

F. HALLÉ

**ÉTUDE BIOLOGIQUE
ET MORPHOLOGIQUE
DE LA TRIBU
DES GARDÉNIÉES**

(Rubiacées)



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

CENTRE O.R.S.T.O.M. D'ADIOPODOUMÉ — ABIDJAN



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

CATALOGUE SOMMAIRE des Publications ⁽¹⁾

DIFFUSION - VENTES

Tant pour les abonnements aux revues périodiques que pour l'achat d'ouvrages ou de cartes, il convient d'adresser les commandes impersonnellement à :

Monsieur le Chef du Service Central de Documentation de l'O.R.S.T.O.M.,
70-74, route d'Aulnay — 93 - BONDY.

Les paiements seront effectués par virements ou chèques postaux, au profit de :

Régisseur des Recettes et Dépenses des S.S.C. de l'O.R.S.T.O.M.,
70-74, route d'Aulnay — 93 - BONDY.
C.C.P. 9152-54 PARIS.

Exceptionnellement, achat au comptant possible auprès de :

l'O.R.S.T.O.M. - Bibliothèque Annexe,
24, rue Bayard — PARIS (8^e).

I. ANNUAIRE HYDROLOGIQUE

Première série de 1949 à 1959. 1 volume entoilé :

France 55 F ; Étranger 60 F.

Nouvelle série depuis 1959.

En deux tomes : Tome I. États africains d'expression française et République Malgache.

Le volume relié, 18 × 27 :

France 70 F ; Étranger 75 F.

Tome II. Territoires et départements d'Outre-Mer.

Le volume relié, 18 × 27 :

France 16 F ; Étranger 22 F.

II. BULLETINS ET INDEX BIBLIOGRAPHIQUES (format rogné : 21 × 27, couverture bleue)

— Bulletin bibliographique de Pédologie.
Trimestriel.

Abonnement : France 55 F ; Étranger 60 F.

— Bulletin signalétique d'Entomologie médicale et vétérinaire.
Mensuel.

Abonnement : France 55 F ; Étranger 60 F. Le numéro 6 F.

— Index bibliographique de Botanique tropicale.
Semestriel.

Abonnement : France 10 F ; Étranger 11 F. Le numéro 6 F.

III. CAHIERS O.R.S.T.O.M. (format rogné : 21 × 27, couverture jaune)

a) *Séries trimestrielles.*

Cahiers ORSTOM. Série Pédologie.

Cahiers ORSTOM. Série Océanographie.

Cahiers ORSTOM. Série Sciences humaines.

Cahiers ORSTOM. Série Hydrologie (2).

Cahiers ORSTOM. Série Entomologie médicale (2).

Abonnement : France 70 F ; Étranger 75 F. Le numéro 20 F.

b) *Séries non encore périodiques.*

Cahiers ORSTOM. Série Géophysique.

Cahiers ORSTOM. Série Physiologie des Plantes tropicales cultivées (3).

Cahiers ORSTOM. Série Biologie (3).

Prix selon les numéros.

(1) Tous renseignements complémentaires dans le catalogue général des publications de l'ORSTOM, à demander : SCD - 70-74, route d'Aulnay, Bondy.

(2) Ces séries sont devenues périodiques à partir du 1^{er} janvier 1967.

(3) La série Physiologie des Plantes tropicales cultivées a été suspendue le 1^{er} janvier 1966, mais l'orientation qui était la sienne se retrouve parmi d'autres, dans la nouvelle série : BIOLOGIE, des Cahiers de l'ORSTOM, créée, elle, à cette même date.

MÉMOIRE ORSTOM n° 22

Francis HALLÉ
Docteur ès Sciences Naturelles

**ÉTUDE BIOLOGIQUE ET MORPHOLOGIQUE
DE LA TRIBU DES GARDÉNIÉES (RUBIACÉES)**

O. R. S. T. O. M.
PARIS
1967

**ÉTUDE BIOLOGIQUE ET MORPHOLOGIQUE
DE LA TRIBU DES GARDÉNIÉES (RUBIACÉES)**

A mon frère, Nic.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction	11
Matériel et techniques	13
Etude descriptive de la tribu des Gardéniées	
CHAPITRE PREMIER — Structure interne de la tribu	17
A. Importance numérique	
B. Liste des genres ; genres centraux et genres marginaux	
CHAPITRE II — Répartition géographique et écologique des Gardéniées	21
A. Les forêts intactes	
B. Les forêts secondaires	
C. Les galeries forestières	
D. Les marais	
E. Les savanes et les steppes	
F. Les formations littorales ; bush xérophiles et mangroves	
CHAPITRE III — L'appareil végétatif des Gardéniées	25
A. Les formes biologiques	25
1. Les grands arbres	
2. Les petits arbres	
3. Les lianes	
4. Les épiphytes	
5. Autres formes biologiques	
B. Quelques exemples d'architectures végétatives	26
1. Un arbre monocaule typique : <i>Pentagonia gigantifolia</i> Ducke	27
2. Un arbre à rameaux phyllomorphiques : <i>Schumanniphyton magnificum</i> (K. Schum) Harms	31
a) La germination ; les stades de jeunesse ; les cérocystes	
b) Le rameau phyllomorphique de la plante jeune, avant la floraison	
c) L'ontogenèse du rameau phyllomorphique chez l'arbre « adulte »	
3. Un autre arbre à rameaux phyllomorphiques : <i>Duroia aquatica</i> (Aubl.) Brem. . .	43
4. Un arbre à branches plagiotropes linéaires : <i>Schumanniphyton problematicum</i> (A. Chev.) Aubr.	44
a) Les stades de jeunesse ; l'axe orthotrope ; les racines	
b) Le rythme saisonnier ; dynamique de la croissance	
c) Structure et biologie de la branche plagiotrope	
d) Valeur morphologique du segment d'allongement annuel	

e) Le bourgeon apical de l'axe orthotrope	
f) L'endophyte ; l'infestation et la transmission	
g) Une incidence taxonomique. Le problème du démembrement du genre <i>Schumanniphyton</i> Harms	
5. Un arbre à branches plagiotropes linéaires : <i>Massularia acuminata</i> (Benth.) Bullock ex Hoyle	66
a) La germination ; l'axe orthotrope ; le rythme de croissance	
b) Les axes plagiotropes. Etude descriptive	
c) Les axes plagiotropes. Etude expérimentale	
d) Comparaison avec d'autres genres	
6. Un arbre à branches plagiotropes dichasiales : <i>Rothmannia hispida</i> (K. Schum.) Fagerlind	69
a) Les axes plagiotropes. Etude descriptive	
b) Comparaison avec d'autres espèces du genre <i>Rothmannia</i>	
c) Comparaison avec d'autres genres	
7. L'organisation végétative d'une Gardéninée lianescente : <i>Atractogyne bracteata</i> (Wernham) Hutch. et Dalz.	71
a) Les axes principaux à croissance monopodiale	
b) Les rameaux latéraux à croissance sympodiale	
8. Un arbre à branches plagiotropes monopodiales et monocarpiques : <i>Bertiera racemosa</i> (G. Don) K. Schum.	75
9. Les Gardéninées à épines de régions sèches	77
a) <i>Gardenia ternifolia</i> Schum. et Thonn.	
b) <i>Xeromphis spinosa</i> (Thunb.) Keay	
c) <i>Catesbaea parviflora</i> Swartz ; <i>Catesbaea spinosa</i> L.	
d) <i>Phyllacantha grisebachiana</i> Hook. F.	
10. Une Gardéninée épiphyte : le cas du genre <i>Hillia</i> Jacq.	84
C. L'appareil végétatif : essai de synthèse	85
1. Les axes orthotropes	85
2. Les axes latéraux plagiotropes	85
a) Répartition	
b) Origine ; propriétés structurales et biologiques	
c) Modes de croissance	
3. Les axes inflorescentiels	88
4. Les feuilles	89
a) Phyllotaxie	
b) Dimensions foliaires	
c) Durée de vie des feuilles	
d) Forme du limbe	
5. Les stipules et les cérocystes	94
a) Localisation des cérocystes	
b) Ontogenèse, anatomie et cytologie du cérocyste	
c) Nature chimique de la sécrétion	
d) Mécanisme de la sécrétion	

e) Rôle biologique	
f) Répartition taxonomique des cérocystes	
g) Hypothèses concernant la nature morphologique du cérocyste	
6. La myrmécophilie chez les Gardéniées	99
a) Structures myrmécophiles raméales	
b) Structures myrmécophiles foliaires	
7. Les nombres chromosomiques	102
CHAPITRE IV — L'appareil reproducteur des Gardéniées	103
A. Morphologie florale	103
1. Le calice	103
2. La corolle	105
a) Dimensions	
b) Symétrie florale	
c) Préfloraison	
d) Pléiomérie et méiomérie	
3. L'androcée et le pollen	108
a) Grains simples (monades)	
b) Tétrades	
c) Polyades	
4. Le gynécée ; étude morphologique générale	109
a) Anatomie et cytologie de l'ovule	
b) Le placenta ; les divers modes de placentation	
— la placentation pariétale	
— la placentation axile typique	
— une variante de la placentation axile ; la placentation diffuse	
c) Le trajet des tubes polliniques	
B. Les fruits et les graines	123
C. Biologie florale	125
1. L'autofertilité	125
2. Mécanismes et structures s'opposant à l'autofécondation	126
a) Attraction d'animaux vecteurs du pollen	
b) La protandrie	
c) Une forme améliorée de la protandrie : le mécanisme ixoroïde	
d) L'unisexualité florale	
e) La projection du pollen : cas du genre <i>Posoqueria</i> Aubl.	
Conclusion : essai phyllogénétique	133
I — Phytogéographie et écologie	133
II — Les types biologiques	134
III — La morphologie de l'appareil végétatif	136
a) Le degré de ramification	
b) Les dimensions et les formes foliaires	
IV — La morphologie et la biologie des fleurs	137

BIBLIOGRAPHIE	139
INDEX DES NOMS DE PLANTES VASCULAIRES CITÉS DANS LE TEXTE	143
PHOTOGRAPHIES HORS TEXTE	145

INTRODUCTION

Ce travail est essentiellement une étude de la morphologie et de la biologie des Rubiacées de la tribu des Gardéniées. Il s'inscrit dans une enquête plus générale sur les Rubiacées tropicales qui nous a été confiée, en 1960, par Monsieur le Professeur MANGENOT, au centre ORSTOM d'Adiopodoumé-Abidjan (Côte d'Ivoire). Les Rubiacées constituent une famille immense, prodigieusement diverse, et riche de faits biologiques et morphologiques intéressants ; c'est l'un des éléments les plus importants de la flore des tropiques, et l'un des plus caractéristiques.

Au cours de cette enquête, nous avons réuni des documents sur plus de 200 espèces, réparties en 90 genres et 15 tribus. L'unité taxonomique de la tribu s'étant révélée extrêmement naturelle et satisfaisante pour une étude biologique, nous l'avons utilisée comme cadre dans ce travail d'exploration. Nos observations ont porté d'abord sur les tribus herbacées (Psychotriées pro parte, Spermacocées, Oldenlandiées), puis les Mussaendées, qui ont fait l'objet d'une première publication (1961) et les Gardéniées, qui nous révélaient une série de structures végétatives et florales inédites.

Notre attention s'est centrée sur les Gardéniées lorsque nous avons compris que cette tribu contenait les plus primitives des Rubiacées actuelles, et que l'étude de ces formes archaïques aidait puissamment à la compréhension des groupes modernes. Peu à peu, nous sommes arrivés à la conviction que la tribu des Gardéniées occupait, dans la famille des Rubiacées, une place très particulière : de toutes les tribus qui composent cette immense famille, elle est, pensons-nous, la plus primitive. Une telle situation, au point de départ de la phylogenèse des Rubiacées, confère à cette tribu une grande importance théorique qui justifie l'étude que nous présentons ici.

Dès le début de cette étude, nous avons été vivement intéressés par les structures végétatives des Gardéniées arborescentes, et nous avons effectué de nombreuses observations relatives à l'architecture de ces arbres. Plus récemment, nous avons tenté d'élargir ces observations, d'abord à d'autres tribus de Rubiacées, puis à d'autres familles d'arbres tropicaux : c'est là un domaine de recherches nouveau et intéressant, où nous pensons développer, dans l'avenir, l'observation et l'expérimentation.

Le plan de l'ouvrage est simple : il comprend tout d'abord une étude descriptive, conçue de façon aussi large que possible, afin qu'aucun point important de la biologie ou de la morphologie du groupe ne reste totalement dans l'ombre : l'écologie, la répartition géographique, les formes biologiques, la morphologie végétative et florale, la biologie sexuelle enfin, ont été successivement étudiées. Dans cette partie descriptive, qui constitue l'essentiel de l'ouvrage, nous nous sommes volontairement abstenus de toute interprétation phylogénétique, pour nous en tenir très strictement aux faits.

Dans la conclusion, nous avons tenté, en utilisant ces faits, de montrer que les Gardéniées sont bien des Rubiacées primitives ; nous avons tenté également de comprendre comment les autres tribus ont pu apparaître et se différencier à partir de ce groupe archaïque. C'est donc par un « Essai de phylogenèse » que se termine notre étude.

Bien qu'il ne s'agisse pas d'un travail de systématique, au sens classique de ce terme, nous souhaitons vivement que le présent mémoire puisse servir à améliorer la systématique des Gardéniées, en précisant les limites et la structure interne de cette tribu, et ses liens avec les tribus voisines. Mais nous souhaitons surtout montrer l'intérêt que présente, au plan de la connaissance biologique générale, l'étude d'un grand groupe de plantes ligneuses tropicales.

Je suis heureux d'adresser ici, mes remerciements à tous ceux qui m'ont aidé ou encouragé dans la réalisation de ce travail.

Je voudrais, en premier lieu, remercier Monsieur le Professeur MANGENOT, mon Maître, pour les enseignements que j'ai reçus de lui pendant la préparation de la licence et du certificat de Botanique Tropicale. Je voudrais le remercier de m'avoir confié ce sujet d'études, et de m'avoir toujours conseillé avec bienveillance dans mon travail. Je voudrais, surtout, qu'il sache combien je lui suis reconnaissant de m'avoir donné accès au monde merveilleux des Tropiques. Que ce très modeste travail lui apporte un gage de mon affectueuse gratitude.

Que Monsieur le Professeur CAMUS, Directeur Général de l'ORSTOM, veuille bien trouver ici l'expression de ma respectueuse gratitude pour l'aide précieuse qui m'a été constamment prodiguée, tout au long de la réalisation de ce travail, au centre ORSTOM d'Adiopodoumé-Abidjan. Je considère les Centres de l'ORSTOM sous les Tropiques comme des lieux privilégiés pour toutes les recherches de Biologie végétale, et je souhaite vivement que tous mes collègues botanistes en prennent conscience.

Je remercie respectueusement Monsieur le Professeur AUBREVILLE et Monsieur le Professeur SCHNELL, qui ont tant contribué, par leurs enseignements et leurs écrits, à ma formation de botaniste.

