

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 aperture diversified pollen: colporate, colpate or porate. They are grouped in two systematic groups also typified by the supracteal 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 discussed 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 : colpore, colpé, poré. Elles sont réparties dans deux groupes systématiques également typifiés par les caractères polliniques de l'ornementation supracteale et de la nexine. Une analyse cladistique portant sur 18

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

** 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 contigües 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 Griesbach : Howard et Newling 15745 (Porto Rico).

Endospermum chinense Benthham : 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 britannique).

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

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

Micrandra siphonoides Benthham : Wurdack et Adderley 43250 (Vénézuëla).

Micrandra crassipes (Müller Argovensis) Schultes (= *Cunuria sprucei* Müller Argovensis : 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 Argovensis : 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 macromorphologiques 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 (= omniaperture 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 extrêmement 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 intraxylémien; 1 - avec phloème intraxylémien.
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 indéhiscant; 2 - sec et indéhiscant.
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	111111111	222222222	333333333	4444444
<u>123456789</u>	<u>0123456789</u>	<u>0123456789</u>	<u>0123456789</u>	<u>0123456</u>
<i>Neoboutonia</i> 522304222	1000321?01	0121010110	010001?101	1300000
			1	
<i>Benoistia</i> 522304222	1000321?01	0121010110	000200?100	1300000
<i>Elateriospermum</i> ...411203022	1000220301	0110000111	000000?100	0221000
<i>Cunuria crassipes</i> ..100000101	1111101001	0110010010	010000?100	0100010
<i>Micrandra</i>				
<i>siphonoides</i> 000000100	1111101011	0110000110	010000?100	0100010
<i>Micrandra</i>				
<i>rossiana</i> 000000100	1111001001	0110000110	010000?100	0101010
<i>Micrandra elata</i> ... 000000101	1111100001	0110000110	010000?100	0100010
<i>Hevea</i> 200424202	0111100001	0210011110	0000211000	0101010
<i>Manihot</i> 411223012	1111310101	0211010110	0110111100	0111001
				1
<i>Cnidoscolus</i> 411223012	1111310101	0211011110	0100111100	0111001
				1
<i>Suregada</i> sp..... 111104222	1111310401	0120?00110	0001000000	1301001
		1	1	
<i>Klaineanthus</i> 000001022	1111103201	0110010110	0010000100	010?001
				1
<i>Cladogelonium</i> 300104222	1111300311	0010000010	0001000000	010?01?
	1	1	1	
<i>Adenocline</i> 200114022	1111212311	0112??0110	0010000010	0100001
				1
<i>Ditta</i> 000102022	1111310311	0111000000	?001000101	040??0?
				1
<i>Endospermum</i> 000102022	1111311311	01210?1111	0000000200	011000?
				1
<i>Glycydendron</i> 000100112	1111300001	0?11000110	1000020300	030?001
				1
<i>Tetrorchidium</i> 000102022	2200010311	01110?0110	0002000201	040?001
			1	1
<i>Aleurites</i> 522304222	1000320?01	1100001110	101001?100	0201100
<i>Croton cordat</i> 522304222	1000320?01	1101000111	010200?100	0300100
<i>Codiaeum</i> 522304222	1000320?01	1101000111	010200?000	0320000
<i>Savia</i> 000000000	0001000000	1010100110	0011000001	000?110
<i>Bischofia</i> 000030000	0001000000	0010100001	2010210001	001?0?0
			1	
<i>Omphalea</i> 000232003	0000000301	0111011111	0001000200	041?000
<i>Dalechampia</i> 000100000	1000200001	00110?0011	0001110010	031?000
<i>Mareya</i> 000000003	0000000001	0010010111	0000000010	031?000
		1	2	

