

Histoire, classification et phylogénie des Olacaceae R. Brown (Santalales)

Thèse de doctorat de l'Université Pierre & Marie Curie (Paris VI)

Présentée par M. Valéry Malécot

Résumé détaillé

Le 29 novembre 2002, nous soutenions notre thèse de doctorat de l'Université de Paris VI, Pierre-et-Marie Curie, intitulée «Histoire, classification et phylogénie des Olacaceae R. Brown (Santalales)». Le jury était composé de Mmes D. Pons (UPMC) et D. Lobreau-Callen (CNRS) qui ont assuré la direction de la thèse, et de Mrs H. Le Guyader (Professeur à l'UPMC), S. Tillier (Professeur au MNHN), D. Nickrent (Associate Professor, Southern Illinois University at Carbondale, USA), V. Savolainen (Royal Botanical Gardens Kew, Grande-Bretagne), D. De Franceschi (MNHN) et J. Mathez (Université Montpellier II).

Les Olacaceae représentent une famille d'Angiospermes tropicales regroupant environ 30 genres et 200 espèces d'arbres ou d'arbustes. Elles sont traditionnellement classées dans l'ordre des Santalales, caractérisé par l'hémiparasitisme de la plupart de ses taxons et représenté en France par les genres *Viscum* (Viscaceae), *Osyris* et *Thesium* (Santalaceae). La famille des Olacaceae est particulièrement hétérogène, puisqu'elle inclut à la fois des espèces hémiparasites et autotrophes. Le mode de vie ne constitue pas le seul caractère variable de la famille. En effet, les études antérieures sur la macromorphologie (Sleumer 1984a, 1984b; Breteler *et al.* 1996), la palynologie (Reed 1955, Feuer 1977, Lobreau-Callen 1980, 1982) ou l'anatomie (Reed 1955, Baas *et al.* 1982, van den Oever 1984) reflètent également cette hétérogénéité. Cela explique la grande diversité des classifications infra-familiales, généralement basées sur les travaux de Engler (1894, 1897) ou l'éclatement des Olacaceae en diverses petites familles (Gagnepain 1910, van Tieghem 1896, 1897). Toutefois, la distribution des caractères morphologiques et anatomiques ne corrobore pas toujours ces classifications.

Les premières hypothèses phylogénétiques avancées pour les Olacaceae sont celles de Fagerlind (1948), qui basait ses conclusions sur l'étude de l'embryologie des Santalales. D'autres propositions ont également été présentées par Kuijt (1968) d'après la macromorphologie, par Reed (1955) d'après l'anatomie et la palynologie puis par Feuer (1977) et Lobreau-Callen (1980a) d'après la palynologie et par Baas *et al.* (1982) d'après l'anatomie foliaire. Pour tous ces auteurs la famille des Olacaceae serait à la base de l'ordre des Santalales qui comprend en particulier les familles des Santalaceae, Loranthaceae et Opiliaceae. Toutefois, dans la majorité des cas, les hypothèses présentées suggèrent plutôt un groupe polyphylétique qu'un groupe monophylétique. Les Olacaceae sont un « *complex* » (Kuijt 1969), un « *incompletely known assemblage of genera* » (Kuijt 1968) ou un « *very problematic assemblage of [...] woody plants* » (Nickrent 1991).

Récemment les travaux de phylogénie moléculaire de Nickrent (1991), Nickrent & Duff (1996) et Nickrent *et al.* (1998), basés sur le séquençage de l'ADN ribosomal 18S et du gène chloroplastique *rbcL*, mettent en évidence la nature paraphylétique ou polyphylétique de la famille. Cependant, l'échantillonnage est trop faible pour pouvoir statuer de manière correcte sur l'évolution et les relations de parenté des différents membres de cette famille (Nickrent 1991, Nickrent & Duff 1996, Nickrent *et al.* 1998).

