

Différents types de stomates et de trichomes chez des astragales (de quelques pays) du Bassin Méditerranéen Occidental

Abderrazik KADA

عبد الرزيق كدا

Mots-clés : *Astragalus* L. – Fabaceae - Phytodermologie - Stomate - Trichome - Méditerranée occidentale.

ملخص

أبحاث نبات — أدمية (phyto-dermologiques) حول جنس *Astragalus* ببعض بلدان حوض البحر المتوسط الغربي. مكنت دراسة ثمانية وخمسين صنفاً من تحديد تسعة نماذج مسامية (types stomatiques) وشكلين اثنين من الوبرات الكاسية. تعود كل النماذج المسامية الموجودة إلى أربعة أنماط أساسية. هذه الدراسة أغنت ودقت المعطيات المتعلقة بتصنيف جنس *Astragalus* L.

RÉSUMÉ

L'étude phytodermologique de 58 taxons, surtout marocains, du genre *Astragalus* L. a permis de déterminer 9 types stomatiques et 2 types de poils tecteurs. Tous ces taxons ont comme types stomatiques de base : anomocytiques périgènes, anomocytiques mésopérigènes, anisocytiques mésopérigènes, anisocytiques mésogènes. L'étude de ces caractères nous a permis de compléter et d'affiner les données sur la classification du genre *Astragalus*.

SUMMARY

Phytodermologic study of the genus *Astragalus* L. Phytodermologic study of 58 taxa of the genus *Astragalus* L., mainly from Morocco, permitted to observe 9 types of stomata and 2 types of ordinary hairs. The basic types of stomata of all these taxa are : anomocytic perigenous, anomocytic mesoperigenous, anisocytic mesoperigenous, anisocytic mesogenous. The study of these characters allow us to complete and to refine the classification of the genus *Astragalus*.

INTRODUCTION

Le genre *Astragalus* L. est considéré parmi les plus grands genres d'Angiospermes. Il a été subdivisé en plusieurs sous-genres et sections. BUNGE (1868, 1869) fut le premier à le subdiviser en 8 sous-genres et 105 sections : *Pogonophace*, *Trimeniaeus*, *Phaca*, *Hypoglottis*, *Calycophysa*, *Tragacantha*, *Cercidothrix*, *Calycocystis* ; par la suite BOISSIER (1872) ajouta *Epiglottis*. Puis BUNGE (1880) scinda *Phaca* en deux groupes et fait apparaître le sous-genre *Carpinus* en même temps

et supprime le sous-genre *Pogonophace*. GONCHAROV (1965), en révisant les Astragales d'URSS, maintient les sous-genres cités ci-dessus, décrit de nombreuses espèces nouvelles et rajoute plusieurs sections. CHATER (1968) dans Flora Europaea conserve les mêmes sous-genres. Nous prendrons comme base de discussion la classification de BUNGE avec les quelques modifications mineures citées ici ou récemment proposées, au niveau des espèces, dans Mediterranean check list (GREUTER *et al.*, 1989). Nous verrons ensuite, à la lumière de nos résultats, si certaines modifications

proposées par des auteurs ultérieurs sont à prendre en considération. Toutefois, il faut noter que certaines espèces examinées dans cette étude n'occupent pas la même place dans ces classifications. En effet, dans *Flora Europaea*, *A. algarbiensis* est considérée comme une plante pérenne et en raison de ses poils bifurqués, CHATER (1968) l'a rangée dans le sous-genre *Cercidothrix*. Or nous affirmons que les échantillons examinés sont tous annuels. Nous laissons donc cette espèce dans le groupe des *Astragales* annuelles, selon l'idée de BUNGE. Dans *Flora of the URSS* et *Flora Europaea*, *A. sulcatus* aux poils bifurqués à branches inégales est rangée dans le sous-genre *Cercidothrix*. BUNGE l'avait classée dans le sous-genre *Phaca*, notre travail permettra de conclure à ce sujet.

Notre étude phytodermologique du genre *Astragalus* L. (Tribu des *Galegeae*) dans la flore du Bassin méditerranéen occidental a pour but d'étudier les possibilités de compléter et d'affiner la classification du genre *Astragalus* L. grâce aux caractères épidermiques.

La phytodermologie a montré qu'elle pouvait apporter de précieuses indications au niveau taxonomique et phylogénique dans plusieurs familles dont : *Ombellifères* (GUYOT, 1966) ; *Saxifragacées* (GORENFLOT, 1971) ; *Renonculacées* (DECAMPS, 1976) ; *Papilionacées* (SAINT-MARTIN, 1982, 1984) ; *Solanacées* (GUYOT, 1987) ; *Mimosoidées* (GROSSO, 1988).

MATERIEL ET METHODES

Les échantillons étudiés proviennent des herbiers de Montpellier (MPU), de Toulouse (TL) et de récoltes personnelles effectuées au Maroc. L'observation des stomates ainsi que des trichomes a été effectuée sur des épidermes de la face abaxiale et adaxiale des feuilles d'individus jeunes et adultes. Toutefois pour l'uniformité des résultats, nous avons pris en considération la face abaxiale. Les observations sont faites soit sur matériel frais soit sur matériel d'herbier. Le prélèvement des lambeaux d'épidermes est rendu possible après passage à l'eau bouillante pour les échantillons d'herbier. Avec une pince on arrache directement l'épiderme des feuilles issues des semis effectués en serre. Des microphotographies ont été prises à partir des montages épidermiques.

PRINCIPAUX RESULTATS PHYTODERMOLOGIQUES (Tabl. I)

STOMATES FOLIAIRES

L'observation des cotylédons et des premières feuilles montre l'établissement précoce du type stomatique. Sur un épiderme abaxial donné, d'un individu jeune ou adulte, un mélange de divers types stomatiques est observé. La terminologie utilisée est celle de GUYOT pour les *Ombellifères* (GUYOT, 1966) qui a défini non seulement les types stomatiques mais aussi leur ontogénie. Il a en plus formulé des hypothèses phylogéniques allant des types anomocytiques périgènes 1, mésopérigènes 2 et anisocytiques mésopérigènes 3 primitifs vers :

– Les types bicytiques paracytiques 4 et diacytiques 5,

– Les types anisocytiques mésogènes 6 et tétracytiques 7.

