | 1               | 1                  |
| Aleurites 522304222                | 1000320?01 | 1100001110      | 101001?100      | 0201100            |
| Croton cordat 522304222            | 1000320701 | 1101000111      | 010200?100      | 0300100            |
| Codiaeum 522304222                 | 1000320701 | 1101000111      | 010200?000      | 0320000            |
| Savia 000000000                    | 0001000000 | 1010100110      | 0011000001      | 000?110            |
| Bischofia 000030000                | 0001000000 | 0010100001      | 2010210001      | 0017070            |
| Omphalea 000232003                 | 000000301  | 0111011111      | 1<br>0001000200 | 0412000            |
| Dalechampia 000232003              | 1000200001 | 0011071111      | 0001000200      | 041?000            |
| Mareya 000100003                   | 000000001  | 0011070011      | 0001110010      | 031?000<br>031?000 |
| 17241 Vy4111111111111 00000000     | 000000001  | 1               | 2               | 021 (000           |
|                                    |            |                 |                 |                    |

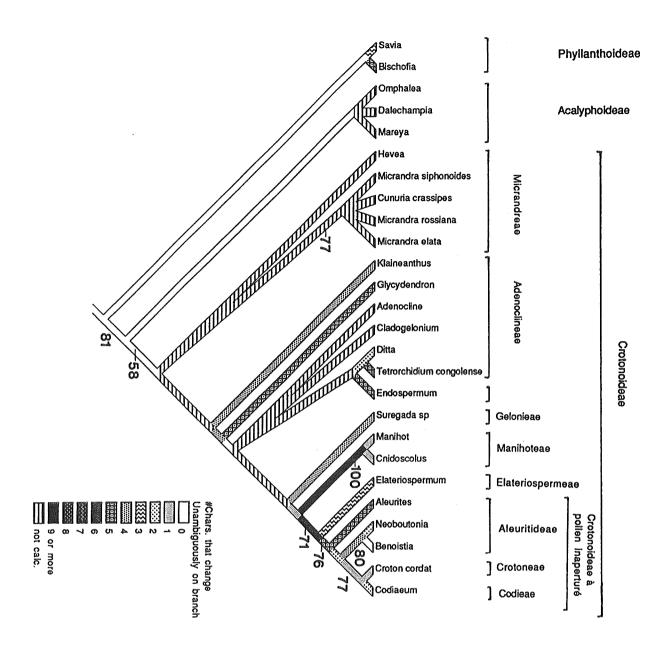


Fig 1. Arbre de consensus strict et valeurs du bootstrap.Lorsqu'il y a polytomie, les transformations non équivoques ne sont pas calculées.

## ANALYSE CLADISTIQUE.

Les données ont été analysées avec le logiciel Paup 3. 1. 1 (SWOFFORD, 1991) La recherche des arbres les plus parcimonieux a été réalisée en variant le nombre de réplications (25 à 50) et la «graine» (seed), avec addition des taxons pas à pas et l'option «TBR branch swapping». Le logiciel Mac Clade 3. 0. 7 (MADDISON 1992, version 1997) a été utilisé pour étudier l'évolution des états de caractères dans les arbres de consensus et les arbres les plus parcimonieux. Le test de bootstrap permettant l'étude de robustesse des différents noeuds et de la structure des données a été réalisé en pratiquant 1000 tirages au sort avec remise de caractères afin de reconstituer des matrices.

### RESULTATS.

## ARBRE DE CONSENSUS STRICT (fig. 1).

Les arbres les plus parcimonieux sont au nombre de 60 avec 193 pas, alors que le nombre minimum possible de ces derniers est de 87. L'indice de cohérence (Ci) est de 0,451 et celui de rétention (Ri) est de 0,636.

Un calcul des valeurs du bootstrap a été réalisé pour tester la robustesse des différents clades (fig. 1). Le petit nombre des valeurs obtenues montre que les caractères homoplasiques sont nombreux. Cependant, le calcul de l'indice de congruence et de celui de rétention pour les seuls caractères polliniques Ci= 0,597 et Ri = 0,797 comparé avec celui des autres données macromorphologiques (Ci = 0,353 et Ri = 0,456) montre que l'homoplasie porte principalement sur ces derniers.