La phylogénie de la famille aurait également pu être abordée par l'étude des restes fossiles. Les fossiles qui sont attribués aux Olacaceae, et particulièrement à la tribu des Anacoloseae, sont essentiellement d'ordre palynologique. En effet le pollen de cette tribu est caractéristique et donc facilement identifiable dans les sédiments. Leur présence permet de retracer la répartition géographique de la famille depuis le Maestrichtien voire même le Campanien (Crétacé supérieur) (Wiggins 1982, Askin 1989). Un fragment de bois rapproché de *Strombosia* a également été trouvé dans des terrains d'âge Campanien (Wheeler & Lehman 2000). Il s'agit ainsi d'une famille ancienne dont les migrations au cours des temps géologiques ont attiré l'attention de quelques auteurs (Raven 1974, Muller 1981, Askin 1989, Krutzsch 1989).

La grande diversité morphologique et anatomique du groupe, non prise en compte dans la classification traditionnelle, et l'absence d'hypothèse phylogénétique fiable constituaient des sujets d'étude particulièrement intéressants à aborder. De plus, la famille des Olacaceae constituait le groupe idéal pour étudier l'apparition de l'hémiparasitisme racinaire dans les Santalales. Nous avons donc proposé une phylogénie de la famille à partir de données morphologiques et moléculaires en utilisant les principales méthodes de reconstruction phylogénétique disponibles (maximum de parcimonie, maximum de vraisemblance, reconstruction bayésienne). La phylogénie obtenue dans ce travail a servi de base à l'étude des transformations des caractères morphologiques et a permis de suggérer une nouvelle classification. Les données paléobotaniques disponibles étaient abondantes, mais nécessitaient une réévaluation précise avant de les confronter à des données géologiques, climatiques et phylogénétiques. Nous avons donc révisé les grains de pollen fossiles attribués aux Olacaceae et utilisé les données moléculaires obtenues pour tenter de dater l'apparition des différents groupes dans la famille.

Notre travail s'est articulé en trois grandes parties. Dans un chapitre introductif nous avons fait le point sur la position systématique de la famille et nous avons présenté sa diversité. La nomenclature des espèces de la famille a été revue, en particulier pour les formes africaines. Ensuite, un chapitre regroupe les hypothèses phylogénétiques obtenues à partir de données morphologiques et des données moléculaires (gènes 18S, 26S, *rbcL* et *matK*), auxquelles sont associées nos observations nouvelles sur la morphologie de la famille. Un troisième chapitre aborde l'histoire des Olacaceae d'après les données fossiles dans un premier temps, et sur la base d'une estimation des datations à partir des données moléculaires, en utilisant la méthode NPRS, dans un second temps, puis une synthèse des données phylogénétiques et paléobotaniques est proposée.

L'étude réalisée a porté sur la famille des Olacaceae au niveau mondial. Elle a été menée sur l'ensemble des échantillons conservés par le Laboratoire de Phanérogamie du MNHN de Paris, ainsi que ceux conservés aux Royal Botanical Gardens de Kew, au British Museum of Natural History, au Missouri Botanical Garden et au Rijksherbarium de Leiden (Nationaal Herbarium Nederland, Leiden University branch), plus quelques échantillons reçus en prêt venant des herbiers de Berlin (Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin Dahlem), Bruxelles (Université Libre de Bruxelles), Genève (Conservatoire et Jardin Botanique de la ville de Genève), Stockholm (Swedish Museum of Natural History) et Kunming (Kunming Institute of Botany), soit une moyenne de 25 récoltes pour 195 espèces. Les échantillons-types conservés au New-York Botanical Garden et dans les Universités d'Utrecht et de Wageningen ont également été consultés par l'intermédiaire des bases de données respectives de ces institutions. Ce travail a permis de dresser un cadre nomenclatural pour l'étude taxinomique des espèces africaines du groupe auxquelles nous nous sommes plus particulièrement intéressé.

Pour les espèces africaines et malgaches, la nomenclature de 160 noms a été revue, mettant en évidence la nécessité d'une lectotypification pour 19 d'entre eux. De plus, parmi les 60 taxons auxquels s'appliquent ces 160 noms, six sont actuellement dépourvus de nom correct.

Une attention toute particulière a été portée sur la morphologie florale et foliaire. De plus, le pollen de *Malania* a été étudié pour la première fois en microscopie électronique à balayage. Le genre *Brachynema* a été étudié en détail et nous avons mis en évidence des affinités avec l'ordre des Ericales plutôt qu'avec celui des Santalales.