– Les types bicytiques et tétracytiques sont considérés comme les plus évolués dans deux lignées différentes.

Le type stomatique 5i a été défini par SAINT-MARTIN (1982), comme intermédiaire entre le type bicytique paracytique 4 et le type bicytique diacytique 5, mais souvent plus proche du diacytique.

Le type stomatique 6' est un intermédiaire entre le type anisocytique mésogène 6 et le tétracytique 7 appelé anisocytique tétracytique par GUYOT (1987).

Les 9 types stomatiques rencontrés chez le genre *Astragalus* L. dont nous avons pu suivre le développement ontogénique, figurent dans la figure 1.

Tous les épidermes examinés montrent des stomates de types anomocytiques 1 et 2 et anisocytiques 3 et 6. Les anisocytiques tétracytiques 6' et bicytiques mésogènes 4 et 5 existent chez de nombreuses espèces, par contre le tétracytique mésogène 7 défini par GUYOT (1966) est absent. L'importance de ces types varie d'un taxon à l'autre. Ils peuvent être fréquents, peu fréquents ou rares, les anisocytiques 3 et 6 prédominent toujours.

Il découle de l'inventaire des types stomatiques l'attribution d'une formule stomatique, définie par GUYOT (1978), pour chaque espèce (voir tableau I).

D'après le tableau I, le type anisocytique mésogène 6 est accompagné :

- toujours des types anomocytiques périgènes 1, mésopérigènes 2 et anisocytiques mésopérigènes 3, plus primitifs, de fréquence variable (pl. I, A);
- des types anisocytiques tétracytiques 6' (pl. I, B) et bicytiques paracytiques 4 (pl. I, C) et diacytiques 5 (pl. I, D) plus évolués, à l'état rare chez de nombreuses espèces.

Il est intéressant de souligner que la présence des types évolués, même peu fréquents, est d'une importance considérable sur les plans taxonomiques et surtout phylogéniques. Cette idée avait déjà été exprimée par GORENFLOT (1971) : «chez un taxon donné le type stomatique le plus intéressant à considérer ne serait pas forcément le type

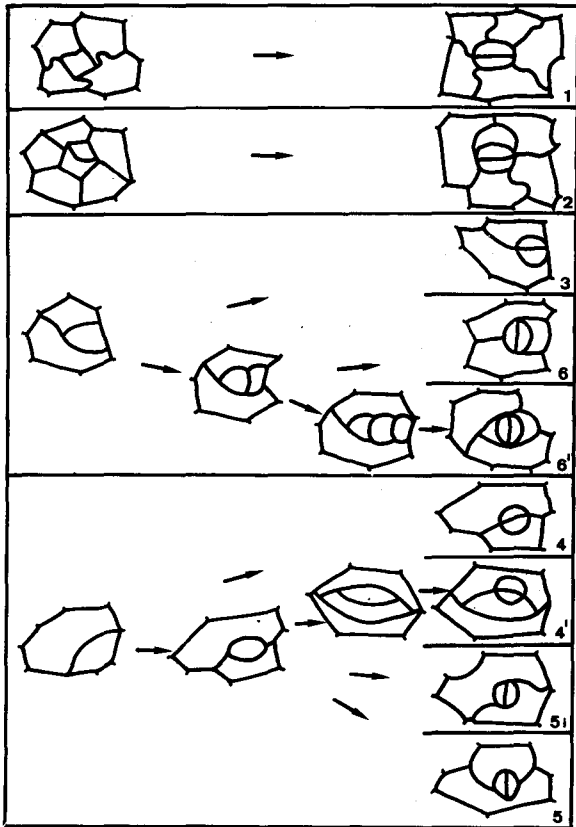


Figure 1 : Types stomatiques rencontrés chez le genre *Astragalus* L.

- Type 1 : anomocytique périgène
- Type 2 : anomocytique mésopérigène
- Type 3 : anisocytique mésopérigène
- Type 6 : anisocytique mésogène
- Type 6' : anisocytique tétracytique
- Type 4 et 4' : bicytique paracytique mésogène
- Type 5i : bicytique intermédiaire
- Type 5 : bicytique diacytique mésogène

majoritaire, mais le plus évolué quelle que soit sa fréquence».

Tous les épidermes étudiés montrent des stomates de types anomocytiques 1 et 2 et anisocytiques 3 et 6. A partir de ce tronc commun certaines espèces acquièrent des types très évolués :

- bicytiques paracytiques 4 et 4';
- bicytiques diacytiques 5;
- anisocytiques tétracytiques 6';

correspondant à 3 voies évolutives englobant la plupart des espèces et des sections examinées suivantes :

1 - Voie conduisant aux types bicytiques paracytiques mésogènes, représentée par 11 sections :

- *Epiglottis*, *Edodimus*, *Herpocaulos*, *Bucera*, *Haematodes* du sous-genre *Trimeniaeus*,
- *Chronopus* du sous-genre *Caprinus*,
- *Tapinodes*, *Eu-hypoglottis* du sous-genre

Hypoglottis,

- *Euodmus* du sous-genre *Cercidothrix*,
- *Cystodes* du sous-genre *Calycocystis*.

2 - Voie conduisant aux types bicytiques diacytiques mésogènes, représentée par 2 sections :

- *Hemiphaca* du sous-genre *Phaca*,
- *Craccina* du sous-genre *Cercidothrix*.

3 - Voie allant vers les types anisocytiques tétracytiques mésogènes, associée à 3 sections :

- *Alopecias*, *Acidodes*, *Poterion* du sous-genre *Calycophya*.