### ACALYPHOIDEAE:

Elles se comportent comme un groupe externe et sont monophylétiques, mais des études plus récentes portant sur un grand nombre de genres montrent qu'elles sont en fait paraphylétiques (WURDACK & CHASE, 1996; MALÉCOT & LOBREAU-CALLEN, en préparation). CROTONOIDEAE :

Elles forment un vaste clade et sont donc monophylétiques (Fig. 1). A l'exception de l'ensemble des tribus à pollen périporé (Gelonieae, Manihoteae, Elateriospermeae) et inaperturé rassemblé dans un seul clade, les autres taxons (Micrandreae, Adenoclineae p. p.) forment plusieurs groupes dont 2 sont en polytomie. Ainsi, les changements non équivoques (synapomorphies non ambiguës) des caractères sur l'arbre de consensus strict n'ont pu être calculés que pour les clades dépourvus de polytomie. Les clades les plus robustes sont soutenus par plusieurs synapomorphies non ambiguës (DOYLE & LE THOMAS, 1996): pour cette étude elles sont de 3 ou plus, compte tenu du petit nombre de caractères étudiés (moins de 50). Il s'agit des deux genres *Klaineanthus* et *Glycydendron*, des Gelonieae réduites au seul genre *Suregada*, des Manihoteae, des Elateriospermeae et des Crotonoideae.

Les Micrandreae groupées en polytomie sont à la base des Crotonoideae; cependant l'analyse de l'arbre de consensus majoritaire montre qu'elles sont paraphylétiques confirmant ainsi la distinction de deux sous-tribus telle qu'elle a été proposée par WEBSTER (1994b). La sous-tribu des Micrandrineae forme un clade monophylétique où les différents genres sont à leur tour en polytomie et les Hevineae forment une branche dont la situation est variable : dans 80% des cas, elles sont situées au-dessous des Micrandrineae et sembleraient présenter un plus grand nombre de caractères plésiomorphes. Quant à la polytomie de ces groupes primitifs, elle ne pourrait s'expliquer que par la répartition amazonienne restreinte de la plupart des genres probablement très anciens (RANNALA et al., 1998).

Les Adenoclineae sont paraphylétiques et composées d'un grade formé par les deux branches correspondant aux genres *Klaineanthus* et *Glycydendron* et respectivement définies par 4 (endoapertures en forme de H, nexine endosculptée et endocraquelée, structure tripartite de l'endexine, inflorescence terminale) et 5 synapomorphies non équivoques (endoaperture de contour très irrégulier, clavae striées, fruits charnus et indéhiscents, feuilles trinervées, augmentation considérable du nombre d'étamines). Les 5 autres genres *Adenocline*, *Cladogelonium*, *Ditta*,

Tetrorchidium et Endospermum, restent groupés en polytomie.

Le genre *Cladogelonium* actuellement classé parmi les Gelonieae avec incertitude (WEBSTER, 1994) trouve sa place parmi les Adenoclineae. D'après l'arbre de consensus majoritaire, dans 60 % des cas, il se place dans le clade rassemblant les taxons à pollen avec une endexine régulière tendant à se décoller de la foot-layer et comprenant *Adenocline*, *Ditta*, *Tetrorchidium* et *Endospermum*.

La tribu des Adenoclineae, telle qu'elle est comprise par WEBSTER (1994b) comprend deux sous-tribus qui n'ont pas été retrouvées dans cette étude. En revanche, la séparation des deux genres *Klaineanthus* et *Glycydendron* des autres genres *Ditta, Endospermum, Tetrorchidium* et *Adenocline* correspond à celle que TOKUOKA & TOBE (1998) ont obtenu par l'étude des ovules et des graines des Crotonoideae. Ainsi, comme le soulignent ces auteurs, les Adenoclineae forment une tribu hétérogène qu'il conviendrait de scinder en 2 groupes (TOKUOKA & TOBE 1998) ou plutôt en 3 selon nos résultats. *Klaineanthus* et *Glycydendron* présentant chacun respectivement un caractère pollinique essentiel, l'ornementation de la membrane aperturale, identique à celle des Micrandreae pour le premier, et à celle des autres Adenoclineae pour le second.