Une analyse phylogénétique en maximum de parcimonie basée sur des données morphologiques a permis d'établir une hypothèse de relations évolutives entre les différents genres de la famille. 295 séquences nouvelles des gènes nucléaires 18S, 26S, chloroplastiques *rbcL* et *matK* ont été obtenues au cours de cette étude. Des analyses indépendantes et combinées (au nombre de 13), en maximum de parcimonie, basées sur l'ensemble de ces séquences et des séquences de Santalales disponibles dans la base de données GENBANK, ont été réalisées. Une combinaison de l'ensemble des données moléculaires avec les caractères morphologiques montre qu'il n'existe pas de conflit majeur dans les relations obtenues par ces différents jeux de données. Deux analyses phylogénétiques utilisant les méthodes de maximum de vraisemblance et deux autres utilisant les méthodes de reconstruction bayésienne ont permis d'étudier plus précisément les nœuds les plus anciens de la famille et de l'ordre des Santalales.

L'ensemble de ces analyses permet de montrer que dans son acception initiale la famille des Olacaceae est polyphylétique, le genre *Schoepfia* est constamment rapproché des Misodendraceae et des Loranthaceae, deux autres familles de l'ordre des Santalales (D sur la figure 1). Les autres genres forment un grade à la base de l'ordre des Santalales, et deux grands ensembles sont distingués. Un premier groupe rassemble 13 genres (*Coula*, *Diogoa*, *Engomegoma*, *Erythralum*, *Heisteria*, *Maburea*, *Minqartia*, *Ochanostachys*, *Octoknema*, *Scorodocarpus*, *Strombosia*, *Strombosiopsis*, *Tetrastylidium*) (A sur la figure 1). Le second comprend 14 genres (*Anacolosia*, *Aptandra*, *Cathedra*, *Chaunochiton*, *Curupira*, *Douradoa*, *Dulacia*, *Harmandia*, *Malania*, *Olox*, *Ongokea*, *Phanerodiscus*, *Ptychopetalum*, *Ximenia*) (B et C sur la figure 1).

Par rapport à la classification traditionnelle, les deux sous-familles des Anacolosioideae et des Olacoideae sont polyphylétiques. Sur les cinq tribus habituellement distinguées, seule celle des Aptandreae est monophylétique. Les Olaceae sont réduites à trois genres, *Olox*, *Ptychopetalum* et *Dulacia*. Les trois autres genres placés dans cette dernière tribu, *Curupira*, *Douradoa* et *Malania*, appartiennent aux Ximenieae avec *Ximenia*. La tribu des Heisterieae est réduite au seul genre *Heisteria*, le genre *Chaunochiton* se plaçant à proximité des Aptandreae. Seuls trois genres composent la tribu des Couleae : *Coula*, *Minqartia* et *Ochanostachys*, le genre *Maburea* en est exclu et se place à proximité d'*Heisteria*. La tribu des Anacoloseae est divisée en deux, un clade rassemble *Anacolosia*, *Cathedra* et *Phanerodiscus* et se place à proximité des Olaceae et des Aptandreae. Un second groupe, les «Strombosieae»¹, rassemble les genres *Diogoa*, *Engomegoma*, *Scorodocarpus*, *Strombosia*, *Strombosiopsis* et *Tetrastylidium*. Ce groupe est rapproché des Heisterieae et des Couleae. Les deux genres *Erythralum* et *Octoknema*, parfois considérés comme appartenant à des familles

¹ Dans ce document, les termes encadrés par les symboles « » ou " " ne sont pas valablement publiés au sens du Code International de Nomenclature Botanique

distinctes, sont des Santalales primitives, et sont apparentés aux Couleae, Heisterieae, « Strombosieae » et à *Maburea*. Ce groupe est qualifié par la suite de « Strombosioideae ».