Si les groupements d'espèces, ci-dessus, se caractérisent par un niveau évolutif stable et unique, d'autres groupes d'espèces présentent des tendances évolutives simultanées :

+ évolution vers les types bicytiques paracytiques ainsi que vers les anisocytiques tétracytiques mésogènes, pour 2 sections :

- *Myobroma* du sous-genre *Caprinus*,
- *Proselius* du sous-genre *Cercidothrix*,

+ évolution vers les types bicytiques paracytiques et diacytiques ainsi que vers les anisocytiques tétracytiques mésogènes, pour les 2 sections :

- *Christiana* du sous-genre *Caprinus*,
- *Melanocercis* du sous-genre *Cercidothrix*.

Tableau I : Résultats des observations phytodermologiques sur le genre *Astragalus* L. Espèces regroupées suivant la classification de BUNGE 1868, 1869 et 1880 et récemment actualisées dans Mediterranean check list (GREUTER & al, 1989).

Espèces	Stomates				Poils
Sous-genre Trimeniaeus Bunge					
Sect. Epiglottis Bunge					
<i>A. epiglottis</i> L. subsp. <i>epiglottis</i>	1	(2)	3	((4))	6 SM AS LG
<i>A. epiglottis</i> L. subsp. <i>asperulus</i> (Dufour) Nyman	1	((2))	3	((4))	6 SM AS LG
Sect. Edodimus Bunge					
<i>A. edulis</i> Bunge	(1)	((2))	3	((4))	6 SM AS CR
<i>A. algarbiensis</i> Bunge	(1)	(2)	3	((4))	6 SM AS CR
Sect. Herpocaulos Bunge					
<i>A. vogelii</i> (Webb) Bomm.	1	(2)	(3)	((4))	6 SM AS LG
Sect. Oxyglottis Bunge					
<i>A. corrugatus</i> Bertol.	1	(2)	3		6 B AS LG
A. asterias Steven					
subsp. <i>astraboides</i> (Pomel) Greuter	1	(2)	3		6 B AS LG
<i>A. sinaicus</i> Boiss.	1	((2))	3		6 B AS LG
<i>A. geniculatus</i> Desf.	1	((2))	3		6 B AS LG
<i>A. stella</i> Gouan	((1))	((2))	3		6 B AS LG
<i>A. sesameus</i> L.	1	(2)	3		6 B LS LG
<i>A. eymbicarpos</i> Brot.	(1)	(2)	3	((4))	6 SM LS CR
<i>A. scorpioides</i> Willd.	(1)	((2))	3		6 B AS LG
Sect. Pentaglottis Bunge					
<i>A. echinatus</i> Murray	1	(2)	3		6 B AS LG
Sect. Buceras (DC.) Bunge					
<i>A. hamosus</i> L.	(1)	(2)	3	((4)) ((4'))	6 SM AS LG
<i>A. embergeri</i> Jahandiez et al.	(1)	(2)	3	((4))	6 SM AS LG
Sect. Harpilobus Bunge					
<i>A. hauarensis</i> Boiss.	1	2	3		6 B AS LG
<i>A. mareoticus</i> Delile	1	(2)	3		6 B AS LG
<i>A. longedentatus</i> Chater	1	(2)	3		6 B AS LG
<i>A. solandri</i> Lowe	(1)	((2))	3	((4))	6 SM AS CR
<i>A. reesei</i> Maire	(1)	2	3	((4))	6 B AS CR
Sect. Haematodes Bunge					
<i>A. annularis</i> Forsskal	1	((2))	3	((4))	6 B LS LG
Sect. Cyamodes Bunge					
<i>A. boeticus</i> L.	1	(2)	3		6 B AS LG
Sect. Platyglottis Bunge					
<i>A. berytheus</i> Boiss. et Blanche	((1))	(2)	3		6 B LS LG
<i>A. peregrinus</i> Vahl	((1))	((2))	3		6 B AS LG
Sous-genre Phaca (L.) Bunge					
Sect. Hemiphaca Bunge					
<i>A. sulcatus</i> L.	1	((2))	3	((5))	6 SM AS CR
Sect. Hemiphragmium Koch.					
<i>A. alpinus</i> L.	(1)	(2)	3		6 B AS CR
Sect. Glycyphyllos Bunge					
<i>A. glycyphyllos</i> L.	(1)	(2)	3		6 B AS CR
Sect. Erophaca Bunge					
<i>A. lusitanicus</i> Lam.	1	2	(3)		6 B AS LG
Sous-genre Caprinus Bunge					
Sect. Christiana Bunge					
<i>A. faurei</i> Maire	1	2	3	((4)) ((5))	6 ((6')) B LS LG
Sect. Myobroma (stev.) Bunge					
<i>A. caprinus</i> L.	1	((2))	3	((4)) ((5i))	6 ((6')) B LS LG
<i>A. caprinus</i> L. subsp. <i>caprinus</i>	1	((2))	3	((4)) ((4'))	6 ((6')) B LS LG
Sect. Chronopus Bunge					
<i>A. akkensis</i> Cosson	(1)	((2))	(3)	((4))	6 B LS LG
<i>A. gombo</i> Bunge	(1)	((2))	(3)	((4))	6 B LS LG
<i>A. gombo</i> Bunge subsp. <i>gomboëformis</i> (Pomel) Ott	1	(2)	(3)	((4))	6 B LS LG
<i>A. schizotropis</i> Murb.	(1)	(2)	(3)	((4))	6 B LS LG
Sous-genre Hypoglottis Bunge					
Sect. Tapinodes Bunge					
<i>A. depressus</i> L.	((1))	((2))	3	((4))	6 B AS LG
Sect. Eu-hypoglottis Bunge					
<i>A. cicer</i> L.	((1))	((2))	3	((4))	6 B AS CR
<i>A. glaux</i> L.	1	(2)	3	((4))	6 B AS LG
<i>A. bourgaeanus</i> Cosson	(1)	(2)	3	((4))	6 B AS LG

Tableau I (suite)