Je remercie tout particulièrement Monsieur le Professeur NOZERAN de m'avoir communiqué le goût de la recherche expérimentale. Je regrette de n'avoir pas pu donner au présent travail une orientation résolue dans ce sens, mais je lui promets que ses conseils et ses enseignements ne resteront pas inutiles.

Monsieur le Doyen LENEUF m'a grandement aidé lorsqu'il était Directeur du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé ; il a bien voulu présider le Jury de cette Thèse ; je sais tout ce que je lui dois et l'en remercie très vivement.

Monsieur le Recteur Renaud PAULIAN donne à ce Jury l'éclat de sa haute autorité et de sa très grande expérience des problèmes de biologie tropicale. J'en suis infiniment touché et lui exprime ma profonde gratitude.

A Edouard ADJANOHOON, Professeur à la Faculté des Sciences d'Abidjan, qui m'a aidé si efficacement lors de la préparation de ce mémoire et qui a bien voulu faire partie de mon Jury, j'adresse mes remerciements sincères.

Monsieur le Professeur JOHNSON, qui a bien voulu faire partie de mon Jury, trouvera ici l'expression de mes remerciements.

Le Docteur E.J.H. CORNER, Professeur à Cambridge, a droit à ma reconnaissance pour m'avoir fait bénéficier de ses conseils et de son incomparable expérience des plantes tropicales. J'espère qu'il pourra trouver, dans mon travail, quelques arguments en faveur de ses théories.

J'adresse, enfin, mes remerciements à tous mes amis botanistes tropicaux, et à ceux qui m'ont aidé au laboratoire ou sur le terrain, Jean-Louis GUILLAUMET, Georges CREMERS, Guédé LOROUGNON, Gladys ANOMA, Laurent AKÉ ASSI, Jean HOOCK, Jacques DUVAL, Michèle KERVRAN, Michèle PEYRIÈRE, Marie-Françoise PRÉVOST, et Marie-Françoise HUTTEL. Qu'ils veuillent trouver ici l'expression de ma reconnaissance et de ma fidèle amitié.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Ce travail a été principalement effectué sur des plantes appartenant à la flore de l'Ouest africain, parfois aussi à la flore de la Guyane française et des Antilles. Chaque espèce a fait l'objet, dans la mesure du possible, d'observations sur le terrain, de dissections au laboratoire et de récoltes d'herbiers qui ont été déposés, soit à l'Institut d'Adiopodoumé, soit dans les collections du laboratoire de Phanérogamie du Muséum de Paris. Lorsque cela a été possible, ces plantes ont également été suivies en culture, sous abri ou en Jardin Botanique.

Les techniques utilisées ont toujours été très simples : examen direct des plantes, dissections sous la loupe binoculaire ou le microscope. Les structures les plus délicates (ovaires et ovules, apex végétatif, etc.) ont été étudiées sur des coupes sériées, après fixation au Navachine, inclusion en paraffine, et coloration au Feulgen-Vert lumière ou à l'Hématoxyline. Pour les études des pollens, ce sont les techniques classiques de WOODHOUSE et d'ERDTMAN qui ont été utilisées.

Les planches qui illustrent notre texte ont pour la plupart été établies d'après des documents (dessins et photographies) relevés sur du matériel vivant. Même pour les structures microscopiques, étudiées sur du matériel fixé et déshydraté, ce sont les contours et les volumes des tissus vivants qui ont été figurés.

D'une façon générale, nous avons adopté un style de dessin semi-schématique qui respecte mieux les structures étudiées que des détails spécifiques tels que la texture des limbes, la pilosité, etc. Toutefois, pour que nos illustrations restent utilisables sur le plan systématique, nous avons toujours indiqué la référence d'herbier qui correspond à chaque figure. A ce sujet, les abréviations utilisées sont :

ADIO : herbier du centre ORSTOM d'Adiopodoumé - Abidjan (Côte d'Ivoire). Les récoltes déposées dans cet herbier sont, pour la plupart, celles du botaniste africain Laurent AKÉ ASSI, le meilleur spécialiste actuel de la systématique des plantes ivoiriennes.

P : herbier du Muséum de Paris.

BR : herbier du Jardin Botanique de Bruxelles.

MO : herbier du Missouri Botanical Garden (USA).

K : herbier de Kew.

Nos planches groupent fréquemment des figures réalisées à des échelles différentes. Pour éviter les confusions, nous n'avons généralement pas fait figurer ces échelles sur la planche elle-même. Elles ont été remplacées par l'indication d'une ou plusieurs mensurations caractéristiques, dans la légende de chaque figure.

ÉTUDE DESCRIPTIVE DE LA TRIBU DES GARDÉNIÉES

CHAPITRE PREMIER

STRUCTURE INTERNE DE LA TRIBU

A — Importance numérique

Depuis les travaux de HIERN (1877), de MARTIUS, EICHLER et URBAN (1881-89) et de K. SCHUMANN (1897), on sait que la tribu des Gardéniées est la plus importante, au point de vue de la richesse générique, de toute la famille des Rubiacées. MARTIUS, EICHLER et URBAN y dénombrent 49 genres ; Karl SCHUMANN porte ce nombre à 54. L'énorme tribu des Psychotriées elle-même a une richesse générique bien inférieure (30 genres environ).

Pourtant, au point de vue de la richesse spécifique, les Gardéniées n'occupent que la deuxième place, après les Psychotriées. Ces deux tribus sont composées de façons totalement différentes : tandis que les Psychotriées comprennent un nombre énorme d'espèces réparties en peu de genres, chez les Gardéniées, au contraire, en dehors de quelques genres importants, généralement pantropicaux (*Gardenia*, *Randia*, *Rothmannia*, *Bertiera*), la majorité des genres comptent un tout petit nombre d'espèces, plusieurs étant même monospécifiques.

Nous partageons entièrement l'idée de WILLIS (1949) pour qui la tribu des Gardéniées semble douée d'un pouvoir exceptionnel de différenciation de genres minuscules.

B — Liste des genres ; genres centraux et genres marginaux

Nous donnons ci-dessous une liste de genres appartenant à la tribu des Gardéniées. Par suite du point de vue qui a présidé à son élaboration, cette liste ne représente pas la totalité de la tribu ; elle ne comporte, en effet, que les genres dont nous avons pu vérifier par nous-mêmes l'appartenance tribale, soit par l'étude de figures ou de descriptions suffisamment précises, soit par l'examen direct des plantes. Nous en avons volontairement écarté tous les genres dont nous n'avons pas pu acquérir une connaissance suffisante.

Parmi les genres cités par RICHARD (1829), par BAILLON (1880), par SCHUMANN (1897), comme appartenant à la tribu des Gardéniées, nous en avons éliminé plusieurs, soit parce qu'ils nous étaient restés inconnus, soit parce que nous étions en désaccord avec les auteurs en ce qui concerne l'affectation tribale de ces genres. Les techniques nouvelles d'investigation nous ont amenés, dans ce cas, à modifier les classifications anciennes, fondées presque exclusivement sur un nombre trop limité de caractères morphologiques et ne tenant pas suffisamment compte de la biologie des plantes. Si elle diffère considérablement des listes anciennes, notre liste sera par contre relativement proche de celles de HUTCHINSON (1931), de VERDCOURT (1958) et de KEAY (1958).

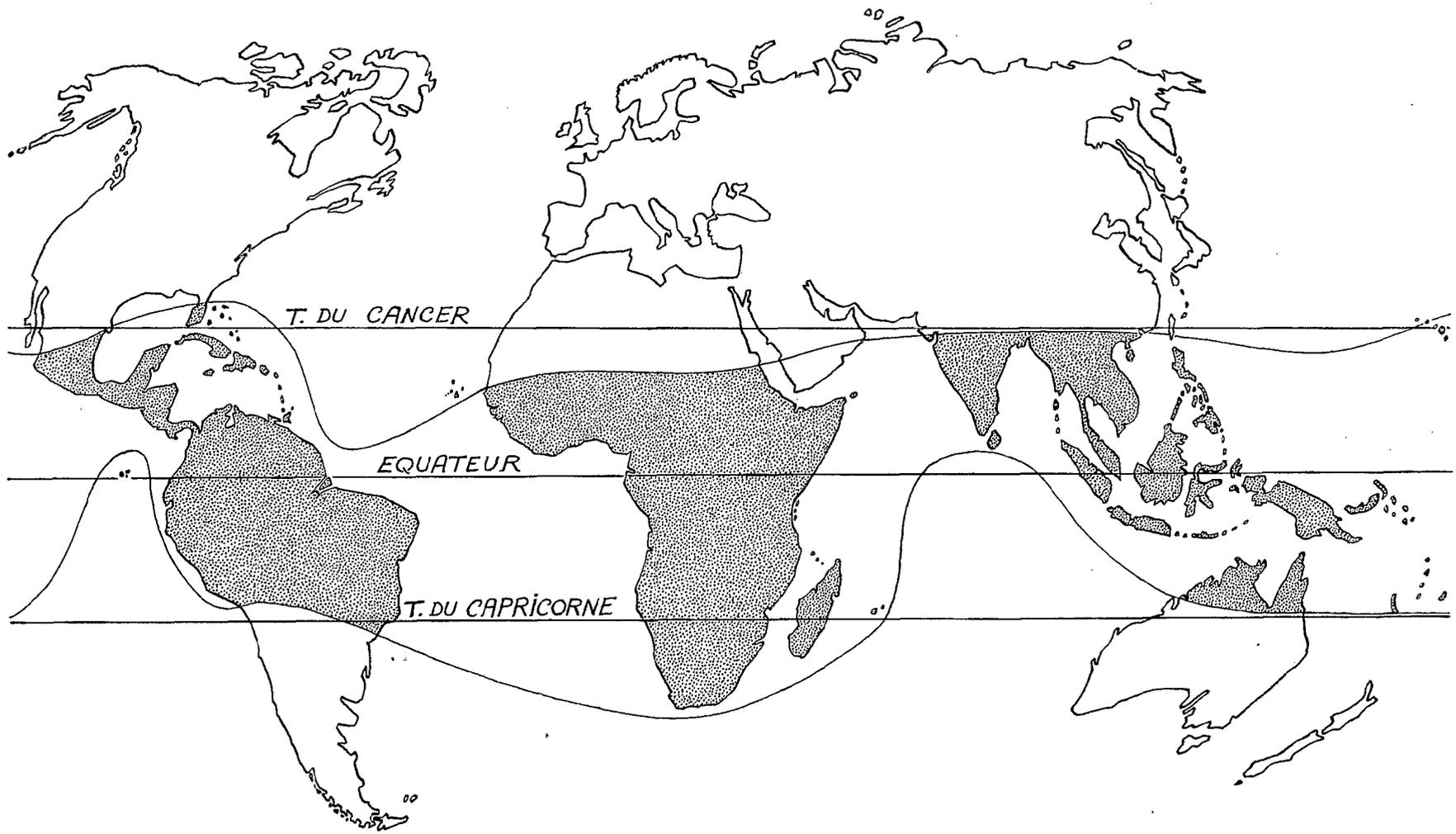
Cette méthode, qui consiste à laisser de côté les genres non observés, a l'inconvénient de réduire considérablement notre liste, car il est une quantité de genres, parfois fort importants, que nous n'avons pas pu voir ; mais elle a le très grand avantage de nous conduire à ne raisonner que sur des plantes que nous connaissons bien. Ces raisonnements, évidemment fragmentaires dans ces conditions, seront toujours fondés sur une connaissance personnelle des faits. Compte tenu des lacunes de nos connaissances, particulièrement en ce qui concerne la flore d'Asie Tropicale, nous estimons que la liste donnée ici couvre environ les deux-tiers de la tribu.

Nous avons établi une distinction, dans notre liste, entre les genres qui appartiennent de façon certaine et typique à la tribu des Gardéniées (GENRES CENTRAUX) et ceux qui constituent des intermédiaires entre les Gardéniées et les tribus voisines (GENRES MARGINAUX).

Parmi ces genres marginaux, certains, bien qu'excentriques par rapport au groupe central, font véritablement partie de la tribu des Gardéniées. D'autres sont « à mi-chemin » entre les Gardéniées et les tribus voisines (*Ixorées*, *Mussaendées*). Il est alors bien difficile, et bien artificiel, de leur donner une affectation tribale de façon catégorique ; et celle que nous leur donnons ici n'a qu'une valeur indicative. L'essentiel n'est pas de faire entrer, à tout prix, chaque genre dans une tribu, mais d'arriver à la compréhension des lignées phylogénétiques.

GENRES CENTRAUX	Nombre d'espèces (approximatif)	Origine
<i>Basanacantha</i> Hook.f.	16	Amérique centrale et tropicale : du Mexique au Paraguay.
<i>Brenania</i> Keay 1958	2	Afrique centrale : Nigéria, Cameroun, Gabon, Congo.
<i>Calochone</i> Keay 1958	2	Afrique centrale, Congo, Cameroun.
<i>Didymosalpynx</i> Keay 1958	5	Afrique tropicale : de la Guinée à l'Angola.
<i>Duroia</i> L.f.	20	Amérique tropicale : Guyanes, Brésil.
<i>Euclinia</i> Salisb. 1808	2	Afrique tropicale : de la Guinée à l'Angola.
<i>Gardenia</i> Ellis 1761	170	Afrique tropicale : du Soudan au Tanganyika. Également en Asie Tropicale : Malaisie, Polynésie, etc.
<i>Genipa</i> L.	6	Amérique tropicale : Guyanes, Brésil, Antilles.
<i>Massularia</i> (K. Sch.) Hoyle 1937	1	Afrique tropicale : de la Sierra Leone au Congo.
<i>Macrosphyra</i> Hook f. 1873	3	Afrique tropicale : du Sénégal à l'Ouganda.
<i>Oligocodon</i> Keay 1958	1	Afrique tropicale : de la Nigéria au Congo.
<i>Oxyanthus</i> D.C. 1807	20	Afrique tropicale : de la Guinée à l'Angola.
<i>Pentagonia</i> Benth. 1844	25	Amérique centrale et tropicale : du Mexique au Brésil.
<i>Polycoryne</i> Keay 1958	1	Afrique tropicale : de la Sierra Leone au Congo.
<i>Porterandia</i> Ridley 1940	14	Afrique centrale et orientale et aussi en Asie.
<i>Posoqueria</i> Aubl. 1775	10	Amérique tropicale : Brésil, Guyanes, Vénézuéla, Trinidad.
<i>Pseudogardenia</i> Keay 1958	1	Afrique tropicale : de la Nigéria au Congo.
<i>Randia</i> Houst. ex L. 1737	100	Amérique et Asie Tropicales : Malaisie, Polynésie, etc.