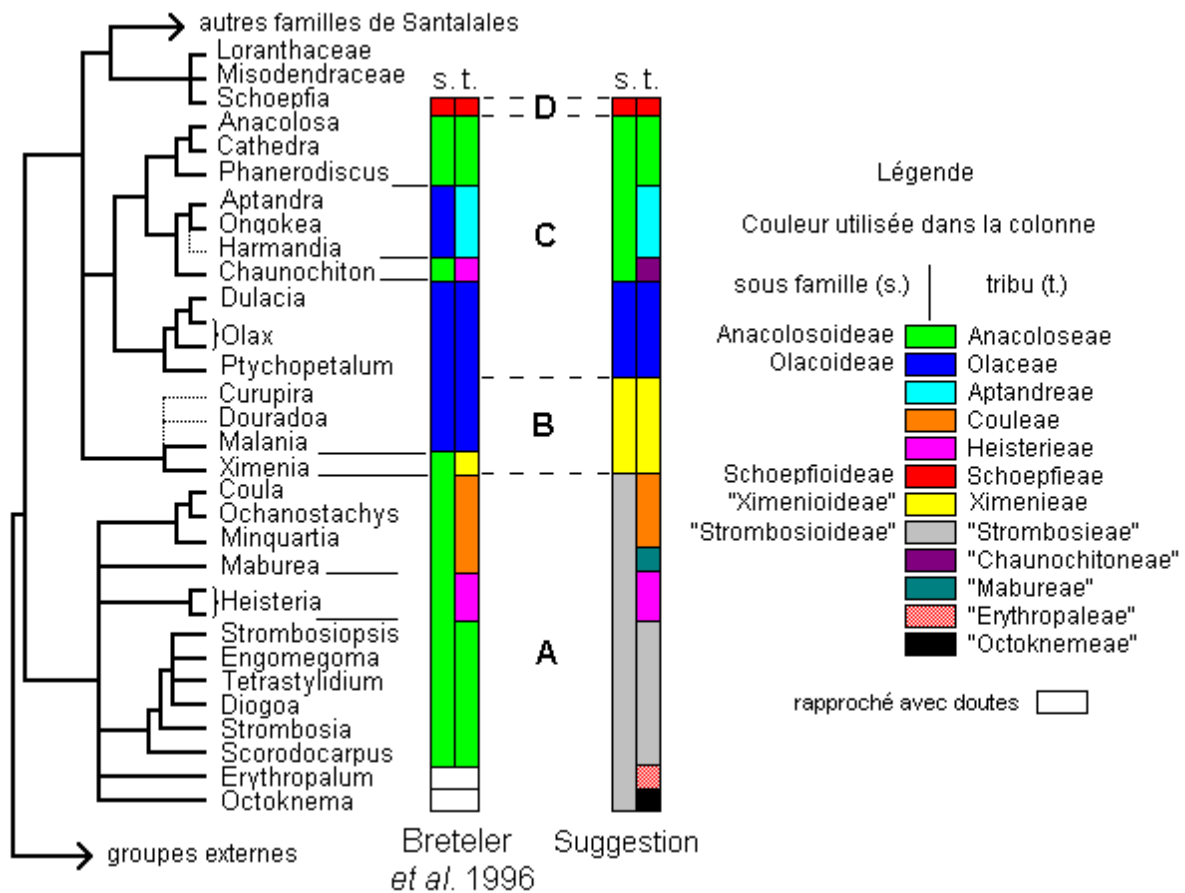


Figure 1 : Hypothèse de classification en conservant le terme Olacaceae pour désigner un groupe paraphylétique ; comparaison entre la classification de Breteler *et al.* 1996 (deux colonnes de gauche) et la terminologie utilisée pour désigner les différents groupes définis par les analyses basées sur les données moléculaires seules ou combinées avec les données morphologiques (deux colonnes de droite). En pointillés sont indiquées les positions probables des genres pour lesquels aucune donnée moléculaire n'a été disponible (position basée sur les données morphologiques). s. = sous-famille ; t. = tribu. Dans chaque paire de colonne, à gauche est indiquée la sous famille, à droite la tribu, et un exemple de lecture donne : « selon Breteler *et al.* (1996) le genre *Heisteria* appartient à la sous-famille des Anacolosioideae et à la tribu des Heisterieae ; dans notre proposition il appartient à la sous-famille des « Strombosioideae » et à la tribu des Heisterieae ».