Par ailleurs, la polytomie de 5 des genres des Adenoclineae pourrait être le reflet de la grande ancienneté des taxons étudiés (RANNALA *et al.*, 1998), bien que le nombre de caractères considérés soit faible.

Les Gelonieae réduites au seul genre *Suregada* sont soutenues par 4 changements non ambigus : structure lamellaire de l'endexine, port arbustif de la plante, acquisition de glandes florales, augmentation du nombre d'étamines.

Le clade monophylétique des Manihoteae est défini par 9 synapomorphies non équivoques: opercule de nexine, ornementation fine de surface fovéolée, endexine irrégulière et ténue, laticifères articulés, soudure des sépales dans les fleurs mâles, présence d'une caroncule, feuilles trilobées, nervation palmée, styles courts.

Le clade de l'ensemble des Crotonoideae à pollen périporé avec un grand nombre d'apertures et celui des inaperturés est soutenu par 6 synapomorphies non équivoques : véritables mailles de réseau, absence de columelles tectales, mur à bords verticaux par réversion, infratectum grenu, faible augmentation du nombre d'étamines, absence de staminodes. Cependant, à l'intérieur de ce dernier, la tribu des Aleuritideae est paraphylétique. Il n'y a donc aucune affinité pollinique entre les Manihoteae et l'ensemble Elateriospermeae/Crotonoideae à pollen inaperturé. TOKUOKA & TOBE (1998) aboutissent au même résultat par l'étude des ovules et des graines, mais mettent toutefois en évidence des relations entre les Manihoteae et les Crotonoideae à pollen inaperturé.

La branche des Elateriospermeae, tribu monogénérique, est située entre les Manihoteae et les Crotonoideae, et est définie par 3 synapomorphies non ambiguës : fond des mailles verruqueux, soudure des styles, styles courts.

Le clade des Crotonoideae à pollen inaperturé est soutenu par 5 synapomorphies non équivoques : absence d'aperture indiqué par les caractères 1 à 4, plantes monoïques par réversion.

Les changements relativement nombreux de caractères non équivoques (3 ou plus) observés sur les branches de plusieurs tribus (Gelonieae, Manihoteae, Elateriospermeae) ou en position terminale sur celles des genres *Glycydendron*, *Endospermum*, *Tetrorchidium*, *Aleurites* signifient que ces taxons présentent de nombreux caractères autapomorphiques. En général, plus ils sont nombreux, moins le nombre de synapomorphies communes est élevé (ex. Manihoteae caractérisées par 9 changements mais avec seulement 1 synapomorphie).

Ces résultats correspondent en partie à la classification proposée par WEBSTER (1994b); certains taxons définis par cet auteur apparaissent toutefois comme des grades (Micrandreae, Adenoclineae), c'est à dire qu'ils sont définis par la présence partagée de caractères primitifs, alors que d'autres forment des clades monophylétiques (Micrandrineae, Manihoteae), définis par des caractères dérivés partagés. Cependant les relations entre les diverses tribus sont légèrement différentes de celles proposées par ce même auteur et appuyées par LOBREAU-CALLEN & SUAREZ-CERVERA (1997) d'après certains caractères du pollen : les Micrandreae et les Manihoteae d'une part, et les Adenoclineae et les Gelonieae d'autre part présentant respectivement des relations évidentes entre elles; par cette étude phylogénétique, Micrandreae et Manihoteae sont deux groupes éloignés qui ne se ressemblent que par la présence de caractères homoplasiques tels l'ornementation des claveae et la structure de l'endexine.

Par ailleurs, si les analyses phylogénétiques basées sur le séquençage du gène rbcL rapprochent les genres Omphalea (Acalyphoideae), Tetrorchidium et Endospermum (Crotonoideae) (WURDACK & CHASE 1996), celles reposant sur différents caractères morphologiques ne confirment pas ce résultat.

TRANSFORMATIONS DES CARACTÈRES (fig. 2, 3, 4).

## Caractères polliniques

Apertures (fig. 1 A-D).