GENRES CENTRAUX	Nombre d'espèces (approximatif)	Origine
<i>Rothmannia</i> Thunb. 1776	24	Afrique, Asie et Amérique (?) tropicales.
<i>Schumannnophyton</i> Harms 1897	3	Afrique tropicale : de la Sierra Leone au Congo.
<i>Tocoyena</i> Aubl. 1775	12	Amérique tropicale : Brésil, Guyanes, Antilles.
<i>Xeromphis</i> Raf. 1838	7	Afrique : du Soudan au Cap. Asie : plateaux du Dekkan, sud de la Chine.
GENRES MARGINAUX		
<i>Aidia</i> Lour. 1970	13	Afrique, Asie.
<i>Atractogyne</i> Pierre 1897	3	Afrique tropicale : de la Côte d'Ivoire au Congo.
<i>Aulacocalyx</i> Hook f.	6	Afrique tropicale : de la Sierra Leone à l'Angola.
<i>Bertiera</i> Aubl.	52	Afrique et Amérique tropicales : Madagascar, Indonésie.
<i>Catesbaea</i> L.	12	Amérique centrale : Grandes Antilles, Bahamas.
<i>Dictyandra</i> Welw.	2	Afrique tropicale.
<i>Hillia</i> Jacq.	9	Amérique tropicale : Brésil, Guyanes, Antilles.
<i>Leptactina</i> Hook f.	25	Afrique tropicale.
<i>Morelia</i> A. Rich. ex D.C. 1830	1	Afrique tropicale : du Soudan au Congo.
<i>Phyllacantha</i> Hook. f. 1873	1	Amérique centrale : Cuba
<i>Sherbournia</i> G. Don 1855	12	Afrique tropicale occidentale : de la Guinée au Cameroun.



CHAPITRE II

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES GARDÉNIÉES

L'écologie des Gardéniées est bien connue en Afrique tropicale et équatoriale grâce aux travaux du Professeur A. AUBRÉVILLE (1950 et 1959). Mais, en dehors de ces territoires, nos connaissances sont extrêmement fragmentaires, aussi l'essai de synthèse que nous tentons ci-dessous aura-t-il grand besoin d'être complété et précisé.

La carte (Planche I) montre que les Gardéniées sont répandues dans toute la zone intertropicale d'Afrique, d'Amérique, d'Asie et d'Australie. WILLIS (1949) a montré l'existence de cette tribu, souvent sous la forme d'espèces endémiques, dans de nombreuses îles, et archipels, de la zone intertropicale (Fernando-Po, Madagascar, îles Seychelles, Ceylan, Indonésie, archipels océaniques, Nouvelle-Calédonie, îles Hawaï, Grandes et Petites Antilles, îles Bahamas).

A l'intérieur de la zone intertropicale, les Gardéniées habitent préférentiellement les formations végétales naturelles intactes ou peu dégradées.

A — Les forêts intactes

Le sous-bois et la strate arborescente inférieure de la forêt dense intacte de plaine ou d'altitude, ombrophile ou semi-décidue, constituent l'habitat principal de la tribu. C'est le biotope typique d'une grande quantité d'espèces, souvent même de genres entiers.

C'est l'habitat exclusif des genres suivants :

- *Atractogyne* de la Côte d'Ivoire au Congo.
- *Brenania* de la Nigéria au Congo.
- *Duroia* Amazonie brésilienne, Guyanes.
- *Euclinia* de la Guinée à l'Angola.
- *Hillia* Brésil, Guyanes, Antilles.
- *Posoqueria* Brésil, Guyanes, Vénézuéla, Trinidad.
- *Pseudogardenia* de la Nigéria au Congo.
- *Rothmannia* de la Sierra Leone à l'Angola ; aussi en Asie et en Amérique tropicale.

Pl. 1. — Répartition mondiale de la tribu des Gardéniées. On remarquera la répartition presque exclusivement intertropicale de la tribu. Cette carte a été établie principalement d'après l'ouvrage de WILLIS (1949). Ont été utilisés également : AUBRÉVILLE (1950 et 1959), HIERN (1877), RICHARD (1829), RILEY (1963). C'est une conception large de la tribu des Gardéniées qui a été adoptée ici, semblable à celle de SCHUMANN (1897).

- *Schumanniphyton* de la Sierra Leone à l'Angola.
- *Tocoyena* Amazonie brésilienne, Guyanes, Antilles.

D'autres genres, sans être exclusivement limités à la forêt dense intacte, y sont représentés par une ou plusieurs espèces ; citons par exemple les genres *Massularia*, *Oxyanthus* et *Bertiera* dont les espèces se partagent entre la forêt dense intacte et la forêt secondaire ; en Amérique tropicale, le genre *Genipa* manifeste une latitude écologique plus grande encore puisqu'on le rencontre en forêt dense humide comme en savane inondée ; quant au genre *Randia*, il existe à la fois en forêt dense et dans les formations sub-désertiques.

B — Les forêts secondaires

Le sous-bois des forêts secondaires abrite également des Gardéniées. Cependant le nombre des genres et des espèces y est certainement moins grand que dans les forêts primitives. Citons quelques exemples africains :

- *Aulacocalyx caudata* (Hiern) Keay de la Nigeria au Gabon.
- *Bertiera bracteolata* Hiern de la Sierra Leone au Cameroun.
- *Bertiera racemosa* (G. Don) K. Schum de la Sierra Leone au Cameroun.
- *Massularia acuminata* (G. Don) Bullock ex Hoyle. de la Sierra Leone au Congo.
- *Oxyanthus speciosus* D.C. de la Guinée au Cameroun.
- *Oxyanthus unilocularis* Hiern de la Sierra Leone au Cameroun.
- *Polycoryne fernandensis* (Hiern) Keay de la Sierra Leone à Fernando-Po.
- *Sherbournia bignoniiflora* (Welw.) Hua de la Sierra Leone à la Nigeria.
- *Leptactina densiflora* Hook. f. de la Sierra Leone au Congo.

Cette dernière espèce est typiquement héliophile. Elle est commune dans les friches, au bord des chemins, dans les lisières forestières, et elle a donc très exactement le même écologie que la majorité des espèces de la tribu des Mussaendées. Le genre *Leptactina* doit être considéré comme un genre marginal des Gardéniées, constituant un intermédiaire caractéristique entre cette tribu et celle, voisine, des Mussaendées.

C — Les galeries forestières

Un certain nombre de Gardéniées vivent dans les galeries forestières, à la faveur desquelles elles peuvent s'éloigner considérablement des massifs forestiers.

En Guyane française, c'est une des stations du *Genipa americana* L.

En Afrique, les galeries forestières sont habitées par :

- *Aidia genipiflora* (D.C.) Dandy de la Guinée au Cameroun.
- *Aulacocalyx laxiflora* Petit Congo, Katanga, Rhodésie.
- *Dictyandra arborescens* Welw... de la Sierra Leone au Congo.
- *Didymosalpynx abbeokutae* (Hiern) Keay de la Guinée au Congo.
- *Gardenia imperialis* K. Schum. du Sénégal au Tanganyika.
- *Gardenia tinneae* Kotschy et Heuglin Soudan anglo-égyptien.
- *Macrosphyra longistyla* Hook. f. du Sénégal au Gabon.

- *Morelia senegalensis* A. Rich. du Soudan au Congo.
- *Macrosphyra brachystylis* Hiern Congo, Kasai, Katanga.

D'après AUBRÉVILLE (1959) *Aidia genipiflora* remonte depuis la forêt dense jusque dans la zone sahélienne de l'Ouest africain, en suivant les galeries forestières du Niger.

Gardenia tinneae Kotschy et Heuglin est un arbrisseau prostré à tige souterraine habitant les galeries forestières des affluents du Haut-Nil (Soudan anglo-égyptien). Cette plante présente un type biologique très particulier, dont il sera fait mention plus loin.

D — Les marais

Quelques espèces ont pu s'adapter à la vie dans les marais ou les savanes humides :

- *Didymosalpynx abbeokutae* (Hiern) Keay de la Guinée au Congo.
- *Oxyanthus unilocularis* Hiern de la Sierra Leone au Cameroun.
- *Rothmannia megalostigma* (Wernh.) Keay de la Sierra Leone au Congo.

En Guyane française, *Genipa americana* L. forme souvent des peuplements dans les marécages côtiers, la base des troncs étant franchement immergée. En Côte d'Ivoire, dans des stations analogues, on trouve un arbre qui présente une curieuse convergence d'aspect avec *Genipa*, *Gardenia imperialis* K. Schum.

E — Les savanes et les steppes

Quelques Gardeniées se sont adaptées à la vie dans les zones sèches, depuis les savanes préforestières jusqu'aux steppes arides de type sahélien.

En Guyane française, les savanes littorales constituent la station naturelle d'une forme particulière de *Genipa americana* L., vicariante de la forme forestière.

Dans les savanes soudano-guinéennes (AUBRÉVILLE, 1950), vivent des Gardeniées xérophytiques « à port de pommiers rabougris », résistant parfaitement aux feux de brousse.

- *Gardenia aqualla* Stapf. & Hutch. Côte d'Ivoire, Rép. Centrafricaine, Soudan anglo-égyptien.
- *Gardenia erubescens* Stapf. & Hutch. du Sénégal au Soudan anglo-égyptien.
- *Gardenia sokotensis* Hutch. de la Guinée au Nord Nigeria.
- *Gardenia ternifolia* Schum. & Thonn. de la Guinée à l'Abyssinie et dans toute l'Afrique orientale, de l'Ouganda au Nyasaland.
- *Gardenia triacantha* D.C. Sénégal, Guinée, Ghana, Tchad.

« Toutes ces espèces fréquentent des terrains secs, voire très arides ».

Gardenia sokotensis, en particulier, est commun au Soudan sur les collines et falaises gréseuses extrêmement sèches.

Xeromphis nilotica (Stapf.) Keay est un arbuste épineux des régions arides, qui s'avance parfois jusque dans le Sahel africain. Son aire immense s'étend de la Nigeria du Nord jusqu'au Tchad, au Soudan anglo-égyptien, à l'Abyssinie et aux Indes.

Xeromphis spinosa (Thunb.) Keay est encore une Gardéninée arbustive épineuse dont l'aire s'étend depuis le Nil jusque dans les régions arides de l'Asie, des Indes jusqu'à Hong-Kong (HIERN, 1878).

Feretia canthioides Hiern. est un arbuste commun dans les savanes boisées soudanaises et pré-sahéliennes, depuis le Sénégal jusqu'au Soudan A.E. D'après AUBREVILLE (1950), c'est la Rubiacée ligneuse la plus septentrionale et elle remonte communément dans le Sahel (1).

F — Les formations littorales ; bush xérophiles et mangroves

Quelques Gardéninées, enfin, fréquentent les formations littorales :

Randia mitis L. est un arbuste épineux caractéristique des brousses littorales sèches des Antilles. A Cuba, Haïti, et la Jamaïque, les formations de ce type sont habitées par les arbustes épineux, à feuilles plus ou moins réduites, des genres *Catesbaea* et *Phyllacantha*.

Randia formosa (Jacq.) K. Sch. est un arbuste sarmenteux qui habite le sous-bois de la mangrove, en Guyane française. On le trouve, parmi les *Rhizophora*, *Avicennia* et *Acrostichum*, dans les zones immergées à marée haute. C'est aussi le biotope de *Bertiera subsessilis* Hiern dans le delta du Niger. Au Vietnam, les mangroves à *Nipa* et à *Sonneratia* sont habitées par *Randia haoensis* Pierre et *Gardenia lucida* Roxb. L. (VU VAN CUONG, 1960).

Pour incomplète et rudimentaire qu'elle soit, cette étude de phytogéographie écologique nous permet de dégager quelques notions générales concernant l'habitat des Gardéninées et il nous paraît très improbable que le développement ultérieur de nos connaissances, spécialement en ce qui concerne les espèces asiatiques, australiennes et américaines, vienne modifier très profondément ces conceptions.

Exclusivement tropicale, la tribu des Gardéninées habite, en tout premier lieu la forêt dense humide. Elle trouve là son développement maximum, sa plus grande richesse générique et spécifique. Elle a cependant des représentants hors de la forêt, adaptés à des milieux très variés, des marais aux steppes arides.

A l'exception du milieu rudéral et de toutes les formations trop dégradées par l'homme, peut-être aussi à l'exception du milieu montagnard de haute altitude, la tribu des Gardéninées a pu s'implanter dans tous les milieux de la zone intertropicale où les conditions écologiques sont compatibles avec l'existence de formes ligneuses.

(1) Cette plante est considérée comme une Gardéninée par HUTCHINSON (1951), mais, par ses structures ovariennes très simplifiées, elle semble proche des Ixorées. Faute d'avoir pu observer cette plante dans la nature, nous avons préféré ne pas l'inclure dans notre liste des Gardéninées, mais nous mentionnons cependant cette écologie qui est exceptionnelle pour le groupe des Gardéninées-Ixorées.

CHAPITRE III

L'APPAREIL VÉGÉTATIF DES GARDÉNIÉES

A — Les formes biologiques

Les Gardéniées sont toutes des plantes ligneuses, pérennes, à appareils végétatifs volumineux et à cycles biologiques longs. Même si l'on inclut le genre *Bertiera*, qui comprend tant de formes biologiques variées (N. HALLÉ 1963), la tribu ne comporte aucune plante herbacée et aucun thérophyte.

1. LES GRANDS ARBRES

Le port arborescent est le plus fréquent. Les arbres de première grandeur semblent manquer, mais la tribu compte pourtant quelques grands arbres, tous de la forêt dense humide, dont certains atteignent 30-40 mètres de hauteur et 1 mètre de diamètre à la base du tronc :

- *Duroia aquatica* (Aubl.) Brem. Guyanes (F. HALLÉ, 820, P).
- *Duroia eriopila* Linn.f. Guyanes (F. HALLÉ, 811, P).
- *Brenania brieyi* (de Wild) Petit Congo (cité par PETIT, 1961).
- *Brenania rhomboideifolia* Petit Congo (cité par PETIT, 1961).
- *Randia exaltata* Griff. var. *griffithiana* Pierre . Annam, Cochinchine (cité par PITARD, 1922-1933).
- *Gardenia tubifera* Malaisie (cité par CORNER, 1952).

2. LES PETITS ARBRES

La très grande majorité des genres est composée de petits arbres, ou d'arbustes plus ou moins sarmenteux, dont la hauteur varie entre 5 et 10 mètres. C'est la forme biologique la plus répandue ; une liste d'espèces serait inutilement longue ; citons seulement les genres *Schumanniphyton*, *Oxyanthus*, *Genipa*, *Massularia*, *Polycoryne*, *Tocoyena*, *Posoqueria*, *Euclinia*, *Rothmannia*, *Pseudogardenia*, *Dictyandra*, etc.

Toutes les Gardéniées des savanes, des steppes arides et des autres milieux secs, appartiennent à ce groupe. Ce sont des arbustes à port tortueux, à petites feuilles rigides fréquemment groupées en touffes à l'extrémité de rameaux courts épais (*Gardenia* ssp.) ; dans le genre *Xeromphis*, certains rameaux courts sont modifiés en très fortes épines. Dans le genre *Catesbaea*, ces épines prennent une importance consi-

dérable et dépassent très largement les feuilles en longueur. L'adaptation xérophytique est encore plus poussée dans le genre *Phyllacantha* : les feuilles sont réduites à des écailles caduques et les épines, aplaties en cladodes, assurent l'assimilation chlorophyllienne. Ces plantes sont des Xérophytes typiques.

