

## Étude phytodermologique de la sous-famille des *Chloridoideae* (*Gramineae*)

C. VIGNAL

**Résumé** : L'examen phytodermologique au Mph et au MeB des glumes, lemmes et paléoles de 60 espèces de *Gramineae*, réparties en 24 genres appartenant aux 5 principales tribus de la sous-famille des *Chloridoideae*, a été réalisé. L'auteur a mis en évidence des caractères distinctifs en vue de résoudre certains problèmes taxonomiques entre les différents tribus et genres, ainsi que leurs affinités. Une ébauche des relations phylogénétiques des divers taxons de cette sous-famille a été proposée.

**Summary** : A phytodermological study of glumes, lemmas and paleas, with light microscope and scanning electronic microscope, has been carried out on 60 species of *Gramineae* (24 genera belonging to the 5 main tribes of the *Chloridoideae*). The author has pointed out discriminative characters in order to resolve some taxonomical problems between different tribes and genera. In this sub-family an outline of the phylogenetic relations has been proposed for some taxa.

Ch. Vignal, Laboratoire de Botanique, Université de Provence, Centre St Charles, Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 3, France.

Au sein de la famille des Graminées la sous-famille des *Chloridoideae*, ou *Eragrostoideae*, assez proche de la sous-famille des *Panicoideae*, pose par son abondance et sa diversité de grands problèmes taxonomiques aussi bien pour sa délimitation que pour sa subdivision en unités systématiques inférieures. Sur la base d'innombrables travaux : morphologiques, anatomiques, histologiques, embryologiques, caryologiques, dermatologiques, phytogéographiques, etc..., les botanistes scindèrent cette sous-famille en tribus dont le nombre et les limites précises ont été, et sont encore, sujets à de multiples variations. Sept tribus essentielles semblent généralement reconnues : les *Chlorideae*, les *Eragrostideae*, les *Zoy-sieae*, les *Sporoboleae*, les *Leptureae*, les *Pappophoreae* et les *Spartineae*. Afin de donner un aperçu de la complexité de ce groupe, nous allons tenter de résumer brièvement l'historique de ces 7 tribus.

— La répartition des différents genres entre les deux tribus très voisines des *Eragrostideae* et des *Chlorideae* s'avère fort délicate, car selon les critères choisis de nombreux taxons fluctuent d'une tribu à l'autre. C'est le cas par exemple des *Eleusine*, *Diplachne*, *Leptochloa* et *Dactyloctenium*. Ceci a amené quelques systématiciens à suggérer le regroupement des *Chlorideae* et des *Eragrostideae* en une seule tribu : « les *Eragrosteae* », chacun des deux premiers groupes étant alors ramené au rang de sous-tribu : les *Chloridineae* et les *Eragrostineae* (HILU & WRIGHT, 1982). De plus, certains genres, les *Oropetium* notamment,

considérés comme des *Chlorideae* ont été inclus dans les *Leptureae* d'autres dans les *Sporoboleae* et les *Zoysieae*, et réciproquement.

— La tribu des *Leptureae* (HUBBARD, 1937, 1948 ; HANSEN & POTZAL, 1954 ; TATEOKA 1957, 1959 ; METCALFE, 1960 ; JACQUES-FÉLIX, 1962), comprenant à l'origine plusieurs genres : *Lepturus*, *Tripogon*, *Oropetium*, *Lepturella*, *Chaestostichium* et *Kralikella*, a subi des remaniements successifs qui la réduisent actuellement au seul genre *Lepturus* (CLAYTON & al., 1974), lui-même parfois rapproché des *Chlorideae* (PRAT, 1960).

— Le genre *Spartina*, classé par certains auteurs dans les *Chlorideae* (PRAT, 1934, 1960 ; MAIRE & WEILLER, 1953 ; REEDER & SINGH, 1967 ; GOULD, 1968), présente des caractères morphologiques, anatomiques, dermatologiques et écologiques très homogènes et bien particuliers qui ont conduit à la création de la tribu monogénérique des *Spartineae* (HUBBARD, 1934a ; MOBBERLEY, 1956 ; TATEOKA, 1957 ; STEBBINS & CRAMPTON, 1961 ; HILU & WRIGHT, 1982).

— Bien qu'étant reconnue par la majorité des systématiciens, la validité de la tribu des *Sporoboleae* paraît encore remise en question (CLAYTON, 1978 ; HILU & WRIGHT, 1982) ; ses représentants furent même quelquefois incorporés aux *Chlorideae* (TATEOKA, 1957) ou aux *Eragrosteae* (GOULD, 1968 ; STEBBINS & CRAMPTON, 1961).

— Par son ambivalence la tribu des *Zoysieae* a été souvent subdivisée en deux parties rattachées à deux sous-familles différentes : la première, les *Perotideae* (HUBBARD, 1960), aux *Panicoideae*, la seconde aux *Chloridoideae* sous le nom de *Lappagineae* (TATEOKA, 1957). Cette tribu des *Zoysieae* considérée comme très artificielle par STEBBINS & CRAMPTON (1961), est toutefois maintenue dans son intégrité par CLAYTON & RICHARDSON (1972) et par HILU & WRIGHT (1982).

— Enfin, à l'inverse des groupes précédents, la tribu des *Pappophoreae* se présente comme une entité bien définie et fort peu controversée grâce à ses caractères morphologiques et dermatologiques très particuliers (PRAT, 1935 ; CACERES, 1958 ; TATEOKA & al., 1959 ; JACQUES-FÉLIX, 1962 ; REEDER, 1965).

Il nous a donc paru important d'essayer de rechercher des critères distinctifs nouveaux qui nous permettraient de résoudre certains cas taxonomiques litigieux et d'améliorer la compréhension des relations phylogénétiques au sein de cette sous-famille.

Comme l'ont montré tous les travaux consacrés à la vaste tribu des *Chlorideae* (par exemple ceux de PARODI, 1919 ; PRAT, 1934 ; CLAYTON 1966 ; SANCHEZ, 1971 ; VIGNAL, 1979, 1980), la structure anatomique et dermatologique en raison de sa forte différenciation et de sa complexité nous semble susceptible d'apporter ces éclaircissements inédits sur ce groupe si confus. Grâce à des investigations phytodermologiques détaillées, portant sur la plante entière, nous avons pu constater la remarquable diversification de l'épiderme des différentes bractées de l'épillet : glumes, lemmes et paléoles, qui synthétisent à elles seules l'ensemble des caractéristiques de l'appareil végétatif complet. La lemme, et à un degré moindre la paléole, montrent une structure dermatologique tout à fait intéressante : la composition des cellules, leur forme et leur répartition spécifique dans certains taxons met en évidence des variations constituant de bons critères discriminants au niveau des tribus, des genres et même des espèces. Nous avons donc, à cette fin, élargi notre champ d'expérimentation à une soixantaine d'échantillons appartenant à la tribu des *Chlorideae*,

puis aux tribus voisines des *Eragrostideae*, des *Sporoboleae*, des *Zoysieae* et des *Spartineae*. Cette étude comparative a été réalisée principalement en microscopie photonique (Mph), puis nos observations ont été complétées en microscopie électronique à balayage (MeB).

Nous reportons dans le tableau récapitulatif ci-après la liste des espèces examinées accompagnées de leurs caractéristiques phytodermologiques<sup>1</sup>.

## I. LES GLUMES

A l'exclusion des *Spartineae*, où les glumes sont indifférenciées « ol<sub>3</sub> », dans les 4 autres tribus observées les glumes (une seule chez les *Oropetium*, les *Tragus* et les *Zoysia*) de toutes les espèces étudiées possèdent sur leur face dorsale un épiderme silico-subéreux uniforme SZl<sub>3</sub>. L'extension de cette structure peut être variable : soit sur la totalité de la surface dans la majorité des cas, soit localisée sur la zone médiane dans les genres *Enteropogon* (*Chlorideae*), *Eleusine*, *Leptochloa* et *Tripogon* (*Eragrostideae*) et plus particulièrement sur la nervure médiane chez les *Diplachne* (*Eragrostideae*) et les *Tragus* (*Zoysieae*).