Espèces	Stomates			Poils		
Sous-genre Calycophysa Bunge						
Sect. Alopecias (Stev.) Bunge						
<i>A. alopecuroides</i> L.	(1)	((2))	3	6	((6'))	B LS LG
<i>A. macrocephalus</i> Willd.	1	((2))	3	6	(6')	B LS LG
Sect. Acidodes Bunge						
<i>A. sempervirens</i> Lam.	1	((2))	3	6	((6'))	B LS LG
Sect. Poterion Bunge						
<i>A. armatus</i> Willd. subsp. <i>armatus</i>	(1)	(2)	3	6	((6'))	B LS CR
<i>A. armatus</i> Willd. subsp. <i>numidicus</i> (Murb.) Emberger et Maire	1	(2)	3	6	((6'))	B LS CR
Sous-genre Cercidothix Bunge						
Sect. Euodmus Bunge						
<i>A. odoratus</i> Lam.	1	((2))	3 ((4))	6		M AS CR
Sect. Craccina (stev.) Bunge						
<i>A. austriacus</i> Jacq.	1	((2))	3	((5)) ((5i))	6	M AS CR
Sect. Onobrychium Bunge						
<i>A. onobrychis</i> L.	((1))	((2))	3	6		M AS CR
Sect. Proselius (stev.) Bunge						
<i>A. monspessulanus</i> L.	(1)	((2))	3 ((4))	6	((6'))	M AS LG
<i>A. incanus</i> L. subsp. <i>incanus</i>	(1)	((2))	3 ((4))	6	((6'))	M AS LG
<i>A. incanus</i> L. subsp. <i>incurvus</i> (Desf.) Maire	(1)	((2))	3 ((4))	6	((6'))	M AS LG
<i>A. incanus</i> L. subsp. <i>macrorhizus</i> (Cav.) Lainz	((1))	((2))	3 ((4))	6	((6'))	M AS LG
<i>A. incanus</i> L. subsp. <i>nummularoides</i> (Desf.) Maire	(1)	((2))	3 ((4)) ((4'))	6 ⁵	((6'))	M AS CR
Sect. Ammodendron Bunge						
<i>A. amalecitanus</i> Boiss.	(1)	((2))	3	6		M AS CR
Sect. Melanocercis Bunge						
<i>A. angustifolius</i> Lam.	1	2	3 ((4)) ((4')) ((5)) ((5i))	6		M AS CR
<i>A. ibrahimianus</i> Maire	((1))	((2))	3 ((4)) ((5))	6	((6'))	M AS LG
Sous-genre Calycocystis Bunge						
Sect. Cystodes Bunge						
<i>A. vesicarius</i> L.	1	(2)	3	6		SM AS CR
<i>A. hispanicus</i> Bunge	1	2	3 ((4))	6		M AS CR

Type stomatique : Les différents types sont indiqués sans parenthèses quand ils sont fréquents, entre parenthèses quand ils sont moyennement fréquents et entre double parenthèses quand ils sont rares.

Abréviations : B : poil basifixe -M : poil médifixe -SM : poil sub-médifixe -AS : poil à paroi ornementée d'aspérités saillantes -LS : poil à paroi lisse -LG : poil long -CR : poil court.

Les espèces, ci-dessous, non connues de BUNGE ont pu être introduites dans sa classification de la façon suivante :
sect. *Oxyglottis* : *A. sinaicus* ; sect. *Harpilobus* : *A. reesei* ; sect. *Erophaca* : *A. lusitanicus* ; sect. *Christiana* :
A. faurei ; sect. *Chronopus* : *A. akkensis*, *A. schizotropis* ; sect. *Melanocercis* : *A. ibrahimianus*.

TRICHOMES FOLIAIRES

L'examen microscopique des épidermes des plantules montre l'apparition précoce des poils. Il s'agit de poils tecteurs simples et pluricellulaires (UPHOF & HUMMEL, 1962), qui s'insèrent différemment sur l'épiderme du limbe foliaire. Deux types sont alors mis en évidence ; le premier correspond aux poils insérés par la base : poils basifixes (pl. I, E, F), le deuxième correspond aux poils bifurqués en forme de T soit à branches égales :

poils médifixes (pl. I, G), soit à branches inégales : sub-médifixes (pl. I, H).

Ces types de poils sont souvent à parois ornementées d'aspérités saillantes ou rarement lisses, ils sont presque toujours longs, rarement courts (voir tableau I).

Au niveau des sous-genres, *Caprinus*, *Hypoglottis*, *Calycophysa* sont caractérisés par des poils basifixes, les *Cercidothrix* et *Calycocystis* par des poils médifixes.

Le sous-genre *Phaca* est également caractérisé par des poils basifixes excepté *A. sulcatus* de la section *Hemiphaca* à poils sub-médifixes.

Dans le sous-genre *Trimeniaeus* on trouve plus d'hétérogénéité. En effet, les espèces se partagent entre deux groupes aux poils différents : le groupe d'espèces à poils basifixes majoritaire et celui à poils sub-médifixes minoritaire. Dans ce dernier on y rencontre *A. cymbicarpos* de la section *Oxyglottis*, *A. solandri* de la section *Harpilobus* et les sections *Epiglottis*, *Edodimus*, *Herpocaulos*, *Buceras*.

DISCUSSION

Le Tableau montre la diversité stomatique existant à l'intérieur du genre *Astragalus* L. Cela permet de tirer des conclusions montrant l'intérêt taxonomique et phylogénique de ces types stomatiques.

L'homogénéité des types stomatiques ainsi que des poils est généralement indéniable au niveau des sections et sous-genres étudiés à l'exception des sous-genres *Trimeniaeus*, *Caprinus*, *Cercidothrix*.

Sous-genre *Trimeniaeus*

Dans ce sous-genre, BUNGE a regroupé toutes les espèces annuelles aux stigmates nus. BOISSIER (1872) a isolé les sections *Eu-epiglottis* et *Herpocaulos* à poils bifurqués pour former la sub-série *Epiglottis* à laquelle GONCHAROV (1965) ajouta la section *Buceras* et CHATER (1968) *A. cymbicarpos* de la section *Oxyglottis*.