Les Gardéniées des savanes africaines ont fréquemment une écorce très lisse, de teinte claire, blanche ou grise, résistant efficacement au passage des feux (AUBREVILLE, 1950). Du reste, ces plantes ne souffrent nullement des feux de brousse auxquels elles sont bien adaptées. Ce sont de véritables pyrophytes au sens de J. LEBRUN (1947).

3. LES LIANES

Certaines Gardéniées sont des lianes ligneuses. Elles appartiennent aux genres *Leptactina*, *Sherbournia*, *Atractogyne*, *Bertiera*, *Macrosphyra*. Ce sont tous des genres marginaux et le port lianescent témoigne certainement, chez ces plantes, d'une évolution vers les tribus voisines, en particulier celle des Mussaendées, où le port lianescent est généralisé.

4. LES ÉPIPHYTES

D'après P.W. RICHARDS (1952), certaines espèces du genre sud-américain *Posoqueria* auraient le port de figuiers étrangleurs et seraient donc des héli-épiphytes. Les seules Gardéniées véritablement épiphytes sont les arbrisseaux à système racinaire puissant et à feuilles succulentes, du genre américain *Hillia*, dont toutes les espèces sont épiphytes.

Le cas de ce genre curieux, dont l'affectation tribale soulève plusieurs problèmes difficiles et fondamentaux, sera étudié en détail ultérieurement.

5. AUTRES FORMES BIOLOGIQUES

On trouve, dans le genre *Bertiera*, quelques formes biologiques qui constituent, pour la tribu des Gardéniées, des cas exceptionnels : grandes plantes sous-ligneuses dressées, chaméphytes ligneux rampants.

L'espèce *Gardenia tinneae* Kotschy et Heuglin constitue enfin un type biologique totalement différent des précédents et fort curieux. Il s'agit d'un arbrisseau des galeries forestières dont la tige est souterraine. Les feuilles, ainsi que les grosses fleurs solitaires, apparaissent au ras du sol sur des rameaux courts. Cette espèce ne nous est connue que par la diagnose, précise et très bien illustrée, qui en a été donnée par KOTSCHY et HEUGLIN (Plantes tinnéennes, 1897).

B — Quelques exemples d'architectures végétatives

D'une façon générale, les collecteurs, les forestiers, les taxonomistes, qui ont travaillé en forêt tropicale, principalement soucieux de distinguer les espèces de façon simple et sûre, se sont attachés surtout à l'étude des caractères morphologiques des feuilles, des fleurs et des fruits, qui se sont révélés suffisants, puisqu'ils ont permis l'élaboration de Flores parfois réellement excellentes. Mais les études

structurales et dynamiques dont l'utilité est moins immédiate, et surtout celles qui concernent l'appareil végétatif, sont très en retard sur ces études de taxonomie morphologique. Les Gardéniées n'ont pas échappé à cette règle : aussi sont-elles encore trop mal connues pour qu'il soit actuellement possible d'édifier un travail complet et détaillé concernant la structure et le fonctionnement de leur appareil végétatif.

Les Gardéniées constituent un groupe de choix pour l'étude des architectures ligneuses et elles présentent dans ce domaine, d'un genre à l'autre, une admirable variété de structures. Cette richesse architecturale est due, pensons-nous, à leur écologie principalement forestière, et à leurs dimensions généralement modestes qui permettent à beaucoup d'entre elles d'effectuer la totalité de leur développement dans les conditions très constantes du sous-bois.

Le trait le plus important de l'écologie du sous-bois tropical semble être la constance remarquable de conditions, sinon optimales, du moins favorables à la croissance des végétaux ligneux (P. CACHAN et J. DUVAL, 1963). Dans ce milieu, les arbres de petites tailles et les formes jeunes des grands arbres se développent librement, et les potentialités morphologiques de chaque espèce s'expriment de façon claire, à l'abri des traumatismes écologiques.

A propos du genre *Alstonia* (Apocynacées), E.J.H. CORNER a remarqué que l'architecture végétative est caractéristique chez le jeune arbre, alors qu'elle devient souvent incompréhensible chez l'adulte (Way-side trees of Malaya, 1952, p. 33). Cette remarque nous semble applicable à n'importe quelle espèce ligneuse : la forme jeune, à l'abri dans le microclimat du sous-bois; a une architecture facilement analysable, tandis que l'arbre adulte, exposé aux vicissitudes du macroclimat, devient généralement rebelle à l'analyse.

Tout ceci explique pourquoi les Gardéniées, qui sont principalement des petits arbres du sous-bois de la « rain-forest », constituent un matériel de choix pour l'étude architecturale des formes ligneuses. FAGERLIND a publié, en 1943, une étude générale des modes de ramification chez ces plantes, en particulier chez les espèces du genre *Randia* s. l.

Tout récemment (1964), E. PETIT a montré, de façon parfaitement claire, que l'étude de la morphologie végétative des Gardéniées apportait une contribution précieuse à l'étude systématique de ce groupe.

Nous voudrions ici donner une vue d'ensemble de l'architecture végétative des Gardéniées, à l'aide d'une série d'exemples représentatifs. Quelques arbres seront examinés d'abord, puis, afin de rendre de façon plus exacte la variété des structures, nous décrirons quelques types d'organisations plus complexes : une liane, un arbuste épineux, un arbrisseau à cladodes, un arbrisseau épiphyte. Au passage, nous établirons quelques comparaisons avec des genres appartenant à des tribus affines (*Morindées*, *Ixorées*), dont les architectures végétatives présentent des analogies significatives avec celles des Gardéniées.

1. UN ARBRE MONOCAULE TYPIQUE : *Pentagonia gigantifolia* Ducke 1930

L'arbre monocaule est celui dont la partie végétative aérienne comprend un seul axe, édifié par un seul méristème : c'est la structure végétative la plus simple qui se puisse rencontrer chez les végétaux ligneux.

Par rapport à la moyenne des arbres de la forêt tropicale humide, l'arbre monocaule a des dimensions généralement modestes (10 à 20 m de hauteur). Il présente un tronc massif, non ramifié, au moins chez les individus typiques. Des ramifications, d'ailleurs peu nombreuses, peuvent malgré tout apparaître, mais elles gardent toujours un caractère accidentel ou pathologique.

Le tronc unique est terminé par une touffe de feuilles remarquables par leurs grandes dimensions et, souvent, par la complexité de la forme de leur limbe. Edifiées par un puissant méristème apical, suivant

une phyllotaxie particulièrement dense, ces feuilles laissent sur le tronc, en tombant, des cicatrices régulières et caractéristiques. Il arrive aussi qu'elles abandonnent sur le tronc leur partie basale ; le tronc reste alors densément vêtu de ces bases foliaires.

La structure monocaule a été décrite pour la première fois par A.D. COTTON (1935), sous le nom de « structure mégaphytique ». En 1944, le même auteur applique ce terme de mégaphytes aux Sénéçons arborescents des montagnes d'Afrique Orientale, ainsi qu'à de nombreux arbres subtropicaux appartenant tant aux Monocotylédones (*Aloë*, *Agave*, *Yucca*, *Puya*, *Xanthorrhoea*) qu'aux Dicotylédones (*Echium*, *Lobelia*, *Espeletia*, *Aeonium*, *Echeveria*, *Brassica*).

Une étude nouvelle et très originale de ces formes arborescentes simples a été effectuée en milieu tropical humide par E.J.H. CORNER (1949, 1954b). Cet auteur abandonne le terme de « mégaphyte » qui avait le défaut d'impliquer l'idée de grandes dimensions, alors que ces arbres sont généralement peu élevés, et il crée le terme « d'arbre pachycaule », en allusion à l'importance des structures anatomiques primaires dans l'axe aérien unique de ces arbres. Nous préférons le terme « d'arbre monocaule » qui a l'avantage d'être parfaitement rigoureux sur le plan morphologique.

La tribu des Gardéniées contient un genre où la structure monocaule est représentée de façon typique. Il s'agit du genre *Pentagonia*, qui comprend 25 espèces réparties dans les forêts d'Amérique centrale et méridionale, du Mexique au Pérou (voir la carte de répartition de ce genre, Planche 2).

Le grand botaniste DUCKE a laissé une précieuse relation de la découverte qu'il fit, en 1930, d'une nouvelle espèce de *Pentagonia* monocaule, qu'il nomma *Pentagonia gigantifolia* Ducke.

« J'ai rencontré un seul individu, dans le sous-bois de la forêt vierge splendide, non loin de la hacienda Indiana située en amont de la bouche du Rio Napo, rive gauche de l'Amazone péruvien ».

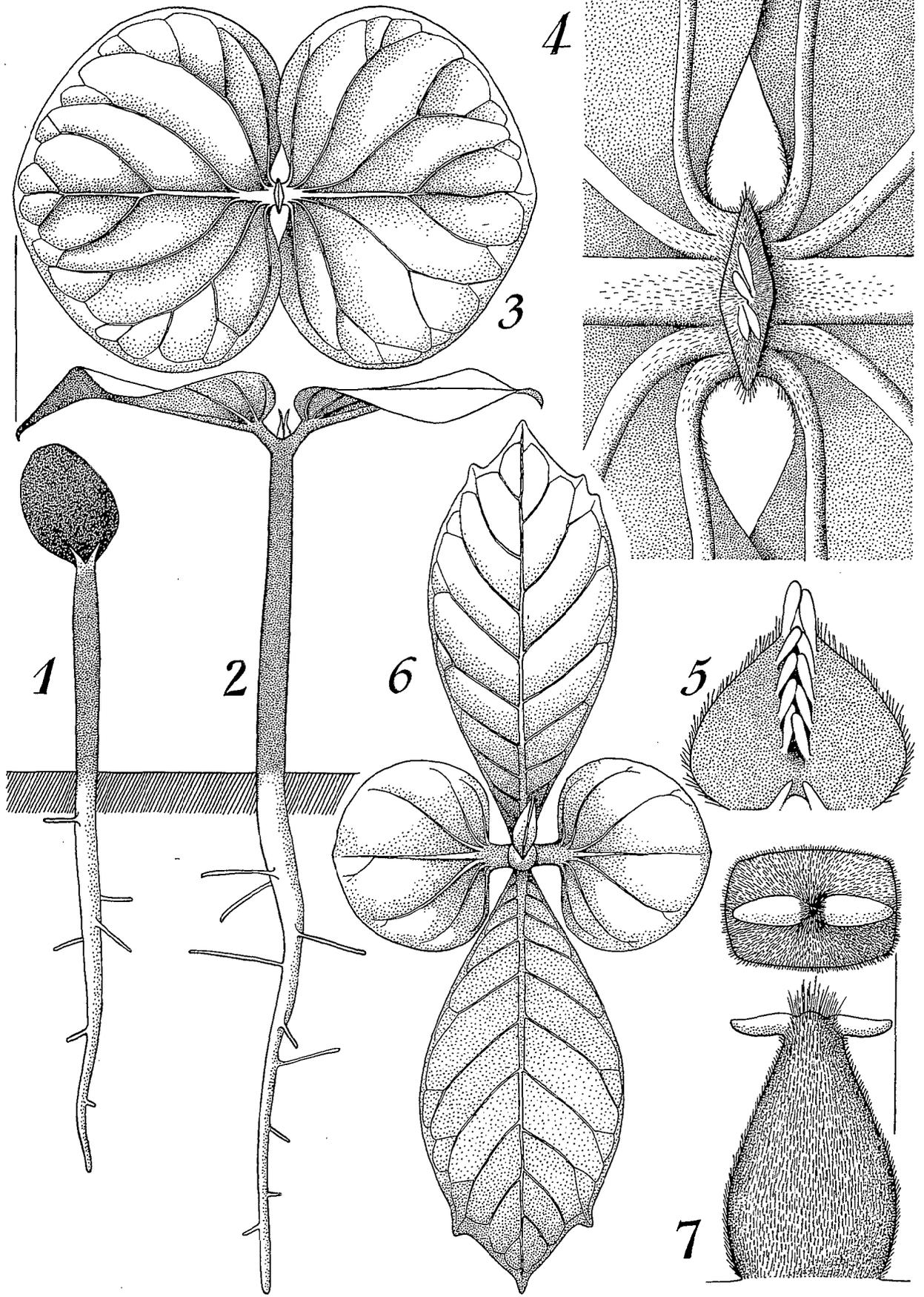
La diagnose qu'il en donne comporte une description succincte, mais très précise, du port de la plante : c'est un arbre de 4 à 5 mètres de hauteur dont le tronc, non ramifié, est surmonté d'une touffe dense d'immenses feuilles (dimensions maximales observées : 1 m 80 de long sur 50 cm de large). Groupées en cymes courtes, les fleurs forment un revêtement dense sur le tronc, entre les bases des feuilles âgées. Ces inflorescences constituent les seules ramifications de tout l'appareil aérien de la plante. Le caractère le plus frappant de cette espèce est certainement la très grande taille de ses feuilles. Malgré sa grande similitude d'aspect avec d'autres espèces du même genre, écrit DUCKE, « les dimensions extraordinaires des feuilles la feront toujours reconnaître. L'aspect de l'arbre rappelle certaines Monocotylédones ; au moins, je ne connais aucune autre Dicotylédone avec des feuilles tellement grandes » (1).

Nous sommes peu renseignés sur l'organisation végétative du genre *Pentagonia* dont nous n'avons pu observer d'individus vivants. Il nous paraît pourtant très probable que *Pentagonia gigantifolia* Ducke ne soit pas la seule espèce du genre à présenter la structure monocaule.

En effet, toutes les espèces ont des feuilles de très grandes dimensions (de 50-70 cm jusqu'à 1,50-

(1) *Pentagonia gigantifolia* Ducke ne possède cependant pas les plus grandes feuilles de toutes les Dicotylédones. Le Dr. E.J.H. CORNER a bien voulu nous signaler une Moracée des Iles Salomon, *Ficus theophrastoides* dont les feuilles ont deux mètres de long. Le même auteur cite (1954) le genre *Aglaiia* (Méliacées) dont certaines espèces malaises ont des feuilles composées pennées atteignant six mètres de long. Ces Méliacées, comme le *Ficus theophrastoides*, présentent la structure monocaule. Voir aussi les genres *Victoria*, *Gunnera*, etc.

Pl. 2 — Localisation géographique de quelques genres américains appartenant à la tribu des Gardéniées. 1 *Pentagonia* Benth. ; 2 *Duroia* L.f. ; 3 Limite Nord des genres *Hillia* Jacq. et *Genipa* L. ; 4 *Catesbaea* L. ; 5 *Phyllacantha* Hook.f. Cette carte a été établie principalement d'après le Dictionnaire de LEMÉE (1943) et le relevé des herbiers du Muséum de Paris.



1,80 m de longueur) ; il semble que ceci aille toujours de pair, sinon avec une structure strictement monocaulé, au moins avec une ramification peu poussée des axes aériens.

2. UN ARBRE A RAMEAUX PHYLLOMORPHIQUES : *Schumanniphyton magnificum* (K. Sch.) Harms 1797.

Généralités sur le genre Schumanniphyton Harms 1897.