Cet épiderme silico-subéreux SZl<sub>3</sub> est en général constitué par des cellules siliceuses en hache bipenne (ou en selle) « S<sub>2</sub> », ou en croissant « S<sub>3</sub> et S'<sub>3</sub> » caractéristiques de la sous-famille (Pl. 1, I). Ces cellules se répartissent de la manière suivante : S<sub>2</sub>Zl<sub>3n</sub> sur les nervures et S<sub>3</sub> et S'<sub>3</sub>Zl<sub>3</sub> sur les parties latérales. Ces éléments sont accompagnés par un trichome, plus ou moins abondant selon les espèces, essentiellement représenté par des aiguillons P<sub>2</sub> (situés sur la nervure médiane et à l'apex) et des poils bicellulaires arrondis. Parmi ces poils bicellulaires nous avons distingué :

a) Des poils assez semblables entre eux, toujours présents mais avec une inégale fréquence, caractéristiques de la sous-famille : B<sub>3</sub>, B'<sub>3</sub> et B<sub>2</sub>. Ils se distribuent de la façon suivante (Pl. 1) :

— B<sub>3</sub> typique : *Gymnopogon*, *Tetrapogon* et *Oropetium* (*Chlorideae*), *Dactyloctenium*, *Diplachne* et *Tripogon* (*Eragrostideae*) ainsi que *Zoysia* (*Zoysieae*) ; fig. 2, g, h, i, j, k.

— B'<sub>3</sub> : *Chloris* et *Cynodon* (*Chlorideae*) ; fig. 2, o, p.

— B<sub>4</sub> : *Tragus* (*Zoysieae*) et *Crypsis* (*Sporoboleae*) ; fig. 2, l, m.

— B<sub>2</sub> typique : *Enteropogon* (*Chlorideae*), *Tetrachaete*, *Tragus* et *Zoysia* (*Zoysieae*) ; fig. 2, f.

— (B<sub>2</sub>B<sub>1</sub>) : B<sub>2</sub> très allongé tendant vers le type panicoïde B<sub>1</sub> dans le seul genre *Eragrostis* (*Eragrostideae*) ; fig. 2, b, c, d.

b) Des types moins classiques tels que :

— Des poils bicellulaires B<sub>6</sub> (pourvus d'une cellule basale coudée) : *Perotis* (*Zoysieae*) et *Sporobolus* (*Sporoboleae*) ; fig. 2, s.

1. Herbiers consultés : Kew, Pretoria, Calcutta, Marseille, ainsi que ceux de M. QUEZEL et M. RAYNAUD.

TABLEAU RECAPITULATIF

	GLUMES											LEMMES			Silico-subéreuses		
	Silico-subéreuses	Cellules siliceuses					Poils bicellulaires						ZL3	Z'13		Z''13	
		S	S2	S3	S4	S5	B2	B3	B4	B5	B6	B7	ZL3	Z'13	Z''13		
<b>TRIBU DES CHLORIDEAE</b>																	
<i>Chloris</i> (*)	+		+	+				B'3					ZL3				
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	+		+	+				B'3					ZL3				
<i>Enteropogon macrostachyus</i> (A. Rich.) Benth.	+		+	+			B2	B3	B4				ZL3				
<i>Gymnopogon beyrichianus</i> (Kunth) Parodi	+		+	+				B3					ZL3				
" <i>spicatus</i> (Spr.) Kunth	+		+	+	§	+		B3					ZL3			ol3	
<i>Microchloa indica</i> (L.) Beauv.	+		+	+								B7				ol3	
" <i>kunthii</i> Desv.	+		+	+								B7					
<i>Schoenefeldia gracilis</i> Kunth	+		+	+			B2						ZL3				
<i>Tragopogon cenchriiformis</i> (A. Rich.) Clayton	+		+	+					B4				ZL3				
" <i>villosus</i> Desf.	+		+	+					B4				ZL3				
<i>Oropetium africanum</i> (Coss. & Dur.) Chiov.	+		+		+	+		B3						Z'13			
" <i>aristatum</i> (Stapf) Pilg.	+		+	+				B3						Z'13			
" <i>capense</i> Stapf	+		+	+				B3					ZL3				
" <i>hesperidum</i> Maire	+		+	+	§	+		B3						Z'13			
" <i>minimum</i> (Hochst.) Pilg.	+		+	+				B3					ZL3				
" <i>roxburghianum</i> (Steud.) Phillips	+		+	+				B3						Z'13			
" <i>thomaeum</i> (L. f.) Trin.	+		+	+				B3					ZL3				
" <i>villosulum</i> Stapf ex Bor	+		+					B3					ZL3				
<b>TRIBU DES ERAGROSTIDEAE</b>																	
<i>Eragrostis barrelieri</i> Dav.	+	+	+				B2										+
" <i>collina</i> Trin.	+	+	+			+	(B2B1)										+
" <i>elegans</i> Nees	+	+	+				B2										+
" <i>major</i> Horst.	+	+	+				(B2B1)										+
" <i>minor</i> Horst.	+	+	+				(B2B1)										+
" <i>pilosa</i> (L.) Beauv.	+	+	+				B2										+
" <i>reptans</i> Nees	+	+	+		+	+	(B2B1)										+
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Beauv.	+	+	+					B3									§
<i>Diplachne fusca</i> (L.) Stapf	+	+	+				B2	B3					ZL3				nervures
<i>Diplachne loliiformis</i> F. Muell. ex Benth.	+	+	+		+	+	B2	B3					ZL3				§ nervures
<i>Eleusine coracana</i> Gaertn.	+	+	+									B7					+
" <i>indica</i> (L.) Gaertn.	+	+	+									B7					+
<i>Leptochloa domengensis</i> Trin.	+	+	+									B7		§ lat.			+
<i>Tripogon spicatus</i> (Nees) Ekm.	+	+	+					B3					ZL3				+
<b>TRIBU DES SPOROBOLAEAE</b>																	
<i>Crypsis aculeata</i> (L.) Ait.	+	+	+		+	+		B3									+
" <i>schoenoides</i> (L.) Lam.	+	+	+		+	+		B3	B4								+
<i>Sporobolus actinocladius</i> F. Muell.	+	+	+	+					B4								+
" <i>coromandelianus</i> Link	+	+	+									B6					+
" <i>diander</i> Beauv.	+	+	+			+		B'3									+
" <i>pungens</i> (Schr.) Kunth	+	+	+							B5							+
<b>TRIBU DES ZOYSIEAE</b>																	
<i>Perotis hordeiformis</i> Nees	+					+						B6					ol3
" <i>indica</i> (L.) Kuntze	+					+						B6					+
" <i>rara</i> R. Br.	+					+						B6					+
<i>Leptothrium senegalense</i> (Kunth) Clayton	+					+						B6					ol3
<i>Neurachne munroi</i> F. Muell.	+					+						B6					+
<i>Tetrachaete elionuroides</i> Chiov.	+					+	(B2B1)						ZL3				+
<i>Tragus biflorus</i> (Roxb.) Schult.	+	+	+				B2	B3									+
" <i>kaelerioides</i> Aschers	+	+	+					B3	B4								+
" <i>racemosus</i> (L.) All.	+	+	+				B2	B3									+
<i>Zoysia japonica</i> Steud.	+	+	+					B3									+
" <i>matrella</i> (L.) Merr.	+	+	+				B2	B3									+
<b>TRIBU DES SPARTINEAE</b>																	
<i>Spartina striata</i> (Ait.) Roth.	ol3	+										B5					+

lat. : latéralement

§ : quelques

(\*) 11 espèces toutes identiques : *C. barbata* Sw., *C. ciliata* Sw., *C. gayana* Kunth, *C. penicillata* Pers., *C. pilosa* Sw., *C. pycnothrix* Trin., *C. radiata* Sw., *C. submutica* H. Bk., *C. truncata* R. Br., *C. ventricosa* R. Br., *C. virgata* Sw.