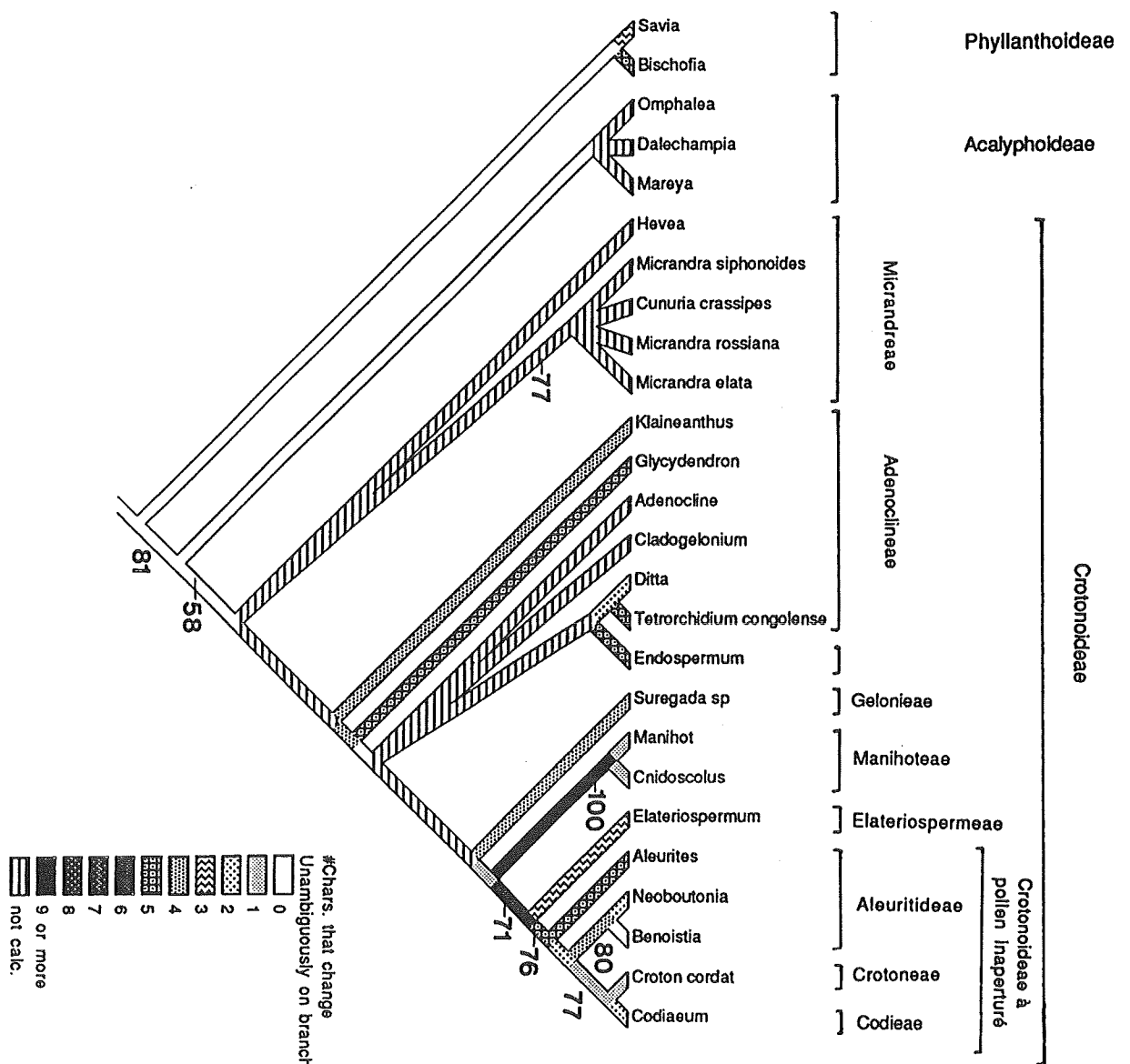


Fig 1. Arbre de consensus strict et valeurs du bootstrap. Lorsqu'il y a polytomie, les transformations non équivoques ne sont pas calculées.

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 réplifications (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 indéhiscent, 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'ouvertures 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'ouverture 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 clavae 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 WURDACK & 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 Crotonoideae et les Elateriospermeae. Corrélativement, la membrane aperturale à peine ornée, 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).