Les caractères aperturaux, nombre (fig. 2. A), répartition sur le pollen (fig. 2. B), contour des ectoapertures (fig. 2. C), ornementation de la membrane aperturale (fig. 2. D), définissent parfaitement bien les Gelonieae, Manihoteae, Elateriospermeae et Crotonoideae à pollen inaperturé comme WURDAK & CHASE (1996) l'ont déjà remarqué suite à leur analyse phylogénétique basée sur le séquençage du gène chloroplastique rbcL.

La variation, pollen tricolporé vers un pollen inaperturé est continue. En revanche, la tricolpie est un caractère dérivé à partir de la tricolporie et correspond donc à une réversion. Les modifications du nombre des ectoapertures correspondent à une augmentation de 3 à 6 sur l'équateur pour les Micrandreae à la base de l'arbre, et de 3 à plus de 12 sur toute la surface pour aboutir à une inaperturie chez les Crotoneae et les Elateriospermeae. Corrélativement, la membrane aperturale à peine ornementée, tend à être clavée, comme le reste de l'exine, et puis enfin n'est plus différenciée. L'endoaperture varie de subelliptique, large et mal délimitée à plus petite et bien délimitée puis est obstruée par de l'endexine et disparaît.

Par ailleurs, les variations de la netteté des limites de l'ectoaperture, celles de l'ornementation de la nexine sous l'ectoaperture, la présence d'endexine dans, ou en bordure des endoapertures sont homoplasiques.

Exine (fig. 3 A-D; 4 E).

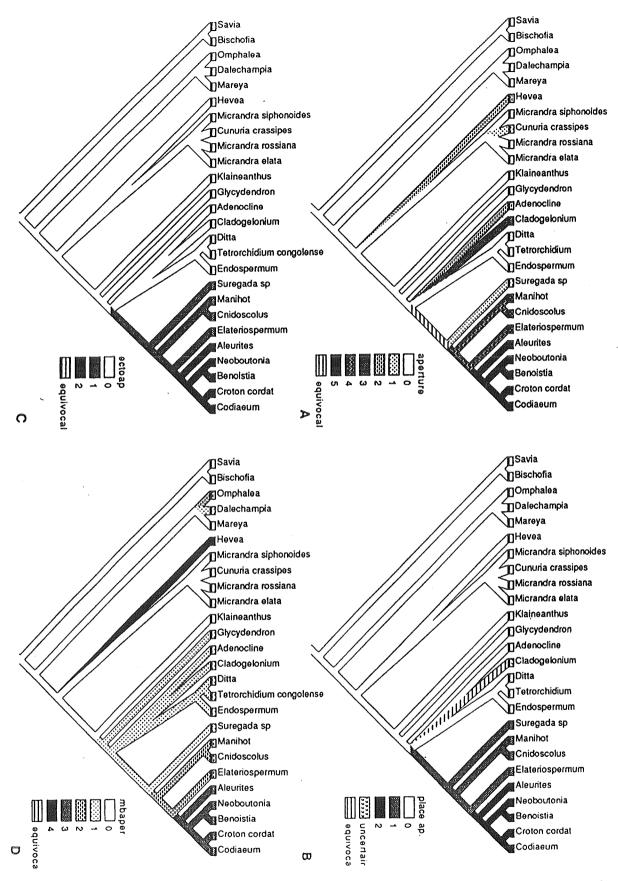


Fig. 2. Arbre de consensus strict montrant l'évolution des états de différents caractères aperturaux; les états de caractères correspondent à ceux indiqués tableaux 1, 2 : A, nombre d'apertures bien visibles ou discrètes; B, disposition des apertures; C, contour des apertures; D, ornementation de la membrane aperturale.