Addendum : Ligne 14, lire "*Tetrapogon cenchriiformis*" au lieu de "*Tragopogon cenchriiformis*".

— Des poils bicellulaires  $B_7$ , à cellule apicale perpendiculaire à la basale : *Microchloa* (*Chlorideae*), *Leptochloa* et *Eleusine* (*Eragrostideae*) ; fig. 2, t, u.

— Des poils  $B_5$  enfoncés sous l'épiderme caractérisant les espèces psammophiles : *Spartina* (*Spartineae*) et *Sporobolus pungens* (*Sporoboleae*) ; fig. 2, r, q.

Il est intéressant de remarquer que la structure épidermique des glumes reflète fidèlement, en plus condensée et diversifiée, la composition dermatologique du limbe. Lorsque le type des cellules siliceuses s'avère stable à la surface de l'appareil végétatif il en est de même sur les glumes. La majorité des taxons, constituant les 4 principales tribus de la sous-famille, ne montrent que des cellules siliceuses chloridoïdes :  $S_2$ ,  $S_3$  et  $S'_3$  (hache bipenne et croissant : Pl. 1, 7). Cependant, nous avons pu noter l'existence, chez quelques espèces de ces 4 tribus, de cellules siliceuses de type panicoïde en osselet ou en croix  $S_4$  et  $S_5$  (Pl. 1, 6) ; en particulier, dans les *Zoysieae*, les genres *Leptothrium*, *Neurachne*, *Perotis* et *Tetrachaete* possèdent exclusivement cette catégorie de cellules (sans  $S_2$ ,  $S_3$ ).

Par contre, toute instabilité du type des cellules siliceuses d'une quelconque partie de la plante se retrouve au niveau de l'épiderme des glumes. Cette variation semble fréquente au sein de certaines tribus (résultats non publiés) et pourrait selon nous donner des indications phylogénétiques intéressantes à l'intérieur de cette sous-famille, voire même clarifier les relations existant entre les deux sous-familles des *Chloridoideae* et des *Panicoideae*. Nous avons pu constater une série de modifications de la forme des cellules siliceuses du type chloridoïde au panicoïde. Ce phénomène se retrouve à différents degrés et peut affecter, suivant les tribus, un ou plusieurs genres, ou une espèce.

Dans la tribu des *Chlorideae*, ce processus assez rare se manifeste uniquement chez deux genres :

— La majorité des *Gymnopogon* étudiés sont définis par la présence de cellules siliceuses  $S_4$  (PAYNE SMITH, 1971) ou de formes plus variables  $S$ ,  $S_4$  et  $S_5$  (SANCHEZ, 1971). Toutefois *G. beyrichianus* a des cellules siliceuses  $S_2$ ,  $S_3$  et  $S'_3$  et *G. spicatus* montre sur un même échantillon des cellules  $S_2$ ,  $S_3$ ,  $S_4$  et  $S_5$ .

— Chez les *Oropetium*, alors que la majorité des taxons possède des cellules siliceuses  $S_2$  et  $S_3$ , les deux espèces endémiques d'Afrique du Nord : *O. africanum* et *O. hesperidum* sont caractérisées non seulement par des cellules siliceuses  $S_2$ , mais aussi par des cellules  $S_4$  et  $S_5$  ; ces dernières se retrouvent avec une très faible densité dans l'espèce africaine *O. capense* de répartition beaucoup plus vaste.

La tribu des *Eragrostideae* offre plusieurs possibilités :

— De nombreuses cellules atypiques « S » s'ajoutent aux cellules  $S_2$  chez *Eragrostis barrelieri*.

— Des cellules  $S$ ,  $S_2$  et  $S_5$  chez *E. collina* et *E. minor*.

— Des cellules  $S_2$ ,  $S_3$ ,  $S_5$  et  $S_4$  chez *Diplachne loliiformis* (Pl. 1, 2).

— Seulement des cellules  $S_4$  et  $S_5$  chez *E. reptans*.

— Exclusivement des  $S_2S_3$  chez tous les autres membres de la tribu.

La variabilité de ce type cellulaire a été constatée par les très nombreux auteurs qui ont examiné des échantillons appartenant à ce groupe.

Dans la tribu des *Sporoboleae* (Pl. 1, 3, 4) nous avons observé :

- Des cellules  $S_2$ ,  $S_5$  et  $S_4$  chez *Sporobolus diander* et *Crypsis aculeata*.
- Des cellules  $S_4$  et  $S_5$  chez *Crypsis schoenoides*.
- Des cellules  $S_2$  chez tous les autres représentants de cette tribu.

Rappelons que dans la tribu des *Zoysieae* les genres se répartissent en deux ensembles : le premier avec des cellules chloridoïdes  $S_2$ ,  $S_3$  (Pl. 1, 7), le second avec des cellules panicoides  $S_4$ ,  $S_5$  (Pl. 1, 6).

Dans la tribu des *Spartineae*, conformément aux travaux antérieurs (PRAT, 1932, 1934 ; METCALFE, 1960), nous avons noté l'existence exclusive de cellules S sans tendance marquée.

## II. LES LEMMES

Cette grande bractée scarieuse repliée suivant sa nervure médiane enserre étroitement la fleur. Elle est souvent pourvue d'un mucron ou d'une longue arête subterminale. L'épiderme de sa face dorsale, constitué par des éléments très caractéristiques, offre deux grands types de structure :

- un épiderme très complexe mais sans cellule siliceuse ;
- un épiderme, en partie ou totalement, silico-subéreux analogue à celui des glumes.

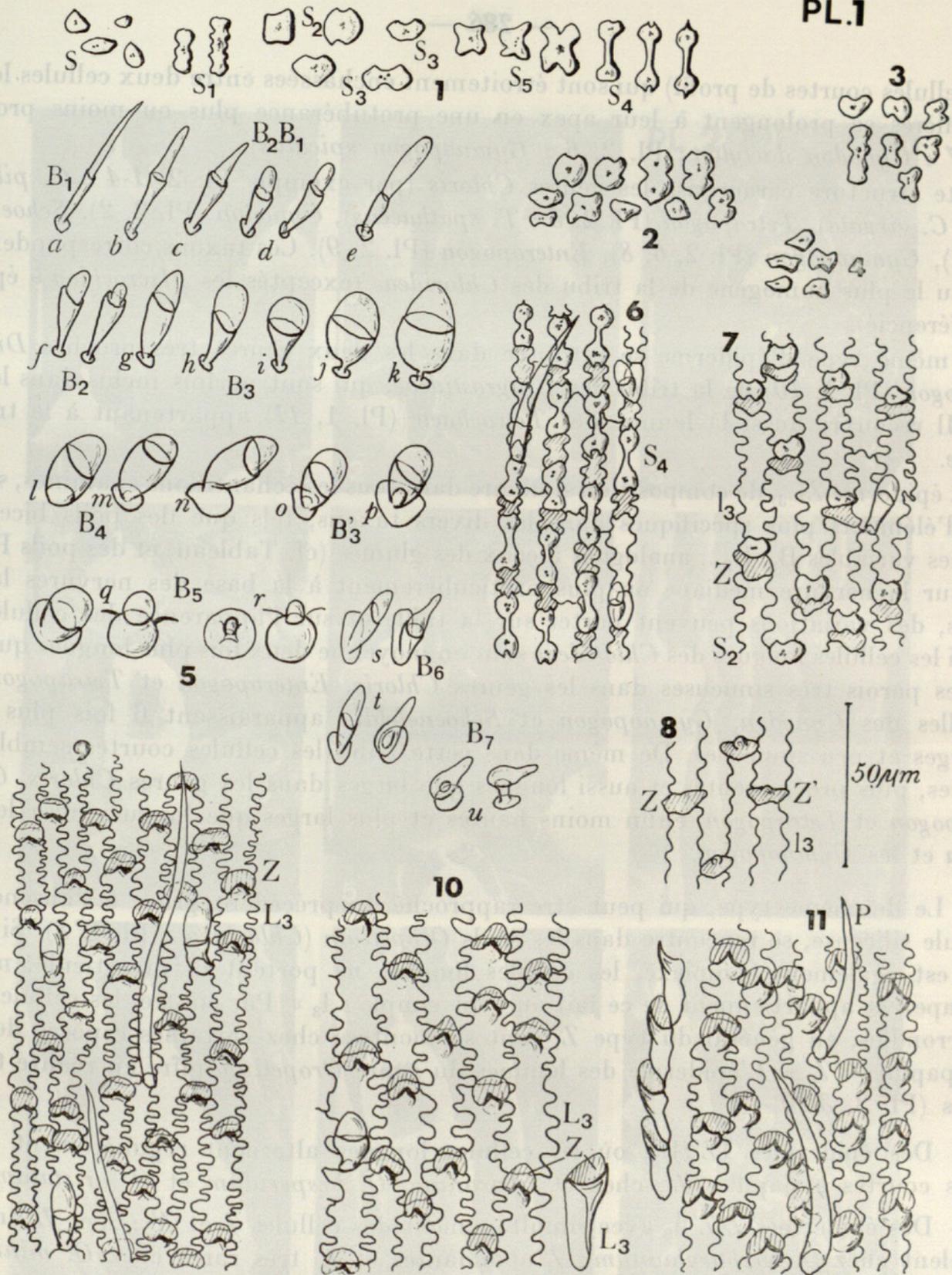
L'existence de ces épidermes diversifiés sur les lemmes nous a conduite à distinguer plusieurs sortes de structures épidermiques qui, comme nous allons le voir, se superposent à certains groupes systématiques.