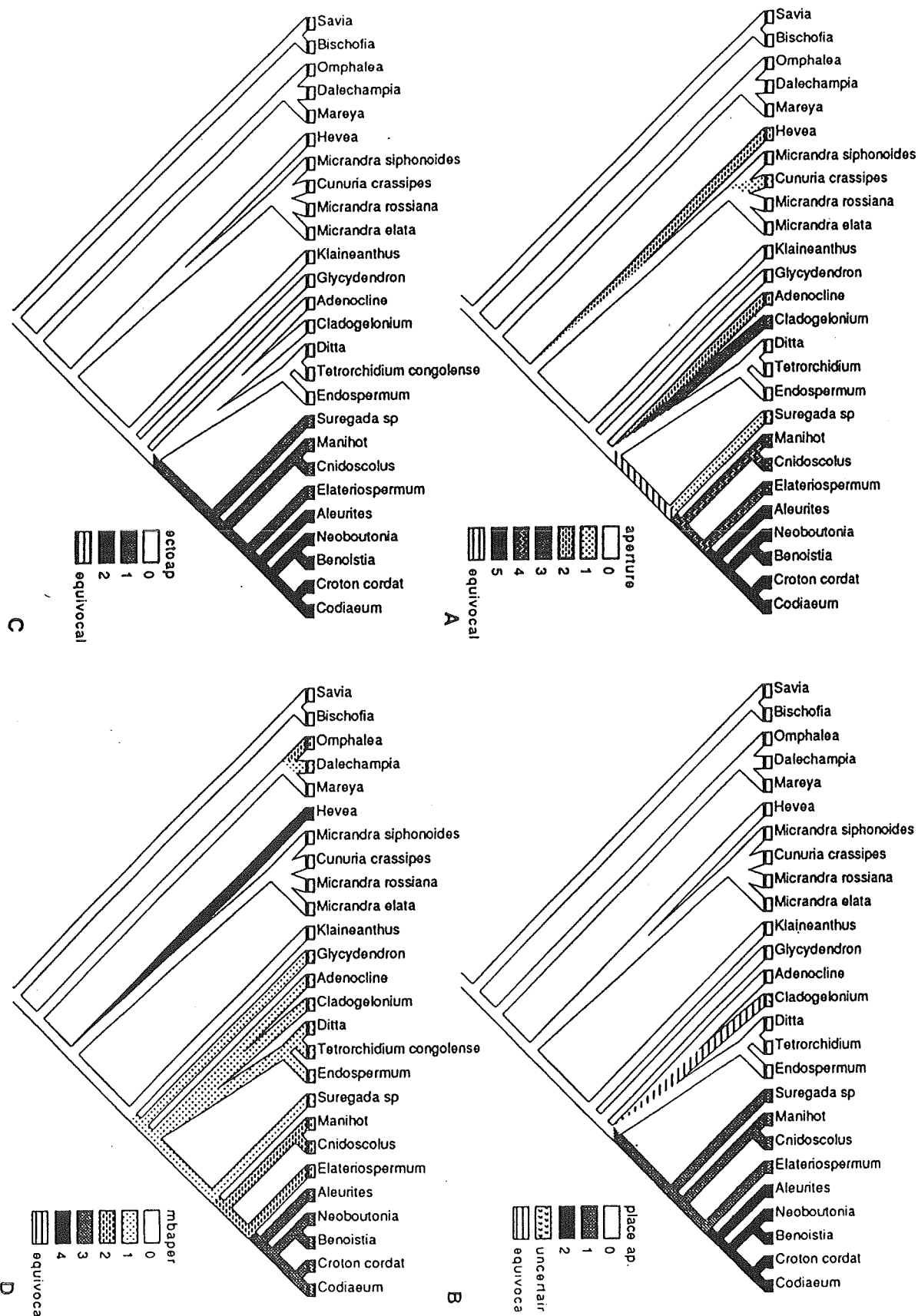


Fig. 2. Arbre de consensus strict montrant l'évolution des états de différents caractères aperturaux; les états de caractères correspondent à ceux indiqués tableaux 1, 2 : A, nombre d'apertures bien visibles ou discrètes; B, disposition des apertures; C, contour des apertures; D, ornementation de la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