Les « Strombosioideae » rassemblent les seuls taxons autotrophes de l'ordre des Santalales. Pour huit genres (*Coula*, *Diogoa*, *Engomegoma*, *Maburea*, *Minquartia*, *Octoknema*, *Strombosiopsis* et *Tetrastylidium*), cette autotrophie est probable d'après nos résultats mais n'a jamais été étudiée auparavant. Les autres Olacaceae (Olaceae, Aptandreae, Anacoloseae s.s., Ximenieae et le genre *Chaunochiton*), correspondent à des formes hémiparasites. L'hémiparasitisme de 11 genres a été prédit pour la première fois d'après la phylogénie obtenue, l'accélération des taux d'évolution moléculaire et l'étude de la transformation des caractères morphologiques (*Anacolosa*, *Aptandra*, *Cathedra*, *Chaunochiton*, *Curupira*, *Douradoa*, *Dulacia*, *Harmandia*, *Malaria*, *Ongokea* et *Phanerodiscus*).

Cette division de la famille en deux groupes distincts liés à une caractéristique écologique, et la prédiction du mode nutritif de plus des deux tiers des genres de la famille, constituent des résultats majeurs de ce travail.

Du point de vue des genres, les données disponibles suggèrent que *Heisteria* et *Strombosia* sont monophylétiques, alors que *Olax* est paraphylétique à moins d'y inclure le genre *Dulacia*.

Une nouvelle classification de la famille des Olacaceae s.l. et de l'ordre des Santalales a été proposée. Nous reconnaissons un ensemble qualifié de «Strombosioideae», pouvant éventuellement être distingué au niveau familial, et divisé en six tribus : Couleae (*Coula*, *Minquartia*, *Ochanostachys*); Heisterieae (*Heisteria*), « Mabureae » (*Maburea*), « Erythropaleae » (*Erythropalum*), « Octoknemeae » (*Octoknema*) et « Strombosieae » (*Diogoa*, *Engomegoma*, *Scorodocarpus*, *Strombosia*, *Strombosiopsis* et *Tetrastylidium*). Les autres genres de la famille forment trois ensembles, qui peuvent être considérés comme autant de sous-familles. Elles portent les noms d'Olacoideae (*Olax*, *Dulacia*, *Ptychopetalum*), de «Ximenioideae» (*Curupira*, *Douradoa*, *Malania*, *Ximenia*), et d'Anacolosideae. Cette dernière se divisant elle-même en trois tribus : Anacoloseae (*Anacolosa*, *Cathedra*, *Phanerodiscus*), Aptandreae (*Aptandra*, *Harmandia*, *Ongokea*) et « Chaunochitoneae » (*Chaunochiton*).

L'étude morphologique, morphométrique et statistique du genre fossile *Anacolosidites* a permis de mettre en évidence les grains de pollen fossiles attribuables en toute certitude à des Olacaceae, et plus particulièrement aux genres *Anacolosa* et *Phanerodiscus* de la tribu des Anacoloseae. L'étude de la répartition spatio-temporelle de ces taxons en fonction du climat a permis de proposer des voies de migration possibles depuis le Maestrichtien.

Si l'origine exacte des Anacoloseae ne peut être établie du fait de l'absence de fossiles antérieurs au Maestrichtien, nous savons qu'elles préféraient croître en climat tropical ou sub-tropical humide. Au Paléocène, ces conditions étaient présentes dans toute la zone à *Normapolles* qui s'étendait depuis la Sibérie jusqu'à l'Ouest des USA. A l'Eocène elles sont signalées en Australie et en Nouvelle-Zélande, sous climat tempéré chaud et humide et sous les tropiques (Sud-Est asiatique, Afrique, Amérique du Sud). La colonisation du Sud-Est asiatique a pu se faire à partir de formes paléocènes européennes qui auraient migré le long de la bordure Nord de la Téthys. Elles ont colonisé le sous-continent indien lors de sa collision avec la plaque eurasiatique, au cours de l'Eocène moyen. Entre l'Eocène et l'Oligocène, elles disparaissent de toutes les régions à climat frais, à l'exception de la Nouvelle-Zélande où on les trouve encore à la fin du Miocène. Au cours du Pliocène, *Anacolosidites* disparaît de Nouvelle-Zélande. Actuellement, il subsiste dans la zone paléotropicale sous la forme des genres *Anacolosa* et *Phanerodiscus*. La colonisation de Madagascar ne peut être datée avec précision, mais les données paléoclimatiques suggèrent une migration entre l'Eocène et le Miocène.