Ce genre comprend 3 espèces de petits arbres, endémiques du massif forestier d'Afrique tropicale humide. Ce sont :

- *Schumanniphyton magnificum* (K. Sch.) Harms Gabon, Nigeria, Cameroun, Congo ex belge, Congo portugais.
- *Schumanniphyton problematicum* (A. Chev.)
Aubr. Sierra Leone, Ghana, Côte d'Ivoire.
- *Schumanniphyton hirsutum* Hiern Angola, Congo portugais, Congo ex belge.

Nous étudierons ici l'espèce *S. magnificum* (K. Sch.) Harms. Cette étude a pu être menée à bien grâce aux récoltes et aux observations faites par N. HALLÉ aux environs d'Etéké (Gabon, 1963). Des graines vivantes provenant de ces récoltes, nous ont permis d'introduire la plante au Jardin Botanique d'Adiopodoumé en Côte-d'Ivoire, et d'en observer les stades de jeunesse.

Schumanniphyton magnificum (K. Sch.) Harms est un petit arbre de 5 à 10 mètres de hauteur, vivant dans le sous-bois des forêts hygrophiles intactes, depuis le delta du Niger jusqu'au Congo. Son appareil végétatif s'édifie selon un plan d'une simplicité et d'une précision remarquables, ce qui permet une reconnaissance facile de l'espèce (voir planche 4). Notre but n'est pas de redonner une description de ce végétal étrange, mais plutôt d'exposer le mécanisme de sa croissance au cours de l'ensemble de son cycle biologique.

a) *la germination ; les stades de jeunesse ; les Cérocystes*

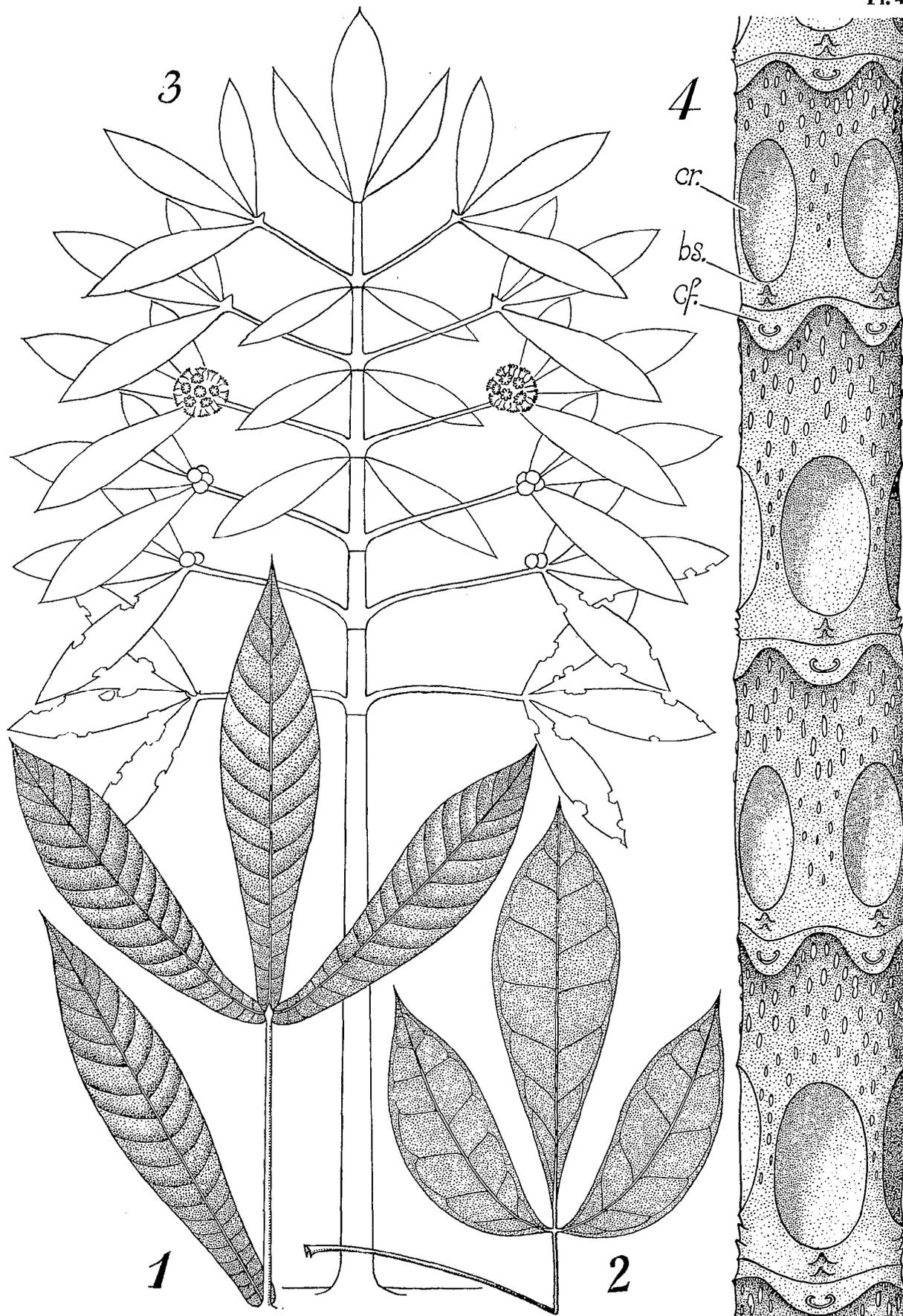
Volumineuse, richement albuminée, et à tégument séminal constitué d'une assise cellulaire unique, la graine a les mêmes caractères que les graines de tous les genres centraux de la tribu des Gardéniées. Elle germe très rapidement dès sa sortie du fruit, et, après une quinzaine de jours, la plantule déploie ses deux grands cotylédons cordiformes et se débarrasse du tégument séminal vide (Pl. 3, fig. 1 à 3).

Chaque cotylédon est pourvu de deux stipules libres. Les quatre stipules accolées forment un cône de 1 à 2 mm de hauteur, qui protège le méristème axial et les jeunes ébauches foliaires.

La dissection met en évidence, parmi les poils qui tapissent la face interne des stipules, quelques organes cylindriques, en alène, d'un jaune brillant, dont l'étude cytologique met facilement en évidence la fonction glandulaire (Pl. 3, fig. 4 et 5). Nous appellerons ces organes des *Cérocystes*, à la suite d'Auguste CHEVALIER et Francis CHESNAIS qui les ont étudiés chez les Caféiers (1942).

Pl. 3. La germination et la plantule de *Schumanniphyton magnificum* (K. Sch.) Harms. 1 et 2 Deux stades de la germination. Diamètre de la graine : 10 mm. ; 3 La plantule vue par dessus. Largeur des cotylédons : 25 mm. ; 4 Vue apicale des stipules cotylédonaires qui surmontent le méristème axial de la tigelle ; 5 La dissection du cône stipulaire, mettant en évidence les cérocystes. Hauteur des stipules à ce stade : 1,5 mm. ; 6 Les premières feuilles. Longueur des limbes : 80 mm. Noter la lobation dans la région de l'acumen ; 7 Le cône stipulaire qui termine l'axe de la plantule, au niveau du quatrième nœud. Noter les deux cérocystes qui font saillie à la partie supérieure. Hauteur des stipules à ce stade : 2,5 mm.

Référence : graines issues de l'échantillon N. HALLÉ, n° 2461, P.



Ce terme de cérocystes est préférable à celui de « poils glandulaires » utilisé par METCALFE et CHALK (1950) ou Y. PARES et J. RUAT (1953), car ces organes ne sont pas seulement d'origine épidermique, leur structure complexe faisant intervenir également le parenchyme sous-épidermique. Nous reviendrons ultérieurement, dans les « Généralités sur l'appareil végétatif des Gardénies », sur l'étude de ces cérocystes. Ceux du genre *Schumanniophyton*, particulièrement développés, sont d'une teinte jaune d'or caractéristique qui les fait ressembler, lorsqu'ils sont vivants, à de minuscules épis de maïs. A maturité, ils secrètent un liquide visqueux et translucide dont la constitution chimique est celle des Cérides.

Au stade où la jeune plantule déploie ses cotylédons, le cône stipulaire coiffant l'apex de la tige, reste largement ouvert à son sommet et un bouquet de cérocystes fait saillie par cette ouverture (3,5). Lorsque la plante s'élève, les paires foliaires successives différencient des cônes stipulaires de plus en plus fermés. Pourtant, au 4^e nœud, deux cérocystes font encore saillie, au sommet du bourgeon terminal (Pl. 3, fig. 7). Ultérieurement, le cône stipulaire se trouve complètement et définitivement clos.

Pendant les tout premiers stades de la vie de la plante, le méristème apical de l'axe épicotylé produit des feuilles opposées et décussées, au nombre de 3 à 5 paires (Pl. 3, fig. 6). Lorsque la jeune plante a atteint une hauteur de 30 à 40 cm, on assiste à un changement de phyllotaxie et le méristème apical produit alors des verticilles de trois feuilles. Cette nouvelle phyllotaxie n'est pas toujours définitive : chez certains spécimens (N. HALLÉ, 2461), un nouveau changement se produit vers 1 mètre de hauteur et les feuilles sont alors verticillées par 4 ; exceptionnellement, elles peuvent même être verticillées par 5. Par la suite, le tronc de l'arbre portera de tels verticilles foliaires, décussés et régulièrement espacés. Chaque feuille du tronc axille une série descendante de 2 ou 3 bourgeons.

Dès que la jeune plante a atteint une hauteur d'environ 20 cm, les bourgeons sériaux supérieurs des feuilles du tronc se développent de façon anticipée en rameaux latéraux dont la biologie et la morphologie, très particulières, méritent d'être étudiées avec quelques détails.

b) le rameau phyllomorphique de la plante jeune, avant la floraison

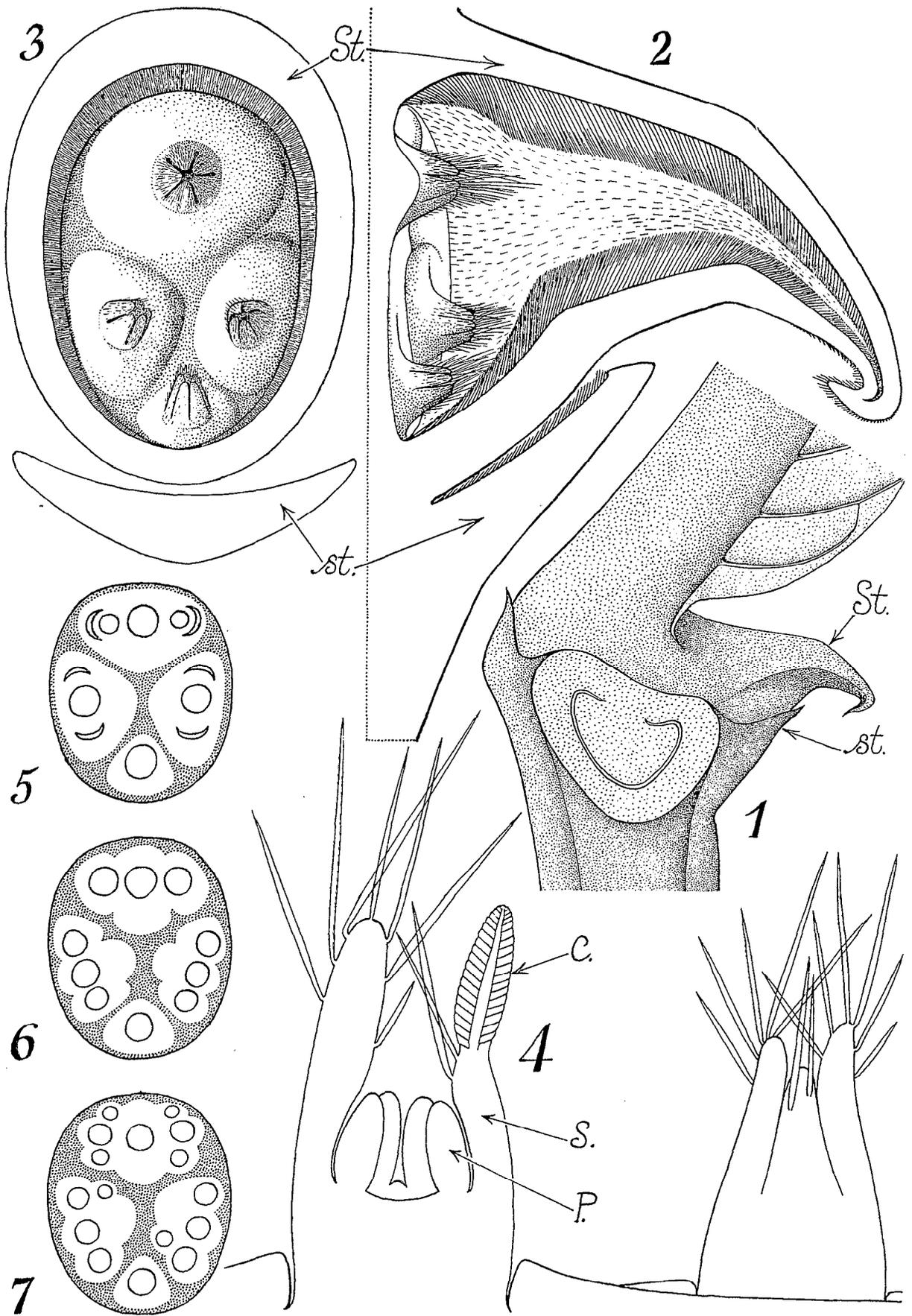
Le rameau latéral de *Schumanniophyton magnificum* a une structure singulière. L'aspect général est celui d'une grande feuille trifoliolée à long pétiole, semblable à une grande feuille d'Hévée (voir Pl. 4).

Il est constitué d'un entre-nœud basal extrêmement long et grêle (6 mm de diamètre, et 30 à 50 cm de longueur), inséré sur le tronc par une large base triangulaire comprimée latéralement, et terminé à son extrémité par une paire de préfeuilles à développement horizontal. A cet entre-nœud basal très long, fait suite un entre-nœud distal, de longueur pratiquement nulle (moins de 0,5 mm de longueur).

Par suite de la décussation régulière, la paire foliaire qui termine ce deuxième entrenœud a un développement vertical. Mais cette paire foliaire présente une anisophyllie poussée jusqu'à son terme extrême : seule subsiste, en position médiane, la feuille dont la face supérieure est tournée vers le ciel. L'autre est totalement absente et n'apparaît même pas sous forme d'ébauche. Les stipules de cette paire anisophylle sont développées en un capuchon clos, coriace, recourbé en crochet à son apex, qui coiffe l'extrémité du rameau latéral (Pl. 5, fig. 1).