Au niveau du sous-genre *Trimeniaeus* de BUNGE (1869) nous avons rassemblé les espèces en trois groupes d'après les caractères des stomates et des poils :

+ le premier groupe à formule stomatique générale (1, 2, 3, 6,) et à poils simples et basifixes est formé des sections *Pentaglottis*, *Cyamodes*, *Platylottis*, *Oxyglottis* excepté *A. cymbicarpos* et *Harpilobus* excepté *A. solandri* et *A. reesei*.

+ le deuxième groupe à formule stomatique générale (1, 2, 3, 4, 6) et à poils bifurqués, avec des branches inégales est constitué des espèces *A. cymbicarpos*, *A. solandri* et des sections *Epiglottis*, *Edodimus*, *Herpocaulos* et *Buceras*.

+ le troisième groupe à formule stomatique

générale (1, 2, 3, 4, 6) et à poils simples et basifixes est constitué de la section *Haematodes* et d'*A. reesei* et de la section *Harpilobus*.

Le premier groupe nous paraît bien caractériser le sous-genre *Trimeniaeus* aux épidermes primitifs (1, 2, 3, 6) à poils basifixes. En plus des caractéristiques citées ci-dessus, les poils seraient tous longs à parois ornementées d'aspérités saillantes excepté *A. berytheus* de la section *Platylottis* et *A. sesameus* de la section *Oxyglottis* à parois lisses.

Par contre le deuxième et le troisième groupe aux épidermes évolués posent des problèmes quant à leur place au sein du sous-genre *Trimeniaeus*. En effet, dans le deuxième groupe évolué, nous avons rassemblé toutes les espèces annuelles présentant le type bicytique paracytique 4 et à poils bifurqués à branches inégales. Ce groupe, bien individualisé par ces critères phytodermologiques, serait constitué de quatre sections examinées : *Epiglottis*, *Edodimus*, *Herpocaulos*, *Buceras* et de deux espèces : *A. cymbicarpos* et *A. solandri* des sections *Oxyglottis* et *Harpilobus*. Il faut préciser que les poils dans ce deuxième groupe sont longs et à parois ornementées d'aspérités saillantes, à l'exception d'*A. cymbicarpos* de la section *Oxyglottis*, *A. solandri* de la section *Harpilobus* et la section *Edodimus* aux poils courts. *A. cymbicarpos* s'individualise en plus par ses poils à parois lisses. Ce groupe, caractérisé par sa formule stomatique et ses poils bifurqués, recoupe tout à fait le sous-genre *Epiglottis* isolé par BOISSIER (1872), redéfini par GONCHAROV (1965) et CHATER (1968).

Le troisième groupe constitué d'espèces annuelles aux épidermes évolués et à poils simples basifixes se différencie bien du premier groupe dépourvu des types paracytiques 4 évolués, et du deuxième pourvu des poils bifurqués à branches inégales, ainsi que des autres groupes examinés comprenant les espèces pérennes.

Par ses caractères phytodermologiques le sous-genre *Trimeniaeus* se subdivise donc en trois groupes d'espèces.

Sous-genre *Caprinus*.

Dans le sous-genre *Caprinus*, constitué d'espèces pérennes, à poils simples toujours denses, deux groupes d'espèces sont mis en évidence :

+ le premier à épidermes (1, 2, 3, 4, 6) évolués, présente des poils simples basifixes longs et à parois lisses. Il caractérise la section *Chronopus*.

+ dans le deuxième groupe (1, 2, 3, 4, 4', 5, 6, 6') les épidermes se caractérisent par plusieurs tendances évolutives. Cet état d'instabilité stomatique touche aussi bien les espèces polymorphes (*A. caprinus*) que les endémiques (*A. faurei*). Deux sections *Myobroma* et *Christiana* sont incluses dans ce groupe. Les poils sont simples basifixes longs et à parois lisses.

Sous-genre *Cercidothrix*

Dans le sous-genre *Cercidothrix*, constitué d'espèces pérennes à poils toujours médifixes, une hétérogénéité au point de vue des stomates et de la morphologie des poils est observée. En effet, les espèces se partagent entre quatre groupes par leurs caractères épidermiques :

+ un premier groupe à formule stomatique générale (1, 2, 3, 6) et à poils courts est formé des sections *Onobrychium* et *Ammodendron*,

+ le deuxième groupe (1, 2, 3, 4, 5, 6, 6') inclut les sections *Proselius* et *Melanocercis*. Les épidermes foliaires montrent de nombreuses tendances évolutives affectant des espèces à vaste aire de répartition (*A. incanus*, *A. angustifolius*) et des espèces endémiques (*A. ibrahimianus*). Les espèces de ce groupe présentent des poils longs excepté *A. incanus* subsp. *nummularoides* de la section *Proselius* et *A. angustifolius* de la section *Melanocercis* à poils courts.

+ le troisième groupe (1, 2, 3, 5, 6) à poils courts est associé à la section *Craccina*,

+ le quatrième groupe (1, 2, 3, 4, 6) à poils courts correspond à la section *Euodmus*.

Toutes les espèces examinées du sous-genre montrent des poils à parois ornementées d'aspérités saillantes excepté *A. ibrahimianus* de la section *Melanocercis* à parois lisses.

Le premier groupe possède les épidermes foliaires les plus primitifs du sous-genre. Le deuxième est caractérisé par plusieurs tendances évolutives. En revanche, le troisième et le quatrième groupe s'individualisent en suivant une voie évolutive unique respectivement vers le type 5 diacytique et le type 4 paracytique.

Si les sous-genres *Trimeniaeus*, *Caprinus*, *Cercidothrix* présentent une hétérogénéité au point de vue phytodermologique, les autres sous-genres examinés sont au contraire d'une homogénéité remarquable.