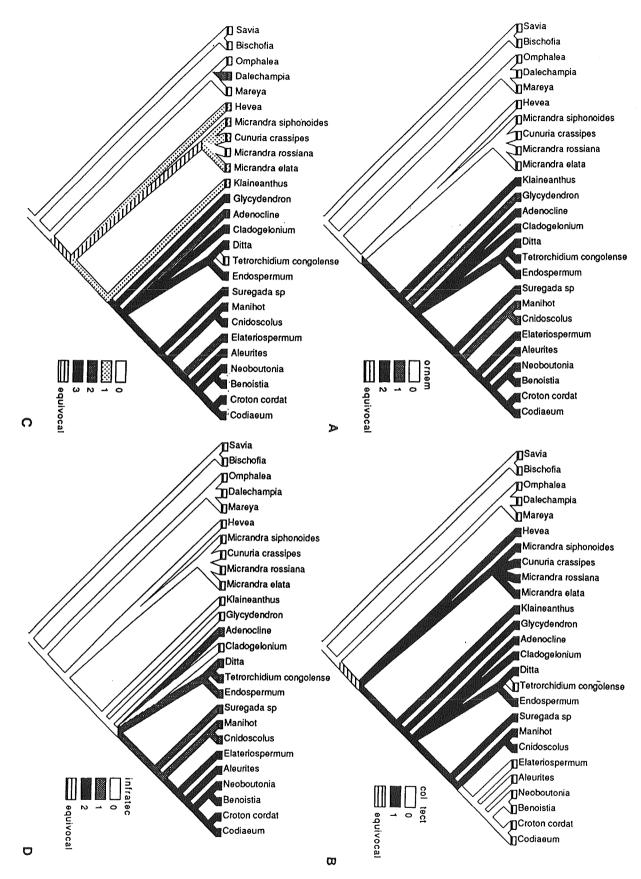


Fig. 3. Arbre de consensus strict montrant l'évolution des états de différents caractères ectexiniques; les états de caractères correspondent à ceux indiqués tableaux 1, 2: A, ornementation de la surface de l'ectexine (tectum ou clavae); B, columelles tectales; C, ornementation de l'exine dans le fond des mailles; D, nature de l'infratectum.

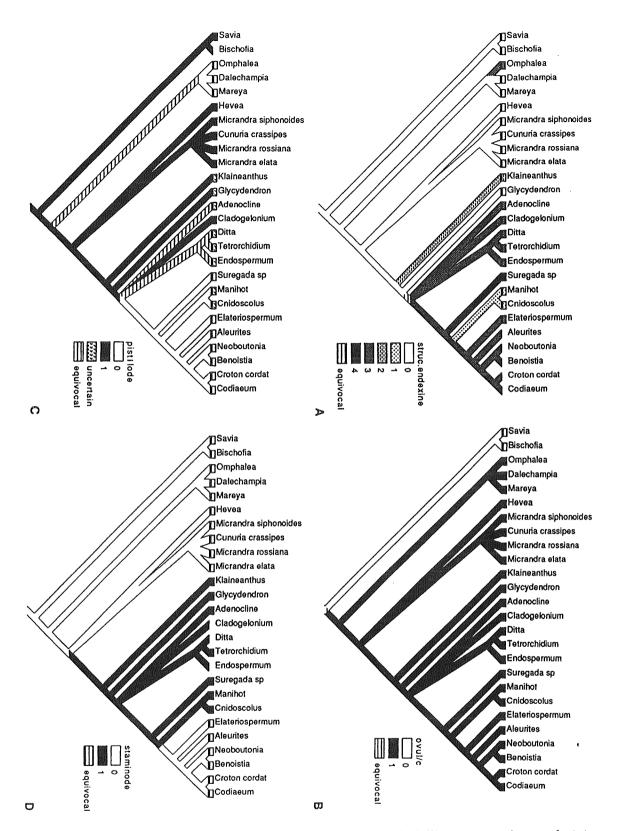


Fig. 4 A. Arbre de consensus strict montrant l'évolution des états de différents caractères endexiniques hors région aperturale; les états de caractères correspondent à ceux indiqués tableaux 1, 2; B, Arbre de consensus strict montrant l'évolution des états du caractère nombre d'ovules par carpelle; les états de caractères correspondent à ceux indiqués tableaux 1, 2; C, Arbre de consensus strict montrant l'évolution des états du caractère présence/absence de staminodes; les états de caractères correspondent à ceux indiqués tableaux 1, 2; D, Arbre de consensus strict montrant l'évolution des états du caractère présence/absence de pistilodes ; les états de caractères correspondent à ceux indiqués tableaux 1, 2.