Avant de passer à la dissection de ce capuchon stipulaire et à l'étude de son contenu, nous voudrions insister sur le caractère le plus curieux du rameau latéral de *S. magnificum*, à savoir, sa ressemblance avec une grande feuille trifoliolée. Chez les Papilionées-Phaséolées du genre *Erythrina*, chez les Conna-

Pl. 4. — L'organisation végétative de *Schumanniophyton magnificum* (K. Sch.) Harms. 1 Le rameau phyllomorphique avec sa feuille axillante. Longueur des limbes : 75 cm ; 2 Comparaison avec une feuille trifoliolée (*Euadenia eminens* Hook f., Capparidacées). Longueur des limbes : 10-15 cm ; 3 Schéma de l'arbre au moment de sa floraison. Hauteur : 9 m. Herbar de référence : N. HALLÉ, n° 5950, P. ; 4 Le tronc d'un jeune arbre montrant les bourgeons sériaux dormants (bs), les cicatrices d'abscission des feuilles (cf) et des rameaux phyllomorphiques (cr). Diamètre du tronc : 32 mm. Herbar de référence : N. HALLÉ, n° 2370, P.



racées des genres *Connarus*, *Agelaea*, *Castanola*, chez les Capparidacées (*Euadenia trifoliolata*), les Euphorbiacées (*Hevea brasiliensis*) et un certain nombre d'autres familles tropicales, on trouve de telles feuilles trifoliolées ; et il n'est pas sans intérêt de comparer ces feuilles au rameau latéral de *Schumanniohyton magnificum* (Pl. 4, fig. 1 et 2. Voir aussi la photo de la planche I).

En dehors des ressemblances morphologiques évidentes (symétrie de la feuille ou de la foliole médiane, dissymétrie des feuilles ou des folioles latérales, longueur de l'entre-nœud basal mimant un pétiole, etc.), de curieuses similitudes biologiques et physiologiques unissent la feuille trifoliolée au rameau phyllomorphique.

1) Comme une feuille, ce rameau possède une nette polarité par rapport à la surface du sol. Bien qu'elles appartiennent à des paires foliaires différentes, ses trois feuilles se trouvent rabattues dans le même plan horizontal par des torsions ou des flexions des pétioles. Par opposition au tronc qui est un axe orthotrope typique, nous exprimerons une telle polarité en qualifiant ce rameau de plagiotrope. Nous adopterons aussi le terme de PHYLLOMORPHIQUE pour exprimer le fait que la différenciation plagiotrope de ce rameau latéral est particulièrement poussée, le terme même de cette différenciation étant la feuille véritable.

2) Le bouturage de ce rameau semble impossible. De multiples essais nous ont toujours donné un résultat négatif : l'enracinement ne se fait pas.

3) La croissance du rameau phyllomorphique est limitée, comme l'est la croissance d'une feuille. Ce rameau est incapable d'allongement : son méristème apical est définitivement épuisé.

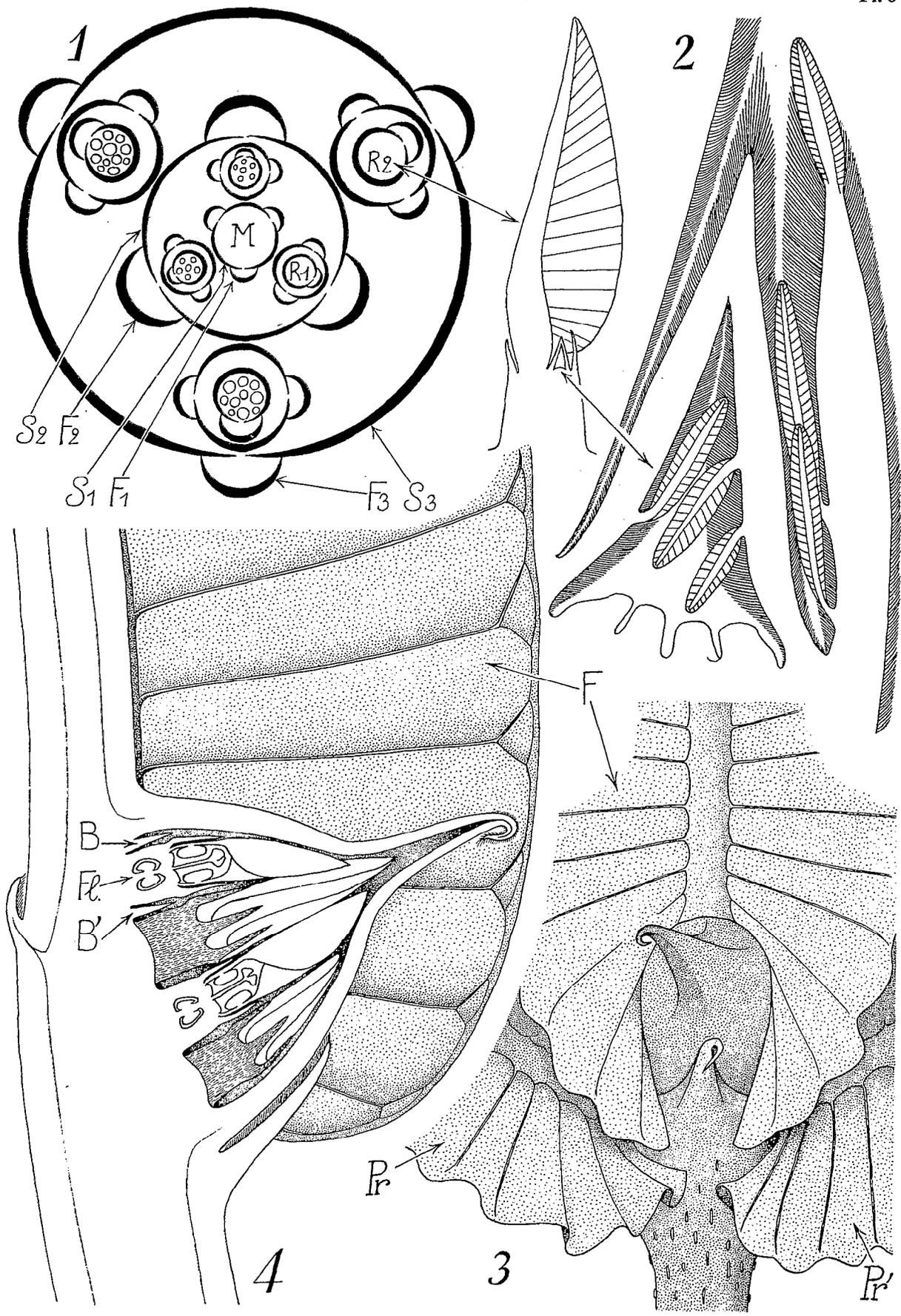
4) Ce rameau ne présente pas d'épaississements secondaires. Anatomiquement il est constitué uniquement de tissus primaires.

5) Ce rameau phyllomorphique a une vie courte, probablement limitée à un an, ou deux ans au maximum. En vieillissant, il s'affaïsse, il perd ses feuilles, puis, par le fonctionnement d'une zone d'abscission semblable à celle d'une feuille, il se détache en laissant le tronc marqué d'une cicatrice caractéristique (Pl. 4, fig. 4).

Nous proposons d'appeler « monocauls par élagage », les arbres dont les ramifications primaires ont un comportement qui se rapproche de celui que l'on observe habituellement chez des feuilles. Nous avons trouvé de tels arbres « monocauls par élagage » chez les Rubiacées-Vangueriées (*Canthium subcordatum* DC.), chez les Euphorbiacées (*Phyllanthus mimosoides*), les Sterculiacées (*Theobroma speciosum* Spreng), les Monimiacées (*Glossocalyx longicuspis* Benth.), les Passifloracées (*Androsiphonia adenostegia* Stapf.), les Moracées (*Castilloa elastica*). Bien que leur architecture soit totalement différente de celle des arbres monocauls véritables, ils sont physionomiquement très proches de ces derniers, au point que la distinction nécessite parfois un examen morphologique minutieux.

La dissection du capuchon stipulaire coiffant l'apex du rameau phyllomorphique apporte plusieurs faits morphologiques et biologiques intéressants. Elle met en évidence, au fond de la cavité stipulaire, une plage glabre ovale, de 3 mm de longueur environ, qui représente le plateau apical du rameau phyllomorphique (Pl. 5, fig. 2 et 3).

Pl. 5. — Le rameau phyllomorphique juvénile chez *Schumanniohyton magnificum* (K. Sch.) Harms : 1 Vue latérale du capuchon stipulaire qui coiffe l'extrémité du rameau. L'une des préfeuilles a été sectionnée pour faciliter l'observation ; 2 et 3 Deux vues du plateau apical qui termine le rameau phyllomorphique. Dimensions : 2 mm de large et 3 mm de long. Noter les quatre ébauches florales ; *St* : stipule de la feuille impaire ; *st* : stipule des préfeuilles ; 4 Deux ébauches florales. Hauteur totale : 1 mm. Les sépales (*S*) et les pétales (*P*) sont déjà visibles. L'un des sépales est surmonté d'un cérocyste (*C*) ; 5 à 7 Schémas de trois plateaux apicaux de rameaux phyllomorphiques juvéniles situés à des niveaux de plus en plus élevés sur l'arbre. Herbar de référence : N. HALLÉ n° 2370, P.



Ce plateau apical porte de petites émergences tissulaires, généralement au nombre de 4, hautes de 1 mm environ et couvertes de poils épidermiques. Des coupes sériées nous ont permis de déterminer la valeur morphologique de ces émergences : ce sont des ébauches florales. La figure 4 de la planche 5 montre la coupe longitudinale de l'une de ces ébauches : on remarque que le calice est déjà nettement différencié, et que la différenciation de la corolle est en cours, les cinq pétales étant déjà présents sous forme de mamelons méristématiques.

Le nombre des ébauches florales sur le plateau apical, et le degré de différenciation de ces ébauches, augmentent à mesure que l'on s'adresse à un rameau phyllomorphique situé à un niveau plus élevé sur le tronc. Les premiers rameaux formés par la plante portent généralement quatre ébauches florales (Pl. 5, fig. 3). Les rameaux formés ensuite portent des ébauches florales de plus en plus nombreuses (Pl. 5, fig. 5 à 7), disposées en inflorescences complexes dont nous n'avons pu élucider totalement la nature morphologique ; la fleur inférieure reste toujours solitaire, alors que les trois autres sont remplacées par des cymes bipares de plus en plus développées. Les bractées inflorescentielles sont parfois visibles sur des rameaux situés aux niveaux inférieurs de l'arbre : plus haut, elles n'apparaissent plus, sauf autour de la fleur qui occupe l'aisselle de la feuille impaire.

En résumé, l'apex du rameau phyllomorphique, chez le jeune plant de *Schumanniohyton magnificentum*, se présente sous forme d'un plateau elliptique porteur d'ébauches florales. L'absence de tout bourgeon végétatif sur ce plateau explique que, tel une feuille, le rameau phyllomorphique soit totalement incapable d'allongement.

Il faut noter ici un fait curieux : ces ébauches florales n'évolueront pas et la floraison ne sera pas effective ; en effet, les premiers rameaux phyllomorphiques émis par le jeune plant n'ont qu'une vie brève (un à deux ans ?) et **tomberont sans avoir fleuri**. En d'autres termes, la jeune plante produit continuellement à l'extrémité de ses rameaux, des ébauches florales abortives.

Ces « fleurs » réduites qui apparaissent sur le plateau apical du rameau phyllomorphique ne correspondent pas à l'entrée de la plante dans une phase normale de reproduction sexuée ; ce sont des productions constantes, dont l'apparition précède de façon régulière l'épuisement du méristème édificateur de chaque rameau : avant de disparaître, ce méristème différencie des ébauches florales abortives. Ceci n'est d'ailleurs pas un cas unique chez les Rubiacées, et nous en verrons d'autres exemples.

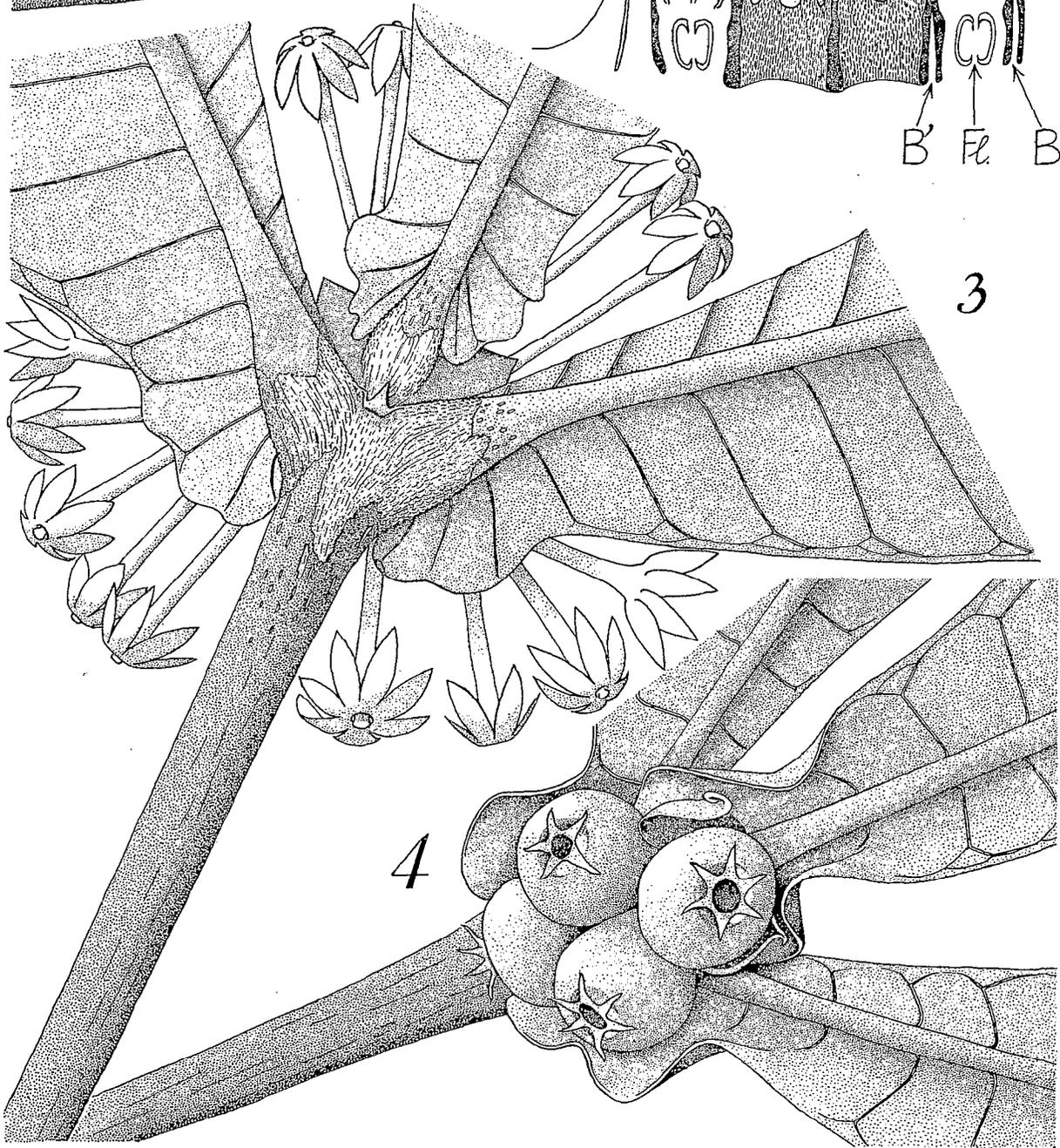
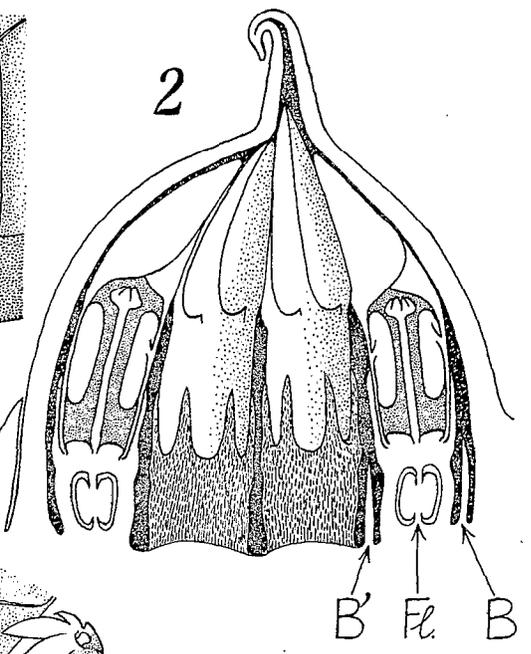
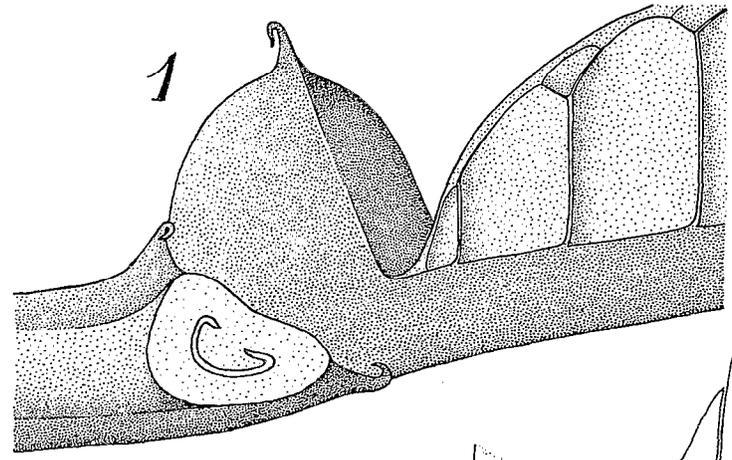
Examinons maintenant comment se modifient les structures décrites ci-dessus lorsque la jeune plante passe de la phase jeune, antérieure à toute reproduction sexuée (**phase juvénile**), à la phase reproductive (**phase adulte**).