Sous-genre *Phaca*

En effet, le sous-genre *Phaca* (1, 2, 3, 6) serait le plus primitif du genre *Astragalus* L.. Les poils toujours peu denses sont basifixes courts, exceptés *A. lusitanicus* aux poils longs, et à parois ornementées d'aspérités saillantes. Toutefois, il faut remarquer qu'*A. sulcatus* de la section *Hemiphaca* pourvue de type bicytique diacytique 5 évolué et de poils bifurqués à branches inégales au niveau des folioles et des gousses, s'individualise fortement au sein du sous-genre. Nous confirmons par l'étude des caractères phytodermologiques la position d'*A. sulcatus* dans la section *Craccina* du sous-genre *Cercidothrix* (GONCHAROV, 1965 et CHATER, 1968).

Si nous comparons les sous-genres *Phaca*, à folioles subglabres et *Caprinus*, densément poilu, séparés de *Phaca* par BUNGE (1880) une coupure phytodermologique claire et nette est établie. En effet, *Caprinus* se différencie très nettement de *Phaca* par des épidermes très évolués pourvus des types bicytiques paracytiques 4 et diacytiques 5 et anisocytiques tétracytiques 6'. Cette coupure phytodermologique entre les deux sous-genres vient donc confirmer les opinions de BUNGE (1880) et GONCHAROV (1965).

Sous-genre *Hypoglottis*

Au niveau du sous-genre *Hypoglottis* les épidermes foliaires sont évolués et possèdent une formule stomatique générale de type 1, 2, 3, 4, 6. Les poils sont basifixes et longs, à l'exception d'*A. cicer* aux poils courts, et à parois ornementées d'aspérités saillantes. Quant à la place d'*A. depressus* nous pouvons affirmer qu'il ne peut être rangé dans le sous-genre *Phaca*, comme le préconisait CHATER (1968), à cause de ses stomates évolués de type bicytique paratique 4. Ce type est en effet absent chez *Phaca*. Au point de vue phytodermologique *A. depressus* est en harmonie avec les autres espèces étudiées du même sous-genre.

Sous-genre *Calycophysa*

Le sous-genre *Calycophysa* (1, 2, 3, 6, 6') s'individualise par une voie évolutive tout à fait différente, présente dans toutes les espèces étudiées, caractérisée par le type anisocytique tétracytique 6'.

Leurs poils sont basifixes à paroi lisse et longs, excepté chez *A. armatus* de la section *Poterion* ; qui porte des poils courts.

Sous-genre *Calycocystis*

Au niveau du sous-genre *Calycocystis* (1, 2, 3, 4, 6) les épidermes sont évolués et les poils sont bifurqués à branches égales ou inégales, longs et à paroi ornementée d'aspérités saillantes. Cependant, il faut noter que *A. vesicarius* de la section *Cystodes* est dépourvu du type bicytique paracytique 4.

CONCLUSION

Les caractères phytodermologiques étudiés nous ont apporté de précieuses indications quant à la phylogénie et la taxonomie dans le genre *Astragalus*.

La comparaison des formules stomatiques indique clairement une nette prédominance du type 3 mésopérigène et du type 6 mésogène. Toutefois à partir de ce tronc commun, nous avons mis en évidence 3 voies évolutives :

+ voie conduisant aux types bicytiques paracytiques 4;

+ voie conduisant aux types bicytiques diacytiques 5;

+ voie allant vers les anisocytiques tétracytiques 6;

Certaines espèces présentent plusieurs tendances évolutives simultanées.

La présence de stomates évolués est particulièrement intéressante chez le genre *Astragalus*, considéré comme peu évolué malgré sa richesse en espèces et sa vaste aire de répartition géographique.

Il faut cependant souligner l'importance des subdivisions réalisées dans les trois sous-genres hétérogènes. En effet, *Trimeniaeus* constitué uniquement d'espèces annuelles est scindé en trois groupes :

1 : poils simples et épidermes (1, 2, 3, 6) primitifs;

2 : poils bifurqués et épidermes (1, 2, 3, 4, 6) plus évolués;

3 : poils simples et épidermes (1, 2, 3, 4, 6) plus évolués.

C'est le premier groupe aux épidermes foliaires moins évolués qui constituera le sous-genre *Trimeniaeus*. En revanche, le troisième groupe dont les espèces sont annuelles et les poils bifurqués pourrait être rangé facilement dans le sous-genre *Epiglottis* créée par BOISSIER (1872) et confirmée par GONCHAROV (1965) et CHATER (1968). Le deuxième groupe formerait un groupe à part intermédiaire entre le sous-genre *Trimeniaeus* le moins évolué et le troisième groupe à poils bifurqués à branches inégales.

Les espèces des sous-genres *Caprinus* et *Cercidothrix* sont réunies en plusieurs groupes caractérisés par des stomates différents.

La phytodermologie nous a permis donc de confirmer la classification des espèces dans les sous-genres : *Phaca*, *Hypoglottis*, *Calycophysa*, *Calycocystis* et d'éclaircir quelques problèmes affectant la classification des espèces dans les sous-genres *Trimeniaeus*, *Caprinus* et *Cercidothrix*.