### 1. Lemmes sans cellule siliceuse

Cette catégorie d'épiderme présente deux aspects bien distincts selon la forme de ses cellules longues : avec ou sans appendice à leur apex.

a) Le premier type d'épiderme (Pl. 1, 9-11) est constitué par la juxtaposition de cellules longues à parois sinueuses prolongées à leur apex par une protubérance plus ou moins acuminée «  $L_3$  » enserrant des cellules très courtes réniformes d'aspect extérieur bulleux à parois fragiles «  $Z$  » qui prennent les mêmes colorations que les cellules subéreuses avec les colorants spécifiques. Nous avons dénommé ce type d'épiderme, observé au microscope photonique, «  $ZL_3$  » (VIGNAL, 1979).

Afin d'interpréter avec plus de précision cette structure nous avons étudié un certain nombre de lemmes au MeB. Ce travail a permis de confirmer et de compléter nos premières investigations en Mph (Pl. 2 et 3). Les cellules longues à parois sinueuses alternent de façon régulière avec des cellules courtes bulleuses à parois très fines et fragiles (Pl. 2, 9 : *Entero-*



Pl. 1. — 1, les différents types de cellules siliceuses S ; 2, variation des S chez *Diplachne loliiformis* ; 3, variation des S chez *Crypsis schoenoides* ; 4, variation des S chez *Sporobolus pungens* ; 5, Poils bicellulaires : B<sub>1</sub> type Panicoides, B<sub>2</sub> à B<sub>7</sub>, type Chloridoïde : a, *Panicum* ; b, *Eragrostis minor* et *E. reptans* ; c, *E. pilosa* et *E. major* ; d, *E. elegans*, *E. collina* et *E. barrelieri* ; e, *Neurachne* ; f, *Tragus kaelerioides*, *Schoenefeldia* et *Enteropogon* ; g, *Oropetium minimum* et *Gymnopogon* ; h, *Tetrapogon villosus* et *Diplachne* ; i, *Tragus racemosus* et *Tripogon* ; j, *Sporobolus* et *Crypsis schoenoides* ; k, *Oropetium capense* et *O. hesperidum* ; l, *Dactyloctenium* et *Tetrapogon cenchriformis* ; m, *Zoysia* ; n, *Crypsis aculeata* ; o, *Cynodon* ; p, *Chloris* ; q, *Sporobolus pungens* ; r, *Spartina* ; s, *Perotis* ; t, *Microchloa* ; u, *Eleusine* ; 6, glume de *Perotis hordeiformis* ; 7, glume de *Zoysia japonica* ; 8, lemme de *Oropetium capense* ; 9, lemme de *Gymnopogon spicatus* ; 10, lemme de *Tripogon spicatus* ; 11, lemme de *Tetrachaete elionuroides*.

pogon, cellules courtes de profil) qui sont étroitement enchâssées entre deux cellules longues. Ces dernières se prolongent à leur apex en une protubérance plus ou moins prononcée (Pl. 2, 7 : *Cynodon dactylon* ; Pl. 2, 6 : *Gymnopogon spicatus*).

Cette structure caractérise les genres *Chloris* (par exemple Pl. 2, 1-4 : *C. pilosa*, *C. gayana*, *C. virgata*), *Tetrapogon* (Pl. 2, 5 : *T. spathaceus*), *Cynodon* (Pl. 2, 2), *Schoenefeldia* (Pl. 2, 1), *Gymnopogon* (Pl. 2, 6, 8), *Enteropogon* (Pl. 2, 9). Ces taxons correspondent donc au noyau le plus homogène de la tribu des *Chlorideae* (exceptés les *Microchloa* à épiderme peu différencié).

Ce même type d'épiderme se retrouve dans les deux genres très proches *Diplachne* et *Tripogon* (Pl. 1, 10) de la tribu des *Eragrostideae*, qui sont parfois inclus dans les *Chlorideae*. Il recouvre aussi la lemme des *Tetrachaete* (Pl. 1, 11) appartenant à la tribu des *Zoysieae*.

Cet épiderme  $ZL_3$ , de composition similaire dans tous les échantillons examinés, s'accompagne d'éléments plus spécifiques dans les divers taxons, tels que des poils bicellulaires de formes variables  $B_2$ ,  $B_3$ ... analogues à ceux des glumes (cf. Tableau) et des poils P soyeux situés sur la nervure médiane ou plus particulièrement à la base des nervures latérales. De plus, des variations peuvent porter sur la taille et sur l'apparence des cellules  $L_3$  et  $Z$ . Ainsi les cellules longues des *Chlorideae* sont en moyenne deux fois plus longues que larges, avec des parois très sinueuses dans les genres *Chloris*, *Enteropogon* et *Tetrapogon* tandis que celles des *Cynodon*, *Gymnopogon* et *Schoenefeldia* apparaissent 6 fois plus longues que larges et peu sinueuses. De même dans cette tribu les cellules courtes semblent plus arrondies, plus proéminentes et aussi longues que larges dans les genres *Chloris*, *Cynodon*, *Enteropogon* et *Tetrapogon*, enfin moins hautes et plus larges que longues chez les *Schoenefeldia* et les *Gymnopogon*.

b) Le deuxième type, qui peut être rapproché du précédent grâce à l'absence totale de cellule siliceuse, se rencontre dans les seuls *Oropetium* (*Chlorideae* : Pl. 1, 8). Si cet épiderme est également complexe, les cellules longues ne portent ni diverticule, ni papille à leur apex et appartiennent de ce fait au type simple «  $l_3$  ». Par contre, les cellules courtes plus arrondies, en général du type  $Z$ , sont surmontées chez certaines espèces de verrues ou de papilles «  $Z'$  ». L'épiderme des lemmes du genre *Oropetium* offre en réalité trois possibilités (Pl. 3, 3-10) :

— Des épidermes  $1Z'/1l_3$ , où les cellules longues alternent régulièrement avec des cellules courtes à papilles  $Z'$ , chez *O. africanum*, *O. hesperidum* et *O. aristatum*.

— Des épidermes  $Z(Z')l_3$  avec simultanément des cellules  $Z$  et  $Z'$  :  $Z$  et  $Z'$  en nombre équivalent chez *O. roxburghianum* ;  $Z$  abondantes et  $Z'$  très rares chez *O. minimum*.