c) L'ontogenèse du rameau phyllomorphique chez l'arbre adulte

La planche 4, figure 3, donne une image schématique d'un pied de *Schumanniohyton magnificentum* entré dans sa phase reproductive.

La hauteur totale de cet arbre est de 9 mètres ; le diamètre du tronc au niveau du sol est de 33 cm ;

Pl. 6. — L'ontogenèse du rameau phyllomorphique de *Schumanniohyton magnificentum* (K. Sch.) Harms. **1** Diagramme du bourgeon apical de l'arbre. F_1 , F_2 et F_3 sont les verticilles foliaires successifs. S_1 , S_2 et S_3 sont les stipules correspondantes. M est le méristème apical de l'arbre. R_1 et R_2 représentent les deux premières étapes de l'ontogenèse du rameau ; **2** Le rameau R_2 , en coupe longitudinale. Noter les cérocystes, et les ébauches florales de 125 μ de hauteur à ce stade ; **3** Le capuchon stipulaire qui termine les rameaux phyllomorphiques du verticille le plus élevé. Pour mettre cet organe en évidence, on a dû écarter les préfeuilles Pr et Pr' , ainsi que les lobes basaux de la feuille médiane F ; **4** Coupe longitudinale du même capuchon stipulaire, montrant les ébauches florales, hautes de 8 mm à ce stade. Fl est la fleur qui occupe l'aisselle de la feuille F . B et B' sont les bractées qui entourent cette fleur à sa base. Explications dans le texte. Herbar de référence : N. HALLÉ, n° 5950 et 2987, P.



la cime de l'arbre, constituée de 6 étages successifs de rameaux phyllomorphiques verticillés par 4, est d'une régularité caractéristique.

La dynamique de la croissance de cet arbre est extrêmement simple : à mesure que l'axe orthotrope s'allonge, de nouveaux verticilles de rameaux phyllomorphiques viennent s'ajouter au sommet de la cime, tandis qu'à la base de la cime, les rameaux plus âgés se défeuilleient et tombent.

Nous sommes malheureusement peu renseignés sur le rythme de cette croissance végétative, faute d'avoir pu suivre le développement de l'arbre dans son biotope. Toutefois, quelques renseignements concernant le rythme de floraison, et, indirectement, le rythme de croissance, nous ont été apportés par l'examen des notes rédigées par les collecteurs, et conservées à l'Herbier du Muséum de Paris. Il semble probable, d'après ces notes, qu'au cours d'une même année, cette espèce fleurisse deux fois c'est-à-dire que des fleurs s'épanouissent successivement sur deux verticilles de rameaux superposés. D'après ce que nous connaissons des autres espèces du genre *Schumanniphyton*, ceci doit correspondre à un accroissement annuel de deux entre-nœuds (parfois 3 ?) sur l'axe orthotrope. En l'absence d'observations sur le terrain, il nous est cependant impossible d'apporter une réponse définitive à cette question.

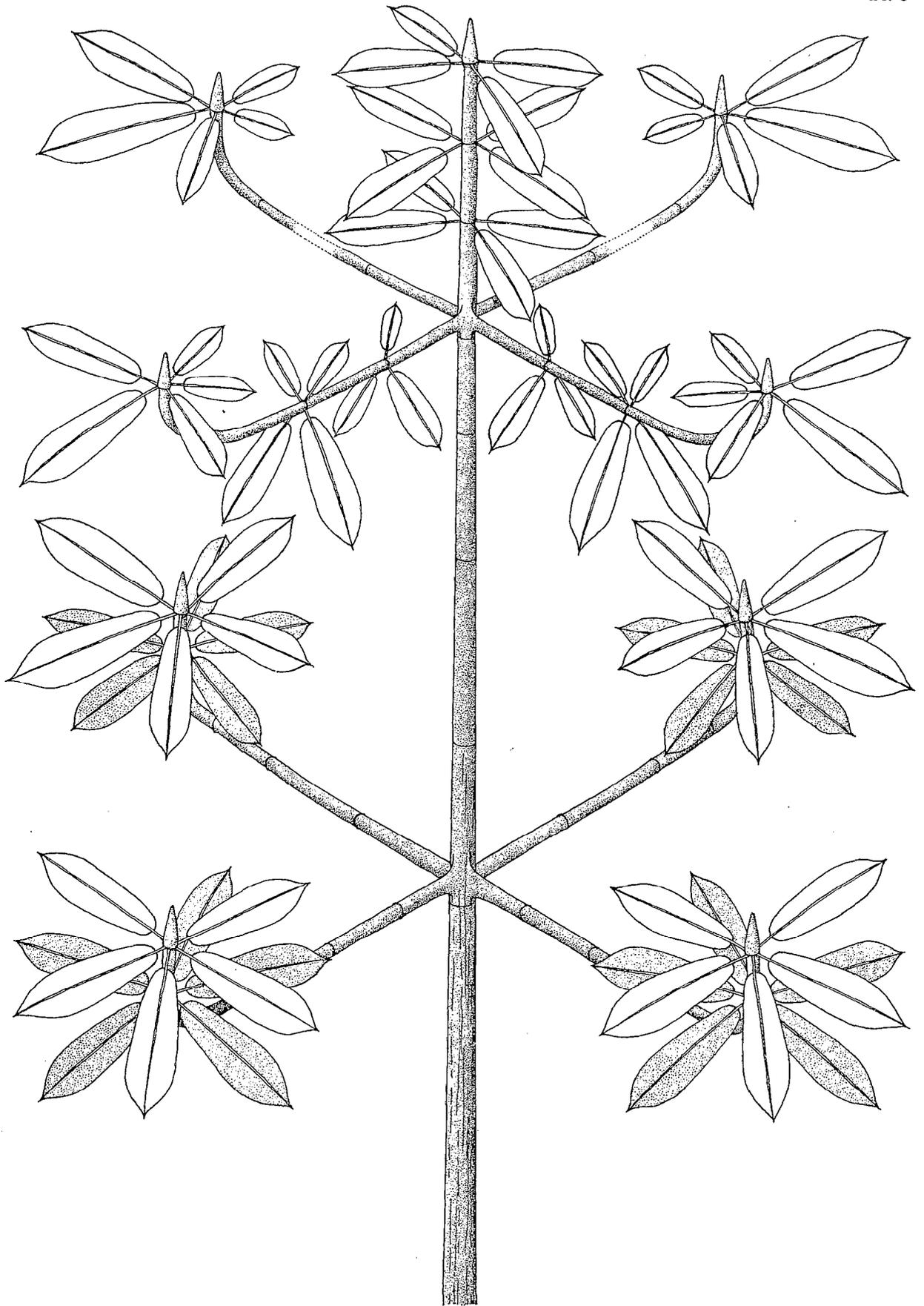
La structure très particulière de cet arbre se prête admirablement à une étude ontogénétique du rameau phyllomorphique : il est clair, en effet, que l'arbre présente, à un instant donné, toute la succession complète des différents stades de développement de ce rameau, depuis son apparition au niveau du méristème apical du tronc, jusqu'à sa défoliation et sa chute.

Le tronc se termine en une pyramide aiguë, coriace, haute de 25 mm environ, constituée par l'accolement des stipules du verticille foliaire le plus élevé. La dissection de ce bourgeon apical nous a révélé deux stades successifs de l'ontogenèse du rameau phyllomorphique. Les résultats de cette dissection sont groupés dans la figure 1 de la planche 6.

En partant du méristème apical du tronc, qui se présente sous forme d'un plateau légèrement bombé (M) de 0,5 mm de diamètre, on rencontre successivement :

- 1) Un premier verticille foliaire (F_1) à l'état d'ébauche (0,5 mm de hauteur, dont les stipules (S_1) sont libres entre elles. Ce premier verticille foliaire n'a pas encore différencié de produits axillaires visibles.
- 2) Un deuxième verticille foliaire (F_2) complètement différencié déjà, de 10 mm de hauteur environ, dont les stipules (S_2) sont accolées en une pyramide de 5 mm de hauteur, largement ouverte à son sommet. Les bourgeons axillaires correspondant à ce deuxième verticille foliaire ont subi un début de développement : nous trouvons donc à ce niveau un premier verticille de rameaux phyllomorphiques à l'état d'ébauches (R_1). Ces rameaux n'ont encore qu'un millimètre de hauteur, mais leurs préfeuilles sont déjà visibles, avec leurs stipules.
- 3) Le bourgeon apical du tronc contient enfin un deuxième verticille de rameaux phyllomorphiques (R_2) correspondant aux bourgeons axillaires du verticille foliaire terminal (F_3). Ces rameaux n'ont encore que 12 mm de hauteur, mais leur différenciation est achevée (Pl. 6, fig. 2). Les trois feuilles caractéristiques sont déjà en place ; les stipules de la « paire » anisophylle sont accolées en un minuscule capuchon conique, creux, haut de 2 mm, dans le fond duquel la dissection met en évidence quatre mamelons tissulaires indé-

Pl. 7. — La floraison et la fructification du rameau phyllomorphique de *S. magnificum*. 1 et 2 concernent un rameau du deuxième verticille (à partir du sommet du tronc). Le capuchon stipulaire qui termine ce rameau est vu en profil externe (1) et en coupe longitudinale (2). Hauteur des stipules : 20 mm. Hauteur des boutons floraux : 12 mm. Référence : N. HALLÉ et G. COURS, n° 5959, P. ; 3 Un rameau du troisième verticille à l'époque de la floraison, vu par dessous. Le capuchon stipulaire s'est déchiré irrégulièrement lors de l'élongation des corolles. Référence : J. MOREL, n° 71, SRF, P. ; 4 Un rameau du quatrième verticille, montrant un groupe de jeunes fruits de 18 mm de diamètre. Référence : N. HALLÉ, n° 2461, P.



férenciés, qui sont les ébauches florales de base à partir desquelles va s'organiser le glomérule de cymes bipares qui constitue l'inflorescence de la plante.

Ces rameaux R_2 sont prêts à sortir du bourgeon apical et, lors de la prochaine élongation du tronc, ils déploieront à la lumière leurs triades de feuilles.

Avant d'étudier le développement ultérieur du rameau phyllomorphique, une dernière remarque s'impose, concernant le bourgeon apical de *Schumanniohyton magnificum* : la cavité interne de ce bourgeon est entièrement remplie de cérides secrétés par les nombreux cérocystes qui garnissent la face adaxiale des stipules. Sur la plante vivante, cette sécrétion a l'aspect d'une colle abondante, translucide, d'une couleur dorée caractéristique, qui baigne toutes les ébauches, feuilles, fleurs, ou rameaux, contenues dans le bourgeon, et qui arrive jusqu'au contact du plateau méristématique.

A sa sortie du bourgeon apical, le rameau phyllomorphique présente, chez l'arbre adulte, sensiblement le même aspect que chez l'arbre juvénile. Toutefois, le capuchon stipulaire qui le termine n'est plus aplati et enroulé en crochet, mais arrondi et comme gonflé par une poussée interne (Pl. 6, fig. 3).

La figure 4 de la planche 6 montre la coupe longitudinale du capuchon stipulaire d'un rameau appartenant au verticille le plus élevé, donc le plus jeune, immédiatement au-dessous du bourgeon apical du tronc. La cavité interne, haute de 15 mm et large de 10 mm environ, est entièrement remplie par une douzaine de boutons floraux serrés les uns contre les autres ; ces boutons ont une hauteur moyenne de 8 mm et leur structure est encore rudimentaire : le tube de la corolle n'a qu'une fraction de millimètre de longueur, et, sur les placentas, les ovules sont à peine visibles sous forme de minuscules bombements, voir Pl. 6, fig. 4.

La fleur marquée *Fl*, par sa position exactement médiane dans l'aisselle de la feuille impaire, et par la présence d'un involucre de bractées (*BB'*) à sa base, semble n'être pas analogue aux autres. Nous tenterons de démontrer ultérieurement que cette fleur représente le produit axillaire de la feuille impaire.