BIBLIOGRAPHIE

- BOISSIER, E. (1872). – Flora orientalis Vol. 2, Cenevae-Basileae et Lugduni.
- BUNGE, A. (1868). – Generis Astragali species Gerontogae. Pars prior, claves diagnosticae, Mém. Acad. Impér. Sci. St. Petersb., ser. 7, II, (16) : 1-140
- BUNGE, A. (1869). – Generis Astragali species Gerontogae. Pars altera, specierum enumeratio. Mém. Acad. Impér. Sci. St. Petersb., ser. 7, 15, (1) : 1-245.
- BUNGE, A. (1880). – Astragaleae - In Fedtschenko : Reise in Turkestan III. Izv. Imp. Obsc. Ljubit. Estestv. Moskovsk. Univ. 26 (2) : 160-318. In Mitt. Bot. Muchen 11, 1974 : 492-496.
- CHATER, A.O. (1968). – In Flora Europaea. Leguminosae, 2 : 108-124. Cambridge.
- DECAMPS, O. (1976). – Ontogénie des Renonculacées. Essai d'utilisation de méthodes quantitatives. Thèse d'État, Univ. P. Sabatier, Toulouse, p. 331.
- GONCHAROV, N. F. (1965). – Flora of the URSS, Bd. 12, traduction anglaise, Jérusalem.
- GORENFLOT, R. (1971). – Intérêt taxonomique et phylogénique des caractères stomatiques (Application à la tribu des Saxifragacées) Boissiera, 19 : 181-192.
- GREUTER, W., BURDET, H.M. et LONG, G. (1989). – Mediterranean check list, 4 : 32-69. Edit. Conservatoire et jardin botaniques de la ville de Genève.
- GROSSO, B. (1988). – Contribution à l'étude phytodermologique du genre Acacia (Mimosoidées). Thèse de l'Univ. P. Sabatier, Toulouse, p. 331.
- GUYOT, M. (1966). – Les stomates des Ombellifères. Bull. Soc. Bot. Fr. : 244-276.
- GUYOT, M. (1978). – Contribution phytodermologique (types stomatiques, morphologie des poils) à l'étude du *Vanasushva pedata* (Wight) Mukherjee et Constance, Ombellifère du sud de l'Inde. Rev. gén. Bot., 85 : 11-19.
- GUYOT, M. (1987). – Les stomates du genre Brunfelsia (Solanacées). Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 4e ser., 9, sect. B, Adansonia n° 3 : 289-315..
- SAINT-MARTIN, M. (1982). – Biosystématique des Papilionacées (ontogénie, phytodermologie, séminologie). Thèse d'Etat, Univ. P. Sabatier, Toulouse, p. 306.
- SAINT-MARTIN, M. (1984). – Ontogénie des plantules et phytodermologie chez les Papilionaceae. Gaussonia, 1 : 19-44.
- UPHOF, J.C. TH. et HUMMEL, K. (1962). – Plant hairs. The encyclopedia of plant anatomy, IV, 5 : 61 - 64

Abderrazik KADA

laboratoire botanique et forestier

39, Allées J. Guesde, F-31062

Toulouse Cedex

Annexe : Liste des provenances des échantillons étudiés.

Espèce	Lieux et date de récolte	Récoltée par *
Sous-genre Trimeniaeus Bunge		
Sect. Epiglottis Bunge		
<i>A. epiglottis</i> L. subsp. <i>epiglottis</i>	Maroc : à 13 km au N.E. de Rabat, 24/04/1988.	4
<i>A. epiglottis</i> L. subsp. <i>asperulus</i> (Dufour) Nyman	Maroc : Environ Ben-el-Ouidanc, 28/06/1988.	4
Sect. Edodimus Bunge		
<i>A. edulis</i> Bunge	Maroc : au bord des champs, Kasbah-Tadla, 29/06/1988.	4
<i>A. algarbiensis</i> Bunge	Maroc : à 13 km au N.E. de Rabat, 24/04/1988.	4
Sect. Herpocaulos Bunge		
<i>A. vogelii</i> (Webb) Bornm.	Algérie : lits d'oued au Sahara occidental, 06/05/1896.	6
Sect. Oxyglottis Bunge		
<i>A. corrugatus</i> Bertol.	Maroc : Vallée d'Asni, 05/06/1987.	4
<i>A. asterias</i> Steven subsp. <i>astraboides</i> (Pomel) Greuter	Maroc : Pelouse rocailleuses environ Oujda, 18/04/1922.	6
<i>A. sinaicus</i> Boiss.	Maroc : El Menzel environ Berkane, 05/05/1988.	4
<i>A. geniculatus</i> Desf.	Maroc : au S.E. d'Oujda, 29/04/1988.	4
<i>A. stella</i> Gouan	Espagne : Côteaux arides à Cartagena, 20/05/1906.	7
<i>A. sesameus</i> L.	Maroc : Vallée d'Asni, 05/06/1987.	4
<i>A. cymbicarpos</i> Brot.	Maroc : Ghomara à Beni Dorkouc au Rif, 20/06/1987.	4
<i>A. scorpioides</i> Willd.	Maroc : Khaled dans les Beni-Snassen, 15/05/1988.	4
Sect. Pentaglottis Bunge		
<i>A. echinatus</i> Murray	Espagne : Prov. Séville. Talus marneux, 19/05/1988.	1
Sect. Buceras (DC.) Bunge		
<i>A. hamosus</i> L.	Maroc : Djebel Aïn Almou, Beni-Snassen, 08/06/1988.	4
<i>A. embergeri</i> Jahandiez et al.	Maroc : dans l'anti-Atals, Eboulis de l'Adrar Adoust, près Igherni, 26/04/1923.	6
Sect. Harpilobus Bunge		
<i>A. hauarensis</i> Boiss.	Maroc : Djebel Bani à Tissint en Anti-Atlas, 28/04/1923.	6
<i>A. mareoticus</i> Delile	Maroc : Sud de Laayoune vers Dakhla, 06/04/1988.	3
<i>A. longedentatus</i> Chater	Maroc : Pâturages rocailleux à l'Est de Debdou, 15/06/1988.	4
<i>A. solandri</i> Lowe	Maroc : région de Rabat, 29/05/1988.	4
<i>A. reesei</i> Maire	Maroc : Guerbouz. Environ Ahfir, 09/05/1988.	4
Sect. Haematodes Bunge		
<i>A. annularis</i> Forskal	Palestine : au Nord de Negev, 20/05/1878.	8
Sect. Cyamodes Bunge		
<i>A. boeticus</i> L.	Maroc : Schellah, région de Rabat, 24/04/1988.	4
Sect. Platylottis Bunge		
<i>A. berytheus</i> Boiss. et Blanche	Palestine : sur Dûnes et terrains argileux, Shefela, 25/05/1878.	8
<i>A. peregrinus</i> Vahl	Palestine : au Nord de Negev, 20/05/1878.	8
Sous-genre Phaca (L.) Bunge		
Sect. Hemiphaca Bunge		
<i>A. sulcatus</i> L.	France : Jardin botanique de Dijon, 1985.	-
Sect. Hemiphragmium Koch.		
<i>A. alpinus</i> L.	Norvège : jardin botanique Univ. Oslo, 09/09/1987.	-
Sect. Glycyphyllus Bunge		
<i>A. glycyphyllus</i> L.	France : Saint-Eulalie-de-Cernon, 07/09/1980.	5
Sect. Erophaca Bunge		
<i>A. lusitanicus</i> Lam.	Maroc : Forêt claire, Beni-Snassen, 14/06/1988.	4
Sous-genre Caprinus Bunge		
Sect. Christiana Bunge		
<i>A. faurei</i> Maire	Maroc : Sidi Azmi, Guerbouz, 14/06/1988.	4
Sect. Myobroma (stev.) Bunge		
<i>A. caprinus</i> L.	Maroc : Forêt claire de chêne vert à Oxycedres, Mont. Beni-Snassen, 30/05/1988.	4
<i>A. caprinus</i> L. subsp. <i>caprinus</i>	Maroc : Forêt de Moyen Atlas, Michliffen, 18/06/1988.	4
Sect. Chronopus Bunge		
<i>A. akkensis</i> Cosson	Maroc : l'Est du carrefour Boukraâ-Smara vers Smara, 08/04/1988	3
<i>A. gombo</i> Bunge	Algérie : Laghouar "Oued Mzi", Mars 1897	12
<i>A. gombo</i> Bunge subsp. <i>gomboformis</i> (Pomel) Ott	Algérie : Aïn Safra, au Sud Oranais, 05/05/1921	6
<i>A. schizotropis</i> Murb.	Algérie : Hauts plateaux Oranais, 10/05/1921	6