— Des épidermes  $Zl_3$ , où quelques cellules  $Z$  sans papilles se répartissent de façon irrégulière chez *O. thomaeum*, *O. villosulum* et *O. capense*. Nous avons parfois observé chez cette dernière espèce une ébauche de papille sur les cellules  $Z$ .

En outre, ces lemmes possèdent toutes, comme l'ensemble de la plante, des poils bicellulaires chloridoïdes  $B_2$  et  $B_3$  ainsi que quelques aiguillons  $P_2$  et d'innombrables soies chez *O. villosulum*.



Pl. 2. — Épiderme des lemmes : 1, *Chloris pilosa* ; 2, *C. virgata* ; 3, *C. gayana* ; 4, *C. pilosa* (B'<sub>3</sub>) ; 5, *Tetrapogon cenchrififormis* ; 6, *Gymnopogon spicatus* ; 7, *Cynodon dactylon* (L<sub>3</sub> de profil) ; 8, *Gymnopogon spicatus* (B<sub>3</sub>) ; 9, *Enteropogon macrostachyus* (Z et L<sub>3</sub> de profil). (Sur les photos 1, 2, 3, 4, 5 et 8 le trait d'échelle correspond à 10 µm ; sur 6 et 7 à 5 µm ; sur 9 à 25 µm).

## 2. Lemmes à épidermes silico-subéreux

Les lemmes de la quasi-totalité des autres taxons étudiés sont recouvertes par un épiderme d'aspect très différent. Il y a chez ces individus continuité entre la structure dermatologique des glumes et des lemmes. Cet épiderme inclut de ce fait des couples SZ en aussi grand nombre que les cellules longues  $l_3$ . Cette structure peut :

— soit occuper entièrement la face dorsale de la lemme : chez les genres *Eragrostis* (*Eragrostideae*), *Crypsis* et *Sporobolus* (*Sporoboleae*), *Perotis*, *Neurachne*, *Tragus* et *Zoysia* (*Zoysieae*) et *Spartina* (*Spartineae*) ;

— soit se localiser sur la zone médiane chez les trois *Eragrostideae* : *Dactyloctenium*, *Eleusine* et *Leptochloa*.

La forme des cellules siliceuses se révèle identique sur la lemme, sur les glumes et sur la totalité de la plante.

L'ensemble des espèces qui possèdent des lemmes silico-subéreuses correspond à des Graminées appartenant aux tribus des *Eragrostideae*, des *Sporoboleae*, des *Zoysieae* et des *Spartineae*, c'est-à-dire toutes les tribus de la sous-famille des *Chloridoideae* à l'exclusion de la tribu des *Chlorideae*.

## 3. Lemmes non différenciées

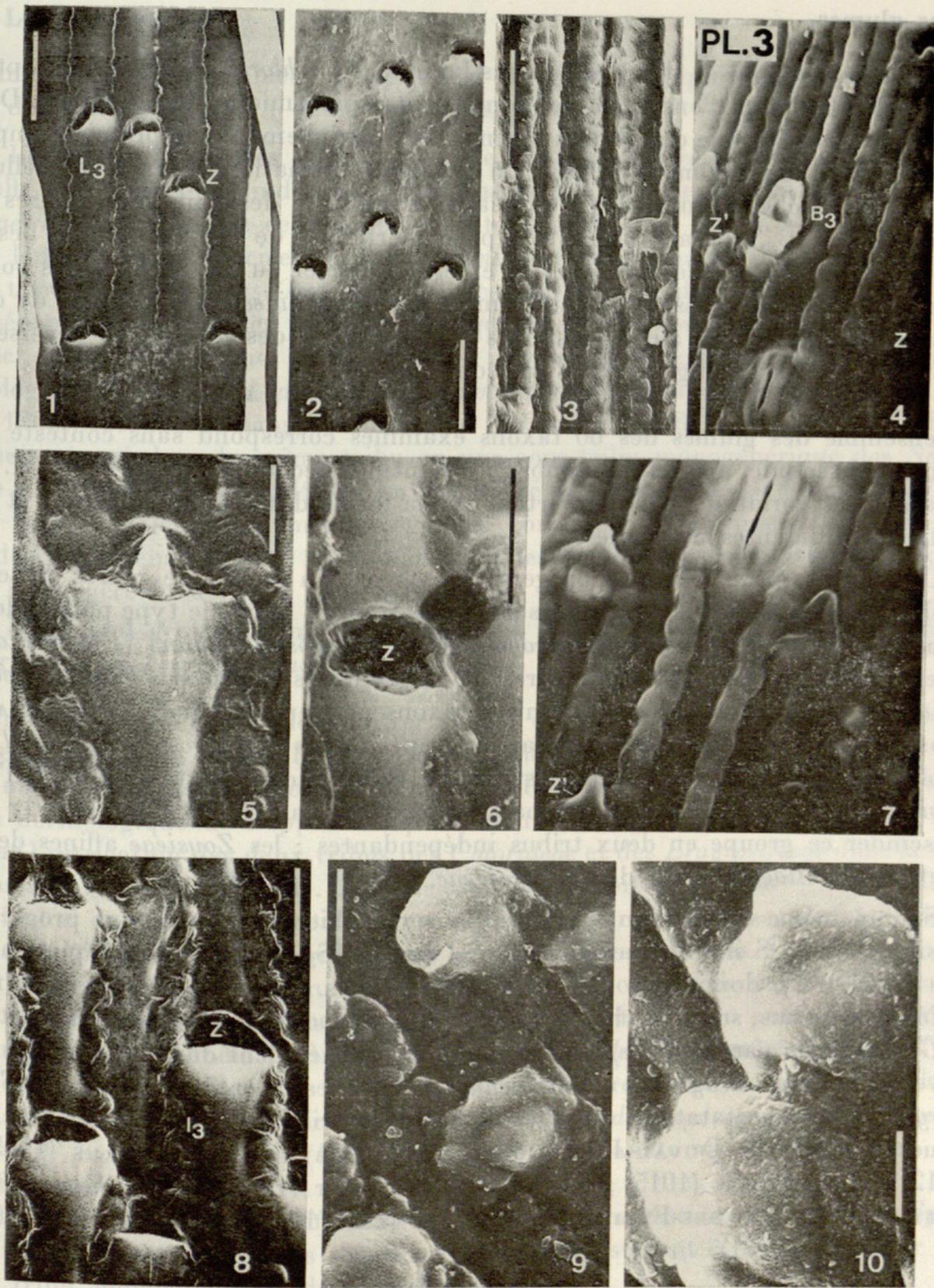
Quelques rares taxons tels que les *Microchloa* (*Chlorideae*), *Perotis hordeiformis* et *Lep-tothrium* (*Zoysieae*) se distinguent du reste de la sous-famille par l'absence de différenciation épidermique de leur lemme ; la composition cellulaire demeure très simple  $ol_2$  ou  $ol_3$  avec un trichome réduit.

## III. LES PALÉOLES

L'étude approfondie de ces bractées nous a conduite à la constatation suivante : la structure épidermique des paléoles reflète fidèlement, en moins étendue, la composition des lemmes correspondantes. Afin d'éviter toutes répétitions nous n'avons donc pas jugé utile de développer ici leur description.

## DISCUSSION

L'examen phytodermologique des bractées (glumes, lemmes et paléoles) met en évidence, suivant les pièces considérées, différentes sortes d'indications.



Pl. 3. — Épiderme des lemnes : 1, *Schoenefeldia gracilis* ; 2, *Cynodon dactylon* ; 3, *Oropetium minimum* ; 4, *O. roxburghianum* ; 5, *O. capense* (Z') ; 6, *O. thomaeum* (Z) ; 7, *O. roxburghianum* ; 8, *O. capense* ; 9, *O. africanum* (Z') ; 10, *O. africanum* (Z'). (Sur les photos 1, 2 et 4 le trait d'échelle correspond à 20  $\mu$ m ; sur 3, 7 et 8 à 10  $\mu$ m ; sur 5, 6 et 10 à 5  $\mu$ m).