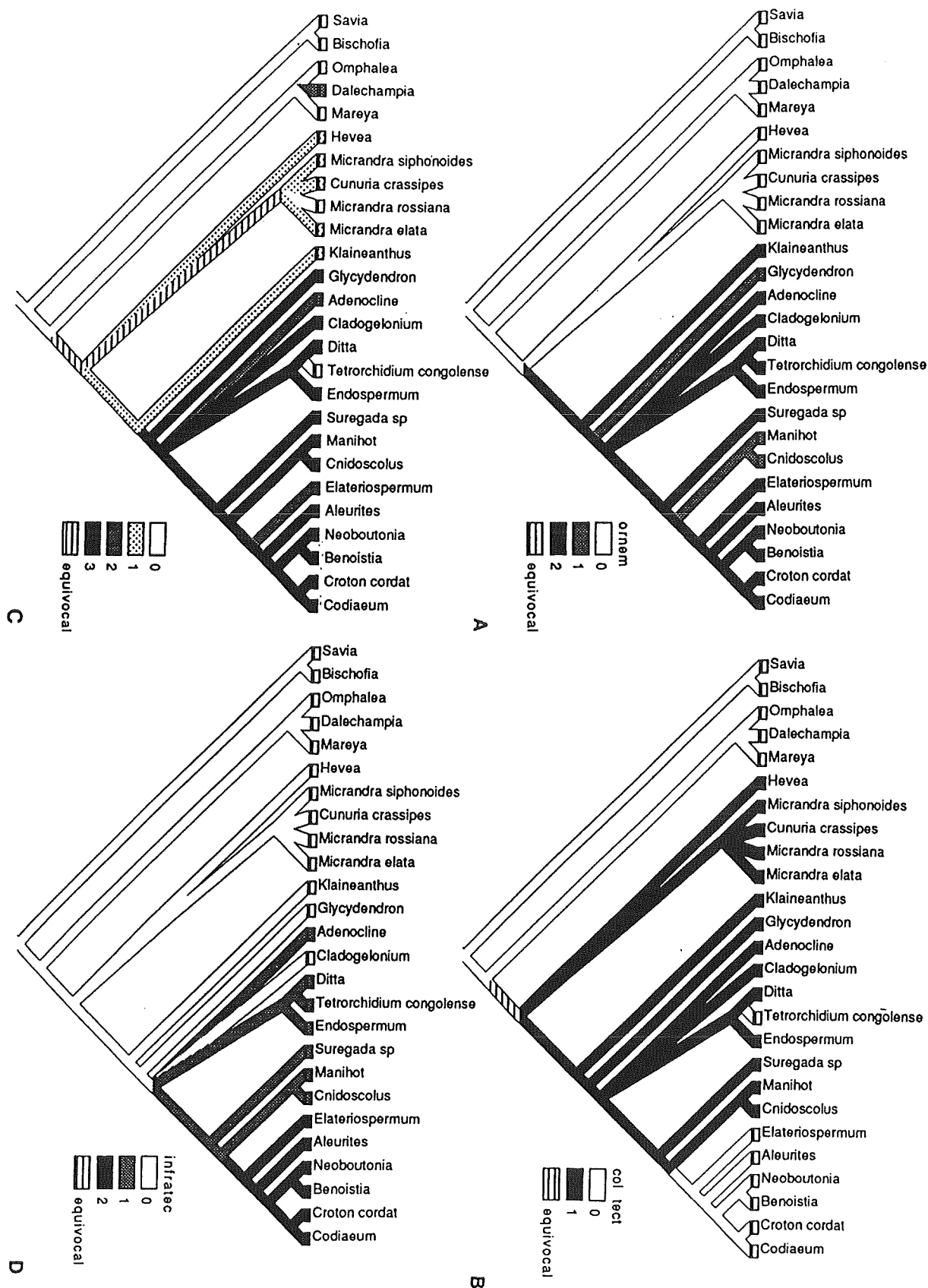


Fig. 3. Arbre de consensus strict montrant l'évolution des états de différents caractères ectexiniques; les états de caractères correspondent à ceux indiqués tableaux 1, 2: A, ornementation de la surface de l'ectexine (tectum ou clavae); B, columelles tectales; C, ornementation de l'exine dans le fond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