La présence d'une ornementation fine de l'ectexine (tectum ou clavae) (fig. 3 A) est un caractère qui définit un clade monophylétique des Crotonoideae, à l'exception des Micrandreae. En revanche, l'ornementation fovéolée des clavae de certains taxons (Adenoclineae -*Cladogelonium*-, les Manihoteae et les Elateriospermae apparaît comme dérivée de celle striée.

Dans les groupes situés à la base des Crotonoideae (Micrandreae), les clavae sont souvent irrégulières, parfois même absentes et sont définitivement régulières dans toutes les autres Crotonoideae. Le tectum avec une structure tilioïde (fig. 3 B) définit tout le grade des Micrandreae, Adenoclineae, Gelonieae et Manihoteae. L'absence de cette structure dans les Elateriospermeae et les Crotonoideae à pollen inaperturé apparaît comme étant une réversion (LOBREAU-CALLEN & SUAREZ-CERVERA, 1997). Parallèlement, il y a modification de l'ornementation ou de la structure du fond des mailles (fig. 3 C), lisse puis verruqueuse et clavée, et enfin réduite à des verrues par réversion chez les Elateriospermeae, voire même lisse chez certaines Crotonoideae à pollen inaperturé; de plus, l'infratectum (fig. 3 D) varie de columellaire à grenu.

Comme dans le cas des apertures, les variations de l'ornementation de la nexine ne sont pas significatives par la présence de plusieurs homoplasies. En revanche, celles de la structure sont remarquables : l'endexine très irrégulière, traversée par des canalicules, et même parfois mal délimitée de la foot layer, semble s'organiser avec une ultrastructure tripartite (*Klaineanthus*) ou totalement lamellaire (Gelonieae, Elateriospermeae, Crotonoideae à pollen inaperturé) (fig. 4 A).

## Caractères macromorphologiques et anatomiques (fig. 4 B-D).

Les caractères des ovules et du bois (fig. 4 B) définissent parfaitement deux groupes parmi les Euphorbiaceae étudiées, alors que les seuls caractères du pollen ne le permettent pas. Cependant, la plupart de macrocaractères présentent une forte homoplasie : ex. les laticifères articulés apparaissent de manière indépendante chez les Heveineae et les Manihoteae.

Les glandes insérées sur le pétiole ou sur le bord des feuilles semblent être un caractère acquis dans les Manihoteae, Elateriospermeae et Crotonoideae à pollen inaperturé, mais qui disparaît dans un petit nombre d'espèces chez ces dernières. Le nombre d'étamines tend à augmenter. Les pistillodes présents dans les groupes à la base des Crotonoideae (Micrandreae, Adenoclineae) disparaissent dans les Crotonoideae à pollen poré ou inaperturé (fig. 4 C). Quant aux staminodes, leurs variations sont pratiquement opposées : présentes dans les Adenoclineae, elles sont perdues dans les Elateriospermeae et les Crotonoideae à pollen inaperturé (fig. 4 D).

### CONCLUSION.

Les résultats obtenus dans cette première analyse cladistique restent préliminaires. En effet, beaucoup trop de genres sont placés en polytomie et une étude plus approfondie avec un plus grand nombre de caractères et de taxons est nécessaire. Malgré ces insuffisances, une approche biogéographique peut être proposée afin de tenter d'expliquer la répartition des genres paléotropicaux.

La disposition de taxons dans l'arbre de consensus obtenu suggère que la sous - famille des Crotonoideae a pour origine la zone néotropicale *Hevea, Micranta* s.1. étant strictement néotropicaux; elle aurait ultérieurement colonisé l'Afrique (*Klaineanthus* dans les régions tropicales de l'ouest, *Adenocline* en Afrique australe) et finalement le sud - est asiatique et l'Océanie (*Endospermum*, Gelonieae, Elateriospermeae et Crotonoideae à pollen inaperturé). Ce résultat montre que les Crotonoideae sud-américaines ont colonisé toutes les régions paléotropicales par l'intermédiaire de l'Afrique.