### 1) Les glumes

Toutes silico-subéreuses dans cette sous-famille des *Chloridoideae* (à l'exception des *Spartineae*), elles reflètent l'ensemble des composants épidermiques de la plante. De ce fait le seul examen dermatologique des glumes fournit des renseignements de première importance sur l'appartenance des taxons étudiés à un groupe systématique. Ainsi des cellules siliceuses  $S_2$ ,  $S_3$  (en hache bipenne ou en croissant) associées à des poils bicellulaires plus ou moins arrondis  $B_2$ ,  $B_3$ ... caractérisent le type épidermique de la sous-famille des *Chloridoideae*, tandis que des cellules siliceuses  $S_4$  et  $S_5$  (en osselet ou en croix) et des poils bicellulaires très effilés  $B_1$  définissent la sous-famille des *Panicoideae*. Ces critères de discriminations se superposent aux autres résultats obtenus dans des disciplines diverses, et ils permettent de mieux distinguer ces deux sous-familles.

Si l'ensemble des glumes des 60 taxons examinés correspond sans conteste au type épidermique chloridoïde, un certain nombre d'échantillons échappe à cette règle (cf. Tableau récapitulatif). Les variations portent surtout sur la forme des cellules siliceuses et peuvent se répartir en différentes catégories.

— Une espèce, ou la totalité d'un genre, ou encore un groupe de genres au sein d'une même tribu, ne possèdent que des cellules siliceuses  $S_4$  et  $S_5$  (donc de type panicoïde), citons par exemple *Crypsis schoenoides* (*Sporoboleae*) et *Eragrostis reptans* (*Eragrostideae*). Ce cas devient la règle dans plusieurs genres de la tribu des *Zoysieae* : *Perotis*, *Tetrachaete*, *Leptothrium* et *Neurachne*. A ces 4 derniers taxons on peut adjoindre selon CLAYTON & RICHARDSON (1973) les genres en général monospécifiques *Farrago*, *Decaryella*, *Dignathia* et *Lopholepis* qui présentent la même structure épidermique. Cette dualité à l'intérieur des *Zoysieae* a incité des auteurs (en particulier HUBBARD, 1950 ; BOR, 1960 ; SHARMA, 1979) à scinder ce groupe en deux tribus indépendantes : les *Zoysieae* affines des *Chloridoideae* et les *Perotideae* affines des *Panicoideae*.

— Sur un même échantillon il apparaît une variation plus ou moins progressive des cellules siliceuses de  $S$  indifférenciées à  $S_4$ ,  $S_5$  vers  $S_2$ ,  $S_3$  très caractéristiques, avec dans certaines espèces une dominance de l'un des deux types. Ce phénomène peut se retrouver dans différentes tribus, souvent chez des genres dont la position systématique a été controversée (*Gymnopogon* par exemple). Il devient tout à fait évident dans la tribu des *Eragrostideae* avec les genres *Eragrostis* et *Diplachne*, et chez les *Sporoboleae* dans les *Sporobolus* et les *Crypsis*. Nos constatations au sujet de ces deux tribus corroborent les résultats dermatologiques antérieurs : DUVAL-JOUVE (1875) ; PÉE-LABY (1898) ; LOHAUS (1905) ; GUNZEL (1912) ; BREAKWELL (1915) ; SABNIS (1921) ; PRAT (1932, 1934) ; GOOSENS (1936) ; METCALFE (1960) ; JACQUES-FÉLIX (1962) ; MAJUMBAR (1963) ; STEWARD (1965) ; FIGUERRERO & HANDRO (1971).

Enfin chez les *Oropetium* (rattachés aux *Chlorideae*) 6 espèces sur 8 possèdent des cellules siliceuses chloridoïdes  $S_2$ ,  $S_3$ , alors que les deux petites endémiques d'Afrique du Nord : *O. africanum* et à un degré moindre *O. hesperidum*, montrent une variation  $S_2$ ,  $S_4$ ,  $S_5$  qui se retrouve à l'état de trace chez *O. capense*.

## 2) Les lemmes

Comme l'indique le tableau récapitulatif les caractères épidermiques séparent la sous-famille des *Chloridoideae* en deux ensembles.

— Le premier avec des lemmes sans cellule siliceuse réunit la tribu des *Chlorideae*, à laquelle viennent s'adjoindre les *Diplachne*, *Tripogon* (*Eragrostideae*) et les *Tetrachaete* (*Zoysieae*). La majorité de ce groupe présente un épiderme  $ZL_3$ , à l'exclusion des *Microchloa* à lemmes indifférenciées et des *Oropetium* à constituants plus spécifiques.

Le type de lemmes des *Oropetium* sans cellule siliceuse doit selon nous être rapproché du précédent, mais avec des particularités qui lui sont propres. Ce genre a fait l'objet de regroupements systématiques variés. En effet il a été rattaché, en raison de ses convergences morphologiques avec les *Lepturus*, aux *Leptureae* (HANSEN & POTZAL, 1954; JACQUES-FÉLIX, 1962), soit inclus dans les *Chlorideae* (CLAYTON, 1966; PHILLIPS, 1974; RENVOIZE, 1974), soit séparé dans la même tribu en une sous-tribu monogénérique des *Speudo-Lepturineae* (MAIRE & WEILLER, 1953). La spécificité de l'épiderme des lemmes des *Oropetium*, alliée à leurs particularités morphologiques, constitue un argument supplémentaire en faveur de l'appartenance de ce genre à la tribu des *Chlorideae*, mais dans un groupe distinct comme le suggère la dernière combinaison.

— Le second groupe, pourvu de lemmes à structure silico-subéreuse, rassemble plusieurs tribus : les *Eragrostideae*, les *Sporoboleae*, les *Zoysieae* et les *Spartineae*.

Comme nous venons de le montrer toutes ces structures permettent de mieux délimiter certaines tribus. Ainsi les *Chlorideae* semblent former un ensemble très homogène dont le noyau est le genre *Chloris*, autour duquel gravitent des genres apparentés. La composition dermatologique de l'appareil reproducteur résoud en grande partie des problèmes posés par l'intrication des deux tribus des *Chlorideae* et des *Eragrostideae* dont la séparation s'est souvent révélée artificielle. Ainsi le tableau récapitulatif prouve que la plupart des taxons inclus dans les *Eragrostideae* (en raison de leurs caractères morphologiques) possèdent, contrairement aux *Chlorideae*, des lemmes silico-subéreuses. Les deux genres *Diplachne* et *Tripogon* appartenant aux *Eragrostideae* et dépourvus de cellule siliceuse sur leurs lemmes à l'instar des *Chlorideae* pourraient assurer la transition entre les deux tribus. Il en serait peut-être de même entre les *Zoysieae* et les *Chlorideae* grâce au genre *Tetrachaete*.

En ce qui concerne la tribu des *Sporoboleae*, nous remarquons que sur le plan dermatologique elle présente plus d'affinités avec les *Eragrostideae* qu'avec les *Chlorideae*, comme l'avait déjà constaté SWABE (1949) en comparant l'anatomie du limbe des *Eragrostis* et des *Sporobolus*.

Malgré d'indiscutables points communs avec les *Eragrostideae* et certaines *Sporoboleae*, les particularités dermatologiques du genre *Spartina* justifient à nos yeux leur isolement dans la tribu monogénérique des *Spartineae*.

Enfin il nous semble tout à fait intéressant de souligner l'existence dans toutes les tribus de cette sous-famille de quelques espèces montrant des relations avec la sous-famille des *Panicoideae*. Ce phénomène offre le plus d'extension dans la tribu des *Zoysieae* (avec la moitié de ses représentants) mais il se produit aussi dans les principales tribus de la sous-

famille. Cet argument permet d'envisager, comme l'avaient suggéré CLAYTON & RICHARDSON (1972) pour les *Zoysieae*, une origine polyphylétique de ces différentes tribus.