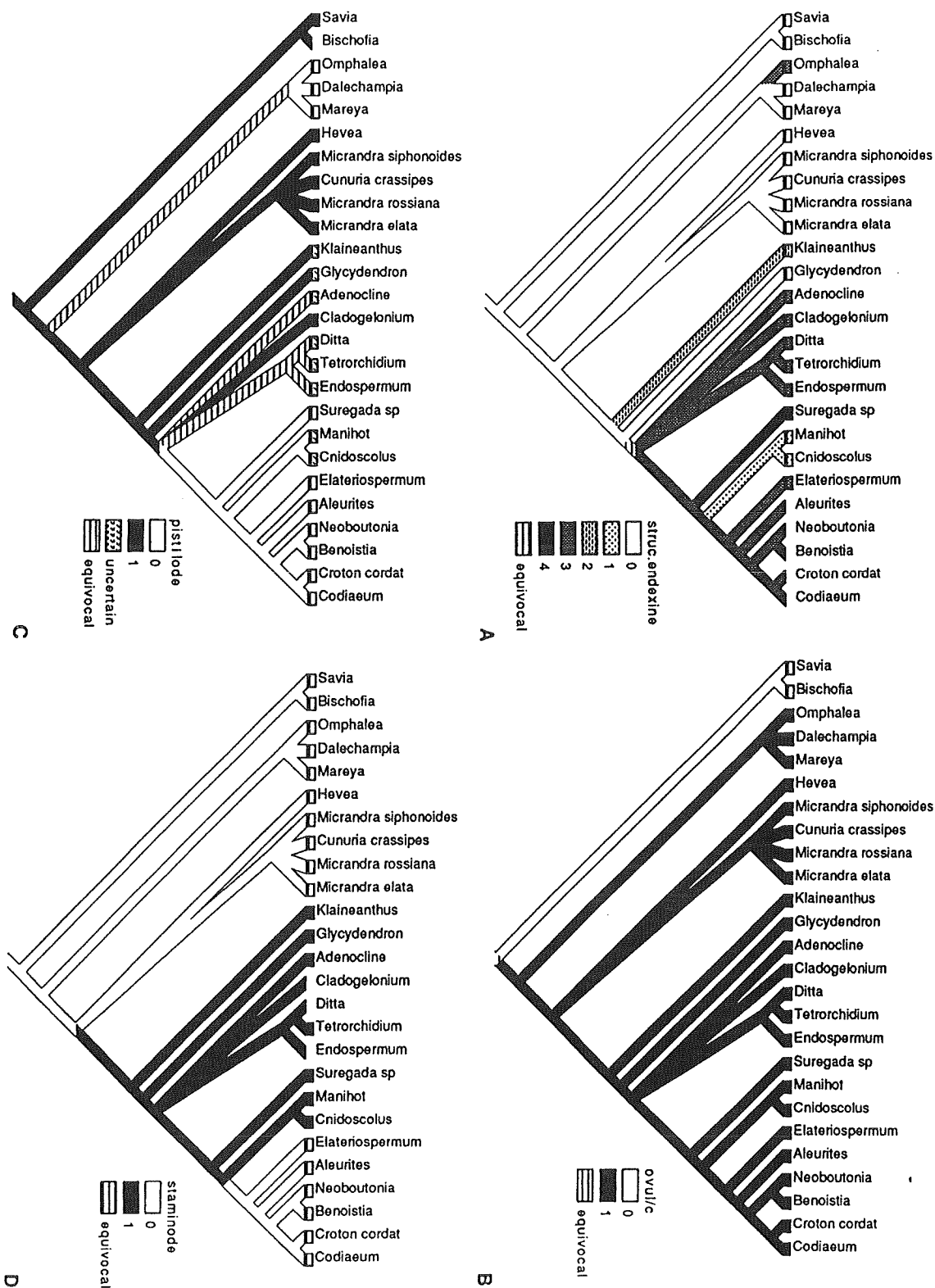


Fig. 4 A. Arbre de consensus strict montrant l'évolution des états de différents caractères endexiniques hors région aperturale; les états de caractères correspondent à ceux indiqués tableaux 1, 2; B, Arbre de consensus strict montrant l'évolution des états du caractère nombre d'ovules par carpelle; 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 Elateriospermeae 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.l. 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 de Biologie 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., DUVAL, 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 sequences from the plastid gene *rbcL*. *Ann. Missouri. 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)., Phylogèznetic 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 (Acalypheoideae, 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 *rbcL* 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 Hippomaneae). *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. Missouri 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. Missouri 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. Missouri 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 Survey, 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. Missouri. Bot. Gard.* 81 : 3 - 32.
- WEBSTER, G.L., (1994b). Synopsis of the suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Ann. Missouri. 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 *rbcL* sequence data. *Amer. Journ. Bot.* Abstracts 580, 83 (6) : 203.