Espèce	Lieux et date de récolte	Récoltée par *
Sous-genre Hypoglottis Bunge		
Sect. Tapinodes Bunge		
<i>A. depressus</i> L.	Maroc : Moussa-ou-Sallah au Moyen-Atlas, 28/06/1988	4
Sect. Eu-hypoglottis Bunge		
<i>A. cicer</i> L.	France : La Chapelle-en-Valgaudemar (Hautes-Alpes), 13/09/1980	5
<i>A. glaux</i> L.	Maroc : Azrou, Moyen-Atlas central, 21/06/1988	4
<i>A. bourgaeanus</i> Cosson	Maroc : Forêt entre Ifrane et Azrou, 22/06/1988	4
Sous-genre Calycophysa Bunge		
Sect. Alopecias (Stev.) Bunge		
<i>A. alopecuroides</i> L.	France : Jardin botanique de Bordeaux, 1987.	
<i>A. macrocephalus</i> Willd.	France : Hautes-Alpes aux pieds des rochers, 18/07/1868.	11
Sect. Acidodes Bunge		
<i>A. sempervirens</i> Lam.	France : Gap, environ Grenoble, Hautes-Alpes, 17/07/1868.	11
Sect. Poterion Bunge		
<i>A. armatus</i> Willd.		
subsp. <i>armatus</i>	Maroc : Poste forestier Aïn-el-Kébir, Debdou, 15/06/1988.	4
<i>A. armatus</i> Willd.		
subsp. <i>numidicus</i> (Murb.) Emberger et Maire	Maroc : Entre Missour et Boulmane, 15/06/1988.	4
Sous-genre Cercidothix Bunge		
Sect. Euodmus Bunge		
<i>A. odoratus</i> Lam.	Espagne : Sierra de Baza, 21/06/1862.	10
Sect. Craccina (stev.) Bunge		
<i>A. austriacus</i> Jacq.	France : Briançon (Hautes-Alpes), 20/07/1889.	14
Sect. Onobrychium Bunge		
<i>A. onobrychis</i> L.	France : Jardin botanique de Dijon, 1985.	-
Sect. Proselius (stev.) Bunge		
<i>A. monspessulanus</i> L.	Espagne : Sierra Nevada - Région sous-alpine à Saint Géromio et col entre Tremp et Peenta de Montanana, Lerido, 1987.	2
<i>A. incanus</i> L. subsp. <i>incanus</i>	Maroc : environ Azrou au Moyen Atlas, 17/06/1988.	4
<i>A. incanus</i> L. subsp. <i>incurvus</i> (Desf.) Maire	Maroc : Environ Ifrane au Moyen-Atlas, 22/06/1988.	4
<i>A. incanus</i> L. subsp. <i>macrorhizus</i> (Cav.) Lainz	France : jardin botanique de Bordeaux, 1987.	-
<i>A. incanus</i> L. subsp. <i>nummularoides</i> (Desf.) Maire	Espagne : Sierra de Baza, dans la région sous-alpine, 20/06/1851.	10
Sect. Ammodendron Bunge		
<i>A. amalecitanus</i> Boiss.	Palestine : steppes et déserts N.W. Negev, 20/05/1878.	8
Sect. Melanocercis Bunge		
<i>A. angustifolius</i> Lam.	France : environ village du Gulek-Boghas, 01/07/1855.	9
<i>A. ibrahimianus</i> Maire	Maroc : Aoukaimeden, Haut-Atlas Central, 25/07/1988.	4
Sous-genre Calycocystis Bunge		
Sect. Cystodes Bunge		
<i>A. vesicarius</i> L.	Espagne : Sierra de Maria, Almeria, 19/05/1985.	1
<i>A. hispanicus</i> Bunge	Espagne : Sierra del Pinar, Juillet 1900.	13

* 1 : AURIAULT R. ; 2 : DURRIEU G. ; 3 : FENNANE M. ; 4 : KADA A. ; 5 : KERGUELEN M. ; 6 : FAURE A. (MPU) ; 7 : SENNEN F. (MPU) ; 8 : MONO J. (MPU) ; 9 : BALANSA B. (TL) ; 10 : BOURGEAU E. (TL) ; 11 : CARIOT L. (TL) ; 12 : CHEVALLIER L. (TL) ; 13 : REVERCHON E. (TL) ; 14 : VIEUX H. (TL).