Ainsi que l'indiquent les diagrammes phylogénétiques actuels, en particulier celui de SHARMA (1979), les deux sous-familles des *Chloridoideae* et des *Panicoideae*, très voisines à tous égards, seraient issues d'un tronc commun. Elles auraient ensuite évoluées indépendamment et à des vitesses différentes pour donner de nombreuses lignées correspondant aux tribus dans lesquelles il subsisterait quelques espèces très proches du point de différenciation de la souche ancestrale. Dans les *Chloridoideae*, qui paraissent plus hétérogènes que les *Panicoideae*, il persisterait dans chacune des tribus des taxons assez primitifs se situant selon nous relativement bas sur l'arbre phylogénétique des Graminées. Il s'agit notamment de la tribu des *Eragrostideae* et surtout du genre *Eragrostis* chez lequel les résultats phytodermologiques exposés ci-dessus confirment pleinement les caractères morphologiques peu évolués. Cette constatation corrobore l'hypothèse de HARLEY & SLATER (1960) sur l'origine de la sous-famille des *Chloridoideae* et de la tribu des *Eragrostideae*, en fonction de leur répartition écologique et de leur distribution géographique. Cette tribu que cet auteur considère comme assez primitive semblerait située très près, voire même à l'intérieur, de la souche ancestrale des deux sous-familles. Par contre, la tribu des *Chloridoideae* montrerait dans les *Chloridoideae* des caractères beaucoup plus évolués que la tribu précédente.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, D., 1974. — Taxonomy of the genus *Chloris* (Gramineae). *Biol.*, Ser. XIX, (2) : 1-133.
- BARTHOLOTT, W. & MARTENS, B., 1979. — Cuticular taxonomic der Grasereines Westafrikanischen savannengebietetesunter dem Aspekt der Futterpräferenz — Analyse wildlebender Grobsäuger. *Trop. und subtrop. Pflanzemwelt* 30 : 687-793.
- BOR, N. L., 1960. — *The Grass of Burma, Ceylan, India and Pakistan*, Pergamon Press, New-York.
- BOR, N. L., 1970. — In RECHINGER, K. H. : *Flora Iranica*, n° 70, Akademiische Druck M. Velg-sanstalt, Grag.
- BREAKWELL, E., 1915. — Anatomical structure of some native xerophytic grasses. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 40 : 42-55.
- BUTZIN, F., 1973. — Die Namen der supragenerischen Einheiten der Gramineae (Poaceae). *Willdenowia* 7 : 113-168.
- CACERES, M. R., 1958. — La anatomia foliar de las « Pappophoreae » de Mendoza y su valor taxonomico. *Rev. argent. Agron.* 25 : 1-11.
- CARO, J. A. & SANCHEZ, E., 1969. — Las species de *Cynodon* (Gramineae) de la Republica Argentina. *Kurtziana* 5 : 191-251.
- CLAYTON, W. D., 1966. — Studies in the Gramineae. XIII, Chlorideae. *Kew Bull.* 20 : (449).
- CLAYTON, W. D., 1972. — Chlorideae in *Flora of West tropical Africa*, Hepper ed., Kew.
- CLAYTON, W. D., 1978. — Gramineae in HEYWOOD, V. H. : *Flowering plants of the World*, Mayflower Books, New-York.
- CLAYTON, W. D., PHILLIPS, S. M. & RENVOIZE, S. A., 1974. — *Flora of tropical east Africa*.

- CLAYTON, W. D. & RICHARDSON, F. R., 1973. — The tribe Zoysieae Miq. Studies in the Gramineae : XXXII. *Kew Bull.* 28 (1) : 37-48.
- DUVAL-JOUVE, M. J., 1875. — Histotaxie des feuilles de Graminées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, ser. 6, 1 : 294-371.
- FIGUEIREDO, R. C. & HANDRO, W., 1971. — *Corpos silicicos de Gramineas dos Cerrados V*. Simpósio sobre o Cerrado, Ed. da Univ. São-Paulo : 215-230.
- FISCHER, B. S., 1939. — A contribution to the leaf anatomy of Natal Grasses, Series I : Chloris Sw. and Eustachys Desv. *Ann. Natal Mus.* 9 (2) : 245-267.
- FISCHER, B. S. & SCHWEUCKERDT, H. G., 1941. — A critical account of the species of *Dactyloctenium* Willd. in South Africa. *Ann. Natal Mus.* 10 : 47-77.
- GILET, H. & QUEZEL, P., 1959. — Le genre *Oropetium* Trin. en Afrique française. *Journ. Agric. Trop. et Bot. appl.* VI (1-2) : 37-58.
- GOODSWARD, P. C., 1980. — The genus *Zoysia* (Gramineae) in Malesia. *Blumea* 26 (1) : 169-175.
- GOOSENS, A. P., 1936. — A study of the South African species of *Sporobolus* with special reference to leaf anatomy. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.* 36 : 73-223.
- GOULD, F. M., 1968. — *Grasses systematics*, Mc. Graw-Hill Book Company, New York.
- GROB, A., 1896-1897. — Beiträge zur Anatomie der Epidermis der Gramineenblätter. *Beibl. Bot. Jahrb.* 7 : 1-122.
- GUNZEL, F., 1912. — Blattanatomie südwestafrikanischen Gräser. *Bot. Jahrb.* 49, Beiblatt 108, 52 p.
- HANZEN, I. & POTZAL, E., 1954. — Beiträge zur Anatomie und Systematik der Leptureae. *Bot. Jahrb.* 76 : 251-270.
- HARTLEY, W., 1950. — The global distribution of tribes of the Gramineae in relation to historical and environmental factors. *Aust. J. Agric. Res.* 1 : 355-373.
- HARLEY, W. & SLATER, C., 1960. — Studies on the origin, evolution and distribution of the Gramineae III. The tribes of the subfamily Eragrostoideae. *Aust. J. Bot.* 8 (3) : 256-276.
- HILU, K. W. & WRIGHT, K., 1982. — Systematics of Gramineae : a cluster analysis study. *Taxon* 31 (1) : 9-36.
- HUBBARD, C. E., 1934a. — Gramineae in HUTCHINSON : *The families of Flowering Plants. II : Monocotyledons*, Mc. Millan & Co Ltd., London.
- HUBBARD, C. E., 1934b. — Key to enumeration of the genera of Eragrosteae. *Hook. Ic. Plant.* 34 : tab. 3319.
- HUBBARD, C. E., 1937. — *Chaetostichium* Genus novum a C. E. HUBBARD descriptum. *Hook. Ic. Plant.* 34, tab. 3341 : 1-3.
- HUBBARD, C. E., 1948. — Gramineae in HUTCHINSON : *British flowering plants*, P. R. Gawthorn Ltd., London.
- HUBBARD, C. E., 1960. — In BOR : *The Grasses of Burma, Ceylan and Pakistan*, Pergamon Press, New York.
- HUBBARD, C. E. & VAUGHAN, R. E., 1940. — *The Grasses of Mauritius and Rodriguez*, Waterlaw & Sons, London.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1962. — Les Graminées d'Afrique tropicale. *Bull. Sc. Inst. Rech. Agron. Trop.* 8 : 1-345.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1972. — Glossologie de l'épillet. *Adansonia*, ser. 2, 12 (2) : 245-252.
- LERAS, C. & VIGNAL, C., 1969. — Contribution à l'étude de l'épiderme des Sporoboleae. *Bull. Soc. Bot. France* 116 : 425-443.
- LOHAUS, K., 1905. — Der anatomische Bau der Laubblätter de Festucaceen und dessen Bedeutung für die Systematik. *Bibl. Bot.* 13 (63) : 1-114.