Les données paléobotaniques font remonter les Santalales primitives (Olacaceae autotrophes), au Campanien (-71 à -83 Ma), alors que les Anacoloseae hémiparasites sont déjà présentes au Maestrichtien (65-71 Ma).

Les estimations établies avec la méthode NPRS (*Non Parametric Rate Smoothing*, égalisation non paramétrique des taux) d'après les variations du taux d'évolution moléculaire des gènes *rbcL* et 18S, ont permis de préciser les âges des différents groupes d'Olacaceae et de Santalales. Elles font remonter la divergence des Santalales entre -90 et -118 Ma (Aptien - Albien). Les formes autotrophes et hémiparasites sont apparues quasiment simultanément. Cette découverte constitue un autre résultat original de notre étude. Cette analyse met en évidence une radiation des tribus au cours du Crétacé. Au Crétacé supérieur, les genres *Ximenia* et

Ptychopetalum se seraient séparés du reste de leurs tribus respectives. Entre l'Eocène et l'Oligocène, une seconde phase de diversification est à l'origine de la plupart des genres actuels.

Dans les tribus des Anacoloseae et des Couleae, les genres américains sont groupes-frères des genres africains et asiatiques, cette disjonction étant estimée au Paléocène. Dans ces mêmes tribus, ainsi que dans les « Strombosieae », la distinction entre les taxons asiatiques et africains est estimée à l'Eocène moyen. Ces datations concordent avec les données paléobotaniques et sont corrélées avec le refroidissement de l'hémisphère nord au cours de l'Eocène, suite à l'ouverture des mers de Norvège et du Groenland. Ce refroidissement ayant conduit à la migration vers le Sud (et vers les tropiques actuels) des flores paléocènes tropicales d'Europe et d'Amérique du Nord.

Les phénomènes de spéciation semblent corrélés avec divers événements géologiques et climatiques et expliqueraient la distribution bipolaire de certains genres.

D'après les analyses NPRS, les genres *Heisteria* (une espèce américaine et une espèce africaine), et *Olax* (une espèce africaine, deux espèces australiennes, y compris *Dulacia* une espèce sud-américaine), ont un âge minimum compris entre 25 et 35 millions d'années. Dans les deux cas, la disjonction entre les espèces africaines et sud-américaines remonterait au minimum à 30 Ma ; elle est largement postérieure à la séparation des continents africain et sud-américain. D'un point de vue paléo-océanographique cette disjonction est contemporaine d'une réorganisation des courants de surface dans l'Atlantique Sud. Ainsi le genre sud-américain *Dulacia* pourrait avoir une origine africaine (à partir d'*Olax* africains), alors que les espèces africaines d'*Heisteria* auraient des ancêtres sud-américains. Il s'agirait donc de deux phénomènes post-oligocènes de dispersion à longue distance. La présence du genre *Heisteria* en Amérique centrale implique une migration récente, postérieure à 3 Ma, si l'on considère que la spéciation a eu lieu au cours ou après la fermeture de l'Isthme de Panama (Burnham & Graham 1999). De manière similaire, les espèces asiatiques du genre *Strombosia* seraient issues de formes ancestrales africaines qui auraient migré au cours de l'Oligocène. La présence du genre *Tetrastylidium*, le seul genre de la tribu des « Strombosieae » en Amérique du Sud, s'explique aussi par un phénomène de dispersion à longue distance à partir d'ancêtres africains apparentés au genre *Diogoa*.