## REMERCIEMENTS

Les échantillons cités dans ce travail proviennent de l'herbier de Paris grâce à l'obligeance de son Directeur. Le matériel de *Manihot excelsa* cultivé dans les serres tropicales à l'Arboretum de Chèvreloup a été confié pour étude par le Service des Cultures du Museum. Le manuscrit a été relu par J. Broutin (Laboratoire de Paléobotanique) et par A. Le Thomas (Laboratoire deBiologie et Evolution des Plantes vasculaires de l'EPHE).

### **BIBLIOGRAPHIE**

- BENTHAM, G. (1880). Euphorbiaceae. In BENTHAM, G. & HOOKER, J.D. (eds). *Genera Plantarum ad Exemplaria Imprimis in Herbariis Kewensibus Servata Definita*, 3: 239-340. Lovell Reeve and Co., London.
- CHASE, M. W., SOLTIS, D. E., OLMSTED, R. G., MORGAN, D., LES, D. H., MISHLER, B. D., DUVALL, M. R., PRICE, R. A., HILLS, H. G., QIU, Y;-L., KRON, K. A., RETTING, J. H., CONTI, E., PALMER, J. D., MANHART, J. R., SYSTMA, K. J., MICHAELS, H. J., KRESS, W. J., KAROL, K. G., CLARK, W. D., HEDRÉN, M., GAUT, B. S., JANSEN, R. K., KIM, K.-J., WIMPEE, C. F., SMITH, J. F., FURNIER, G. R., STRAUSS, S. H., XIANG, Q.-Y., PLUMKETT, G. M., SOLTIS, P. S., SWENSEN, S. M., WILLIAMS, S. E., GADEK, P. A., QUINN, C. J., EGUIARTE, L. E., GOLENBERG, E., LEARN, G. H., GRAHAM, S. W., BARRETT, S. C. H., DAYANANDAN, S. & ALBERT, V., (1993). Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequenses from the plastid gene *rbcL. Ann. Missour. Bot. Gard.* 80: 528-580.
- DOYLE, J.A. & LE THOMAS A. (1996)., Phylogenetic analysis and character evolution in Annonaceae. Bull. Mus. nath. Hist. nat., Paris, 4ém Sér.,18, Adansia (3-4): 279 334.
- ERDTMAN, G. (1952)., Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. ALMQVIST & WIKSELIKSEL (ed,), Stockholm, 542 pp.
- ESSER, H. J., WELZEN P.T. & VAN DJARWANINGSIH, T. (1998)., Phylogeznetic classification of the malesian Hippomaneae (Euphorbiaceae). *Syst. Bot.* 22 : 617-628.
- FERNANDEZ-GONZALEZ, D. & LOBREAU-CALLEN, D., (1996)., Le pollen de la tribu des Acalypheae (Acalyphoideae, Euphorbiaceae). *Grana* 35 : 266-284.
- HUTCHINSON, J., (1969)., Tribalism in the family Euphorbiaceae. Amer. Journ. Bot., 56: 738-758.