- LORCH, J., 1962. — A revision of *Crypsis* Ait. s.l. (Gramineae). *Bull. Res. Counc. Israel*, 11 D : 91-116.
- MAC NEIL, J., 1979. — *Diplachne* and *Leptochloa* (Poaceae) in North America. *Brittonia* 31 (3) : 399-404.
- MAIRE, R., 1953. — Gramineae in *Flore de l'Afrique du Nord*, Lechevalier éd., Paris.
- MAJUMBAR, R., 1963. — Importance of Anatomy in the classification of the Grasses. *Bull. Bot. Soc. Bengal* 17 (1/2) : 29-49.
- METCALFE, C. R., 1960. — *Anatomy of the Monocotyledons*, I : Gramineae, Oxford Univ. Press, London.
- MOBBERLEY, D. G., 1956. — Taxonomy and Distribution of the Genus *Spartina*. *Iowa St. Coll. J. Sci.* 30 (4) : 471-574.
- NAIR, K. K. N., 1977. — A review of the genus *Enteropogon* Nees (Gramineae). *Proc. Indian Acad. Sc., B, India*, 86 (2) : 81-85.
- OHWI, J., 1942. — Gramina Japonica IV. *Acta Phytotax. Geob.* 11 : 145-193.
- PARODI, L. R., 1919. — Las Chlorideas de la Republica Argentina. *Revista Fac. Agron. Veterin.* 2 : 233-239.
- PARODI, L. R., 1927. — Revision de las Gramineas argentinas del género *Diplachne*. *Revista Fac. Agron. Veterin.* 6 : 21-43.
- PARODI, L. R., 1958. — Gramineas Bonarenses. Clave para la determinación de los géneros y enumeración de las especies. *Revista Fac. Agron. Veterin. (nº especial)*, 142 p.
- PARODI, L. R., 1961. — La taxonomia de las Gramineae argentinas a la luz de las investigaciones más recientes. *Rec. Adv. Bot.* 1 : 125-129.
- PAYNE SMITH, J. Jr., 1971. — Taxonomic revision of the genus *Gymnopogon* (Gramineae). *Iowa St. Coll. J. Sci.* 45 (3) : 319-385.
- PÉE-LABY, E., 1898. — Étude anatomique de la feuille des Graminées de France. *Ann. Sc. Nat. Bot.* 8 : 227-346.
- PHILLIPS, S. M., 1974. — A review of the genus *Oropetium* (Gramineae). *Kew Bull.* 30 (3) : 467-470.
- PHILLIPS, S. M. & LAUNERT, E., 1971. — The revision of the african species of *Tripogon* Roem. & Schult. *Kew Bull.* 25 (2) : 301-322.
- PILGER, R., 1954. — Das System der Gramineae. *Bot. Jahrb.* 76 : 281-384.
- PRAT, H., 1932. — L'épiderme des Graminées : étude anatomique et systématique. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, sér. 10, 14 : 117-327.
- PRAT, H., 1934. — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Chloridées. *Bull. Soc. Bot. France* 81 : 475-491.
- PRAT, H., 1935. — Contribution à l'étude des Festucées. *Bull. Soc. Bot. France* 28 : 498-507.
- PRAT, H., 1936. — La systématique des Graminées. *Ann. Sc. Nat. Bot.* 18 : 165-258.
- PRAT, H., 1960. — Vers une classification naturelle des Graminées. *Bull. Soc. Bot. France* 107 (1/2) : 31-79.
- REEDER, J. R., 1953. — Affinities of the Grass genus *Beckmannia* Host. *Bull. Torrey Bot. Club* 80 : 187-196.
- REEDER, J. R., 1965. — The tribe Orcuttieae and the subtribe of the Pappophoreae (Gramineae). *Madroño* 18 (1) : 18-28.
- REEDER, J. R. & SINGH, D. N., 1967. — Validity of the tribe Spartineae (Gramineae). *Am. J. Bot.* 54 : 656.
- RENVOIZE, S. A., 1974. — *Oropetium* in *Flora of Tropical East Africa*. Gramineae. Milne-Redhead & Polhill : 306-309.

- SABNIS, T. S., 1921. — The physiological anatomy of the plants in the Indian desert. *J. Indian Bot.* 2 : 157-167, 217-227, 271-299.
- SANCHEZ, E., 1971. — Anatomia foliar de las Chlorideae (Gramineae) argentinas. *Kurtziana* 6 : 103-218.
- SANCHEZ, E., 1974. — Anatomia foliar de las Gramineas argentinas de los generos Eleusine Gaertn. y Dactyloctenium Willd. (s. familia Eragrostideae, Tribu Eragrosteae). *Darwiniana* 18 : 526-538.
- SCHWEICKERDT, H. G., 1941. — Studies in the genus *Tragus* Hall. in South Africa. *Ann. Natal Mus.* 10 : 15-45.
- SHARMA, M. L., 1979. — Some considerations on the phylogeny and chromosomal evolution in Grasses. *Cytologia* 44 : 679-685.
- STEBBINS, G. L., 1956. — Cytogenetics and evolution in the Grass Family. *Amer. J. Bot.* 43 : 890-905.
- STEBBINS, G. L. & CRAMPTON B., 1961. — A suggested revision of the Grass genera of temperate North America. *Rec. Adv. Bot.* 1 : 133-145.
- STEWART, D. R. M., 1965. — The epidermal characters of Grasses, with special reference to the East African plants species. *Bot. Jahrb.* 84 : 69-116, 117-174.
- SWABE, H., 1949. — Contribucion al estudio anatomico de las especies argentinas del genero *Sporobolus* y sus relaciones. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 2 : 253-270.
- THOMASSON, J. R., 1978. — Clearing cuticule removal and staining for the fertile bracts (lemmas and paleas) of Grass anthocia. *Stain. Tech.* 53 (4) : 233-236.
- TATEOKA, T., 1957. — Miscellaneous papers on the phylogeny of Poaceae (10). Proposition of a new phylogenetic system of Poaceae. *J. Jap. Bot.* 32 : 275-287.
- TATEOKA, T., 1960. — Cytology in Grass systematics : a critical review. *Nucleus* 3 : 81-110.
- TATEOKA, T., INOUE, S. & KAWANO, S., 1959. — Notes on some Grasses. IX. Systematic significance of bicellular microhairs of leaf epidermis. *Bot. Gaz.* 121 : 80-91.
- VARADAJAN, G. S. & GILMARTIN, A. J., 1983. — Phenetic and cladistic analysis of North American *Chloris* (Poaceae). *Taxon* 32 (3) : 380-386.
- VICKERY, J., 1935. — The leaf anatomy and vegetative characters of the indigenous Grasses of New South Wales I. *Andropogoneae, Zoysieae, Tristegineae*. *Linn. Soc. New South Wales* 60 (5/6) : 340-373.
- VIGNAL, C., 1979. — Étude histologique des Chlorideae : I, *Chloris Sw.* *Adansonia*, ser. 2, 19 (1) : 39-70.
- VIGNAL, C., 1980. — Étude histologique des Chlorideae : II. *Adansonia*, ser. 2, 20 (1) : 107-140.
- WET DE, J. M. J. & HARLAN, J. R., 1970. — Biosystematic of *Cynodon* L. C. Rich. (Gramineae). *Taxon* 19 (4) : 465-469.



# BHL

## Biodiversity Heritage Library

Vignal, Ch. 1984. "Étude phytodermologique de la sous-famille des Chloridoideae (Gramineae)." *Bulletin du Muse*

*um National d'Histoire Naturelle Section B, Adansonia, botanique, phytochimie* 6(3), 279–295.

**View This Item Online:** <https://www.biodiversitylibrary.org/item/49419>

**Permalink:** <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/274947>

### **Holding Institution**

Missouri Botanical Garden, Peter H. Raven Library

### **Sponsored by**

Missouri Botanical Garden

### **Copyright & Reuse**

Copyright Status: In copyright. Digitized with the permission of the rights holder.

Rights Holder: Muséum national d'Histoire naturelle

License: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/>

Rights: <https://biodiversitylibrary.org/permissions>

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.