Dans le genre pantropical *Olax* (*Dulacia* inclus), la séparation entre les *Olax* australiens et le reste du genre est concomitante avec la collision entre la plaque australienne et la plaque eurasiennne au niveau de la ligne de Wallace au cours de l'Oligocène. La présence de leur ancêtre supposé, sous la forme du morphogène *Olaxipollis* dans l'Eocène européen indiquerait plutôt une migration depuis l'Europe vers le Sud-Est asiatique puis vers l'Australie après la collision des plaques plutôt que l'inverse. En Australie la diversification d'*Olax* serait récente (à peu près 15 Ma). Elle semble correspondre aux modifications écologiques drastiques observées à la fin du Miocène avec la réduction de l'aire de *Nothofagus* et des taxons "tropicaux", et un développement des forêts sèches à Myrtaceae. Ces hypothèses sont les premières proposées pour la famille des Olacaceae.

La synthèse des données phylogénétiques, paléobotaniques, biologiques et écologiques met en évidence une diversification précoce des différents genres actuels (entre l'Oligocène et le Miocène). Pour les taxons autotrophes cette diversification est associée avec des particularités biologiques liées au cycle reproductif, en favorisant soit la dispersion des fruits (structures accrescentes attractives autour du fruit) dans le cas d'*Heisteria* (34 espèces) soit la dioécie (*Octoknema*, 9 espèces). Dans le cas du genre hémiparasite *Olax*, la combinaison de structures accrescentes autour du fruit et de staminodes avec tendance à l'hétérostylie des fleurs pourrait avoir

influencé la spéciation (43 espèces, *Dulacia* inclus), des mouvements tectoniques comme la collision des plaques australienne et eurasienne auraient également joué un rôle. Dans le genre *Ximenia* (hémiparasite, 10 espèces), la tendance à la dioécie pourrait également expliquer la diversité spécifique.

L'ensemble de ces données a permis de dresser un portrait de l'ancêtre de l'ensemble des Santalales hémiparasites. Ce taxon aurait vécu en Gondwanie entre l'Aptien et l'Albien (Crétacé inférieur) sous un climat tropical humide. Compte tenu de l'incertitude quant au clade le plus primitif des Olacaceae hémiparasites, cet ancêtre aurait pu être soit un arbre de grande taille (plus de 20 mètres de haut), à petites fleurs (moins de 1 cm de long), à fruit de plus de 5cm de diamètre, et vivant dans les zones jamais inondées de forêt tropicale, soit un arbuste ou un petit arbre (moins de 15 mètres de haut), à fleurs développées (plus de 1 cm de long), à fruit d'environ 2 cm de diamètre, et poussant en forêt tropicale ou dans des savanes arborées. Jusqu'à présent aucune hypothèse n'avait été proposée sur l'apparition de l'hémiparasitisme dans l'ordre des Santalales. Notre étude a permis pour la première fois de déduire les caractéristiques biologiques et écologiques de l'ancêtre de toutes les Santalales hémiparasites.