- KÄLLERSJÖ, M., FARRIS, J. S., CHASE, M. W., BREMER, B., FAY, M. F., HUMPHRIES, C. J., PETTERSEN, G., SEBERG, O. & BREMER, K. (1998). Simultaneous parsimony jackknife analysis of 2538 *rbc*L DNA sequences reveals support for major clades of green plants, land plants, seed plants and flowering plants. *Pl. Syst. Evol.* 213: 259-287.
- KUIJT, R. C., (1996). A taxonomic monograph of Sapium Jacq., Anomostachys (Baill.) Hurus., Duvigneaudia J. Léonard and Sclerocroton Hochst. (Euphorbiaceae, Tribe Hippomanae). Bibliotheca Botanica 146: 109 pp.
- LEVIN, G. A., (1986). Systematic foliar morphology of Phyllanthoideae (Euphorbiaceae). III. Cladistic analysis. *Systematic Botany* 11 (4): 515-530.
- LEVIN, G. A. & SIMPSON, M. G., (1994). Phylogenetic implications of pollen ultrastructure in the Oldfieldioideae (Euphorbiaceae). *Ann. Missour Bot. Gard.*, 81: 203 238.
- LOBREAU-CALLEN, D., (1987). Palynologie. *In* McPherson, G. & Tirel, C., Fam. 14, Euphorbiacées I. *Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances*: 14: 8-9, 34-37, 102-105, 187-188.
- LOBREAU-CALLEN, D. & SUAREZ-CERVERA, M. (1993). Variations morphologiques et ultrastructurales du pollen de *Bischofia* et d'autres Phyllanthoideae (Euphorbiaceae). *Palynosciences*, 2: 223 237.
- LOBREAU-CALLEN, D. ET SUAREZ-CERVERA, M., (1997). Le pollen des Crotonoideae apétales (Euphorbiaceae) : ultrastructure de l'exine. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 98 : 257-291.
- LOBREAU-CALLEN, D., MALÉCOT, V. & SUAREZ-CERVERA, M., (1998). Comparative study of pollen from apetalous Crotonoideae and some other uniovulate Euphorbiaceae: exine ultratructure at the aperture. *Intern. Conference Pollen and spores: Morphology and Biology.* 5-9 July 1998, Royal Botanic Gardens Kew and Natural History Museum London, Summary: 15.
- MADDISON, W.P. & MADDISON, D.R. (1992). Mac Clade Version 3.07. Analojis of PHYLOGENY and Character Evolution. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- MALECOT, V., (1998). Etude systématique et palynologique des Hippomaneae (Euphorbiaceae) de Madagascar. Approche phylogénétique cladistique. DEA, Systématique animale et végétale, Université Claude Bernard, Lyon I, 40 pp.
- NOWICKE, J. W., (1994). A palynological study of Crotonoideae (Euphorbiaceae). *Ann. Missour. Bot. Gard.*, 81(2): 245-269.
- PUNT, W., (1962). Pollen morphology of the Euphorbiaceae with special reference to taxonomy. *Wentia*, 7: 1-116.
- PUNT, W., (1987). A survey of pollen morphology in Euphorbiaceae with special reference to *Phyllanthus*. *Bot. Jour. Lin. Soc.*, 94(1/2): 127-142.
- RANNALA, B., HUELSENBECK, J. P., YANG, Z. & NIELSEN, R., (1998). Taxon sampling and the accuracy of large phylogenies. *Syst. Biol.* 47 (4): 702-710.
- RUDALL, P., 1994. Laticifers in Crotonoideae (Euphorbiaceae): Homology and evolution. *Ann. Missour. Bot. Gard.*, 81: 270-282

- SIMPSON, M. G. & LEVIN G. A., (1994). Pollen ultrastructure of the biovulate Euphorbiaceae. *Int. J. Plant Sci.*, 155 (3): 313 341.
- SWOFFORD D. L., (1993). PAUP: Phylogenetic Analysis using Parsimony, version 3.1.1. Illinois Natural History Survery, Champaign, Ill.
- THANIKAIMONI, G., CARATINI, C., NILSSON, S. & GRAFSTRÖM, E., (1984). Omniaperturate Euphorbiaceae pollen with striate spines. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 54: 105-125.
- TOKUOKA, T. & TOBE, H., (1998). Ovules and seeds in Crotonoideae (Euphorbiaceae): structure and systematic implications. *Bot. Jahrb. Syst.* 120 (2): 165-186.
- TOKUOKA, T. & TOBE, H. (1999). Embryology of tribe Drypeteae, an enigmatic taxon of Euphorbiaceae. *Pl. Syst. Evol.* 215: 189-208.
- WEBSTER, G. L., (1975). Conspectus of a new classification of the Euphorbiaceae.- *Taxon* 24: 593-601.
- WEBSTER, G.L., (1994a). Classification of the Euphorbiaceae. Ann. Missour. Bot. Gard. 81:3-32.
- WEBSTER, G.L., (1994b). Synopsis of the suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Ann. Missour. Bot. Gard.* 81:33-144.
- WELZEN, P. T., van (1998). Revisions and phylogénies of malasian Euphorbiaceae: subtribe Lasiococcinae (*Homonoia*, *Lasiococca*, *Spathiostemon*) and *Clonostylis*, *Ricinus*, and *Wetria*, *Blumea* 43: 131-164.
- WURDACK, K. & CHASE M.W., (1996). Molecular systematics of Euphorbiaceae sensus largo using *rbc*L sequence data. *Amer. Journ. Bot.* Abstracts 580, 83 (6): 203.