Bibliographie

- ASKIN R. A. 1989. Endemism and heterochroneity in the Late Cretaceous (Campanian) to Paleocene palynofloras of Seymour island, Antarctica: implications for origins, dispersal and palaeoclimates of southern floras. *in* J. A. CRAME ed. *Origins and evolution of the antarctic biota*, Geological society special publications 47 pp. 107-119. London, Geological society
- BAAS P., E. VAN OOSTERHOUD & C. J. L. SCHOLTES. 1982. Leaf anatomy and classification of the Olacaceae, *Octoknema*, and *Erythralum*. *Allertonia* 3: 155-210
- BRETELIER J. F., P. BAAS, F. D. BOESEWINKEL, F. BOUMAN & D. LOBREAU-CALLEN. 1996. *Engomegoma* Bretelier (Olacaceae) a new monotypic genus from Gabon. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 118: 113-132
- BURNHAM R. J. & A. GRAHAM. 1999. The history of neotropical vegetation: new developments and status. *Annals of the Missouri botanical garden* 86: 546-589
- ENGLER A. 1894. Olacaceae. *in* A. ENGLER ed. *Natürlichen Pflanzenfamilien* 3(1) pp. 231-242. Berlin, Borntraeger
- ENGLER A. 1897. Olacaceae. *in* A. ENGLER & K. PRANTL eds. *Natürlichen Pflanzenfamilien Nachträge zu Teil II.-IV.* pp. 144-149. Berlin, Borntraeger
- FAGERLIND F. 1948. Beiträge zur kenntnis der gynaceummorphologie und phylogenie der Santalales - familien. *Svensk botanisk tidskrift utgifven af svenska botaniska föreningen* 42: 195-229
- FEUER S. M. 1977. *Pollen morphology and evolution in the Santalales s.s. a parasitic order of flowering plants*. PhD. university of Massachusetts, Amherst. xviii, 427 pp.
- GAGNEPAIN F. 1910. Comment faut-il comprendre la famille des Olacacées ? *Bulletin de la société botanique de France* 57: 373-380
- KRUTZSCH W. 1989. Paleogeography and historical phytogeography (paleochorology) in the Neophyticum. *Plant Systematics and Evolution* 162: (5-61) 26-29
- KUIJT J. 1968. Mutual affinities of santalalean families. *Brittonia* 20: 136-147
- KUIJT J. 1969. *The biology of parasitic flowering plants*. Berkeley: University of California press
- LOBREAU-CALLEN D. 1980. Caractères comparés du pollen des Icacinaceae et des Olacaceae. *Adansonia, série 2* 20: 29-89
- LOBREAU-CALLEN D. 1982. Structures et affinités polliniques des Cardiopterygaceae, Dipentodontaceae, Erythralaceae et Octoknemataceae. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 103: 371-412
- MULLER J. 1981. Fossil pollen records of extant Angiosperms. *Botanical review* 47: (1-147) 183-184
- NICKRENT D. L. 1991. Molecular phylogenetic studies of santalales with reference to parasitic and autotrophic olacaceae. *American journal of botany* 78: 205-206
- NICKRENT D. L. & R. J. DUFF. 1996. Molecular studies of parasitic plants using ribosomal RNA. *in* M. T. MORENO, J.I. CUBERO, D. BERNER, D. JOEL, L. J. MUSSELMAN & C. PARKER eds. *Advances in parasitic plant research*: 28-52. Cordoba: Junta de Andalucía, Direccion General de Investigation Agraria
- NICKRENT D. L., R. J. DUFF, A. E. COLWELL, A. D. WOLFE, N. D. YOUNG, K. E. STEINER & C. DEPHAMPHILIS. 1998. Molecular phylogenetic and evolutionnary studies of parasitic plants. *in* D. SOLTIS, P. SOLTIS & J. DOYLE eds. *Molecular systematics of plants II DNA sequencing* pp. 211-241. Boston, Kluwer Academic Publishers
- RAVEN P. H. & D. I. AXELROD. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri botanical garden* 61: 539-673

- REED C. F. 1955. The comparative morphology of the Olacaceae, Opiliaceae and Octoknemaceae. *Memorias de sociedade broteriana* 10: 29-79
- SLEUMER H. O. 1984a. Olacaceae. in C. G. G. J. VAN STEENIS ed. *Flora Malesiana Ser. 1* 10 part 1 pp. 1-29. La Hague, Boston, London, Martinus Nijhoff pub
- SLEUMER H. O. 1984b. *Olacaceae*. Flora Neotropica monograph 38. New York: New York Botanical Garden. 160 pp.
- VAN DEN OEVER L. 1984. Comparative wood anatomy of the Olacaceae. *Pacific Regional Wood Anatomy Conference*: 177-178. Tsukuba:
- VAN TIEGHEM P. 1896. Sur les phanérogames a ovule sans nucelle, formant le groupe des innucellées ou santalinées. *Bulletin de la société botanique de France* 43: 543-577
- VAN TIEGHEM P. 1897. Sur les phanérogames sans graines, formant la division des inséminées. *Bulletin de la société botanique de France* 44: 99-139
- WHEELER E. A. & T. M. LEHMAN. 2000. Late cretaceous woody dicots from the Aguja and Javelina formations, Big Bend national park, Texas, USA. *IAWA Journal* 21: 83-120
- WIGGINS V. D. 1982. *Expressipollis striatus* n.sp. to *Anacolosidites striatus* n.sp. an upper cretaceous example of suggested pollen aperture evolution. *Grana* 21: 39-49

Valéry Malécot
Equipe Classification, évolution et biosystématique (EA 1536)
Laboratoire de paléobotanique et paléoécologie
Université Pierre et Marie Curie
12, rue Cuvier
75005 Paris