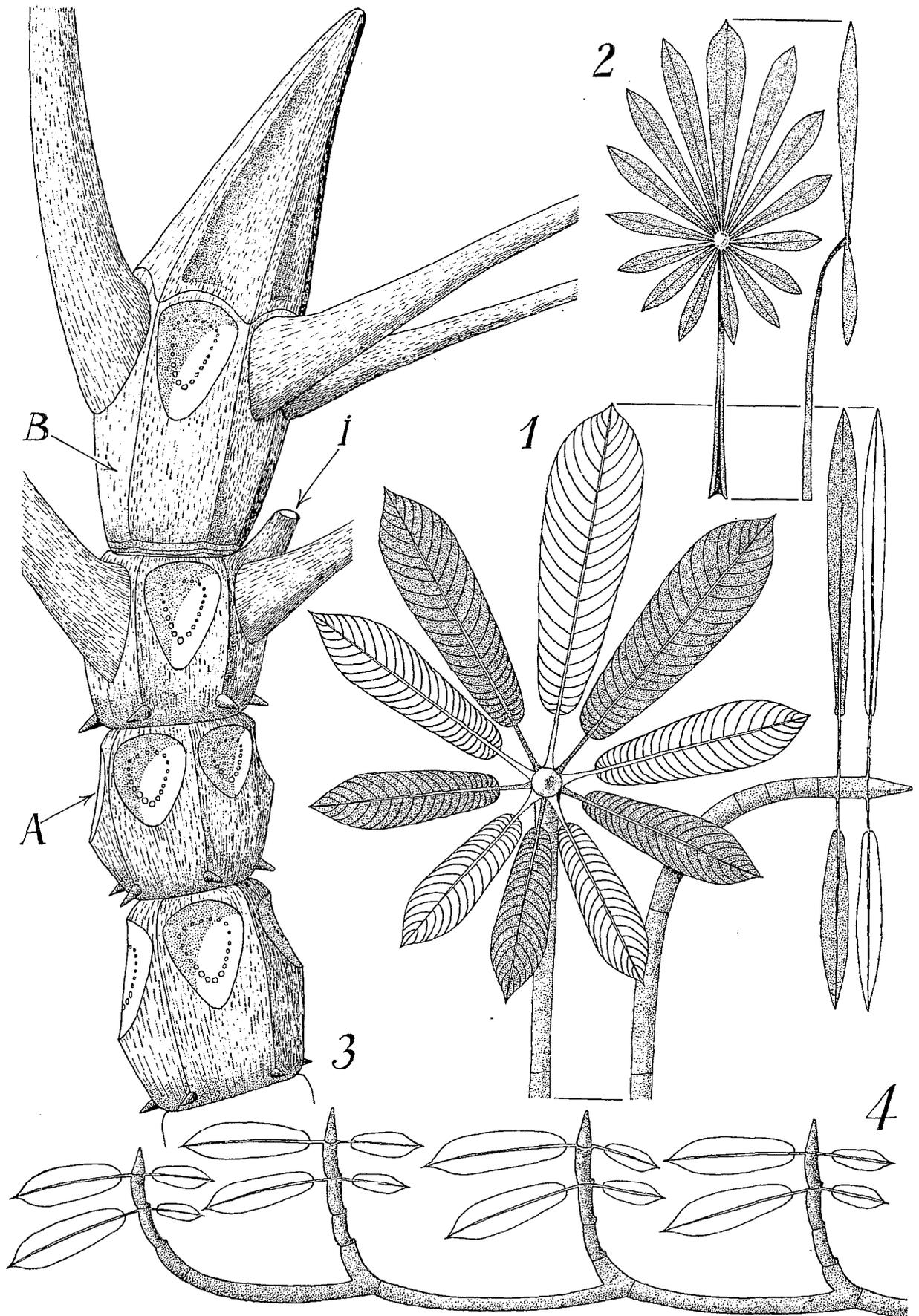
La figure 2 de la planche 7 montre la même coupe, mais pratiquée sur un rameau phyllomorphique du deuxième verticille. Le capuchon stipulaire est encore plus gonflé et sa paroi est prête à éclater sous la poussée des fleurs. Les boutons floraux ont 12 mm de hauteur environ, le tube de la corolle a subi un début d'allongement et, sur les placentas, la différenciation des ovules est maintenant presque achevée.

La figure 3 de la planche 7 montre l'aspect d'un rameau phyllomorphique du troisième verticille, au moment de la floraison. Les parois du capuchon stipulaire ont été irrégulièrement déchirées lors de la sortie des fleurs.

La figure 4 de la planche 7 montre un rameau du quatrième verticille chargé de fruits immatures. La structure de ces fruits, comme celle des fleurs, sera étudiée ultérieurement.

Au niveau du cinquième verticille, les fruits mûrs sont ouverts par les animaux, et tombent. Les feuilles de ce verticille ont beaucoup vieilli, elles sont rongées par les insectes, maculées de lichens et d'algues épiphylls. Dans le réceptacle que forment les bases foliaires cordées, des débris divers s'amassent, un terreau humide se forme où viennent s'implanter de nombreuses petites épiphytes accidentelles (voir la photographie de la pl. II).

Plus bas, les rameaux phyllomorphiques s'affaissent, se défeuilleent, et tombent. Au-dessous du sixième verticille, le tronc est nu, marqué de larges cicatrices ovales qui correspondent aux zones d'abscission des rameaux tombés (Pl. 4, fig. 4). Ce curieux phénomène de la caducité des rameaux avait déjà été signalé par R. d'O GOOD dans son étude taxonomique du genre *Schumanniohyton* (1926).



Une telle organisation végétative nous paraît extrêmement proche de la structure monocaule déjà signalée dans le genre *Pentagonia* :

Chez *Pentagonia gigantifolia* Ducke, les seules ramifications véritables sont les inflorescences, qui forment un revêtement dense à la partie supérieure du tronc.

Chez *Schumanniophyton magnificum* (K. Sch.) Harms, des ramifications apparaissent également, qui, comme les précédentes, assument les fonctions reproductives. Plus importantes que chez *Pentagonia*, ces ramifications latérales n'ont toutefois qu'un développement limité et une vie brève ; par leur comportement de feuilles, ces rameaux ne perturbent pas profondément la « conformité axiale » (CORNER, 1949) qui reste un des traits les plus frappants de la physionomie de cet arbre.

D'autres Rubiacées présentent des rameaux phyllomorphiques ; citons par exemple :

Tarenna bipindensis (K. Sch.) Brem. qui est un arbuste sarmenteux fréquent dans les sous-bois secondaires, de la Guinée jusqu'au Gabon. Bien que les physionomies soient très différentes, l'organisation végétative de *Tarenna bipindensis* est semblable à celle de *S. magnificum*.

Sur un tronc orthotrope, mince et souple, sont insérées des paires décussées de rameaux phyllomorphiques. Ces rameaux ont la même constitution que ceux de *S. magnificum* ; la seule différence structurale porte sur la paire foliaire distale dont l'anisophyllie n'est plus totale, mais partielle.

Comme chez *S. magnificum*, on peut comparer, sur un même pied, les différents stades de l'ontogénèse du rameau phyllomorphique ; du haut en bas du tronc, on observe d'abord des rameaux jeunes en croissance, puis des rameaux fleuris, puis des rameaux portant des fruits, enfin des rameaux âgés plus ou moins défeuillés. Plus bas encore, les rameaux sont cassés (ils ne possèdent pas de zone d'abscission) et le tronc est nu.

Tarenna bipindensis (K. Sch.) Brem. n'appartient pas à la tribu des Gardéniées, mais à une tribu voisine (Ixorées). Cependant, en ce qui concerne l'architecture végétative, la parenté du genre *Tarenna* avec la tribu des Gardéniées est évidente, ainsi que l'a déjà montré E. PETIT (1964).

3. UN AUTRE ARBRE A RAMEAUX PHYLLOMORPHIQUES : *Duroia aquatica* (Aubl.) Brem.

Le genre *Duroia* Aubl. comprend une vingtaine d'espèces réparties dans les forêts sempervirentes de l'Amazonie brésilienne et du plateau des Guyanes (voir la carte de répartition, Pl. 2). Nous avons pu étudier brièvement l'une d'entre elles, *Duroia aquatica* (Aubl.) Brem. L'organisation végétative de cette plante présente des analogies curieuses avec celle de *S. magnificum* et c'est pourquoi il nous a paru intéressant de réunir ici ces premières observations en espérant pouvoir les compléter ultérieurement. Les quelques figures qui les accompagnent constituent les premiers éléments de l'iconographie de cette espèce.

La planche 8 schématise un jeune pied de *Duroia aquatica* d'une hauteur totale de quatre mètres. Cette plante est immédiatement reconnaissable à l'admirable régularité de son port, et aux dimensions exceptionnelles de ses feuilles (plus de 60 cm de long).

Pl. 9. — *Duroia aquatica* (Aubl.) Brem. 1 L'aspect du rameau phyllomorphique, en vue apicale et en vue latérale. Longueur de la plus grande feuille, pétiole compris : 64 cm. ; 2 Comparaison avec une feuille composée, digitée (*Musanga cecropioides* R. Br., Moracées) ; 3 Après la floraison du rameau phyllomorphique (A), un bourgeon axillaire (B) se développe et repousse sur le côté à la base de l'inflorescence terminale (I). Remarquer le capuchon stipulaire qui coiffe l'apex du rameau. Hauteur des stipules : 36 mm ; 4 La croissance sympodiale des branches latérales. chez les arbres âgés. Référence : F. HALLÉ, n° 820, P.

Le tronc orthotrope porte des verticilles de quatre feuilles, régulièrement décussés. Tous les 80 cm environ, les bourgeons axillaires des feuilles du tronc se développent en un verticille de quatre rameaux latéraux.

Ces rameaux ont une allure caractéristique : ils émergent du tronc à l'horizontale, pour se redresser ensuite progressivement jusqu'à la verticale à leur extrémité. La phyllotaxie, le degré d'anisophyllie et la longueur des entre-nœuds varient au cours de la croissance du rameau latéral : dans la partie basale horizontale, à entre-nœuds longs (30-50 cm), les verticilles foliaires sont très fortement anisophylles, tandis qu'à l'extrémité verticale, les entre-nœuds n'ont que 3 cm de longueur, séparant des verticilles de cinq feuilles presque égales.

Rapidement, la partie basale du rameau se défeuille, tandis que des verticilles foliaires s'accumulent à la partie terminale. A ce stade, la ressemblance devient extrêmement frappante entre ce rameau latéral et une très grande feuille composée digitée. La planche 9 permet la comparaison du rameau phyllomorphique de *Duroia* avec la feuille de certaines Araliacées (*Cussonia*, *Schefflera*), Sterculiacées (*Chlamydocola*, *Tarrietia*), Bombacacées (*Adansonia*, *Pachyra*) ou Moracées (*Cecropia*, *Myrianthus*, *Musanga*).

Les formes de jeunesse de *Duroia aquatica* sont monocaules jusqu'à une hauteur d'environ trois mètres. Les premiers rameaux formés sont parfaitement comparables aux rameaux phyllomorphiques de *Schumanniophyton magnificum*, car, outre leur aspect de grandes feuilles composées, ils sont incapables d'allongement ultérieur et sont alors précocement caducs.

Une autre analogie réside dans le fait que la floraison accompagne invariablement l'arrêt de croissance du rameau phyllomorphique. Toutefois, après la floraison, un bourgeon axillaire du dernier verticille foliaire assure la reprise de croissance du rameau ; c'est ce que montre la figure 3 de la planche 9.

Enfin, lorsque l'arbre vieillit, ses branches latérales deviennent susceptibles de s'allonger linéairement de façon sympodiale (fig. 4, Pl. 9). La comparaison peut être faite, à ce stade, avec l'espèce suivante, *Schumanniophyton problematicum* (A. Chev.) Aubr.

4. UN ARBRE A BRANCHES PLAGIOTROPES LINÉAIRES : *Schumanniophyton problematicum* (A. Chev.) Aubr.

Il s'agit d'un petit arbre, relativement rare et localisé, dont la principale station connue est le sous-bois des forêts denses semi-décidues qui entourent la ville de Tiassalé, en Basse Côte d'Ivoire. C'est là que l'espèce fut découverte en février 1948, par Auguste CHEVALIER et Laurent AKÉ ASSI. Plus récemment, l'arbre a été retrouvé dans les localités suivantes :

- en Côte d'Ivoire : Région de Tabou, J.L. GUILLAUMET, n° 1680, ADIO
Région de Grand-Béréby-Néromer, J.L. GUILLAUMET, n° 1815, ADIO
- en Sierra Leone : Gola forest, SMALL, n° 679, K.
Kouabu, PYNÉ, n° 169, BR. ex K.
- au Ghana : Ateiku, VIGNE, n° FH 1506.

Ce petit arbre, qui ne dépasse pas 10 m de hauteur et 35 cm de diamètre à la base du tronc, présente, dans son organisation végétative, toute la simplicité et la rigueur géométrique qui caractérise le genre *Schumanniophyton*. La régularité s'exprime ici jusque dans le rythme de la croissance qui est en liaison très stricte avec le rythme saisonnier.

Cette plante d'un très grand intérêt théorique a été récemment l'objet d'une redescription complète (F. HALLÉ, 1962 et G. MANGENOT, 1965). Ici, c'est la dynamique de la croissance que nous nous proposons d'étudier.

Afin d'éviter les redites, nous condenserons à l'extrême tout ce qui, dans l'enchaînement des phénomènes, rappelle trop étroitement l'espèce voisine, *S. magnificum*, pour insister par contre sur quelques différences significatives.

a) *les stades de jeunesse : l'axe orthotrope ; les racines*

En ce qui concerne la germination, le déploiement de la plantule et les premiers stades de la croissance, jusqu'à l'apparition des premières ramifications, aucune différence significative importante ne distingue *S. problematicum* de *S. magnificum*. Comme chez cette dernière espèce, la phyllotaxie de l'axe orthotrope se modifie dans les premiers stades de la croissance : les feuilles de la jeune tige sont d'abord opposées par deux, puis verticillées par trois ; enfin, dans 60 % des cas, lorsque la tige atteint 3 m de hauteur environ, un nouveau changement de phyllotaxie se produit, qui porte à quatre le nombre des feuilles dans chaque verticille de l'axe orthotrope ; quelques arbres exceptionnels ont même des verticilles de cinq feuilles.

L'appareil souterrain est composé d'un robuste pivot orthotrope qui prolonge le tronc vers le bas. A peu de distance du collet, ce pivot émet une série de racines plagiotropes qui rayonnent dans les horizons superficiels du sol. Ces racines émettent à leur tour de nombreux drageons, qui couvrent le sol comme un semis, et dont la morphologie — à part l'absence des cotylédons — est exactement celle des formes de jeunesse issues des graines.

b) *le rythme saisonnier ; dynamique de la croissance*

Il est utile de rappeler ici les grands traits du régime pluviométrique saisonnier en Basse Côte d'Ivoire, où vivent les populations naturelles du *Schumanniphyton problematicum* :

L'année débute par la grande saison sèche (janvier, février, mars, avril) ; ensuite vient la grande saison des pluies (mai, juin, juillet) ; enfin s'installe, jusqu'à la fin de l'année, un régime de pluviosité moyenne, variable d'une année à l'autre (août, septembre, octobre, novembre, décembre).

En schématisant à l'extrême, on peut distinguer, dans l'année :

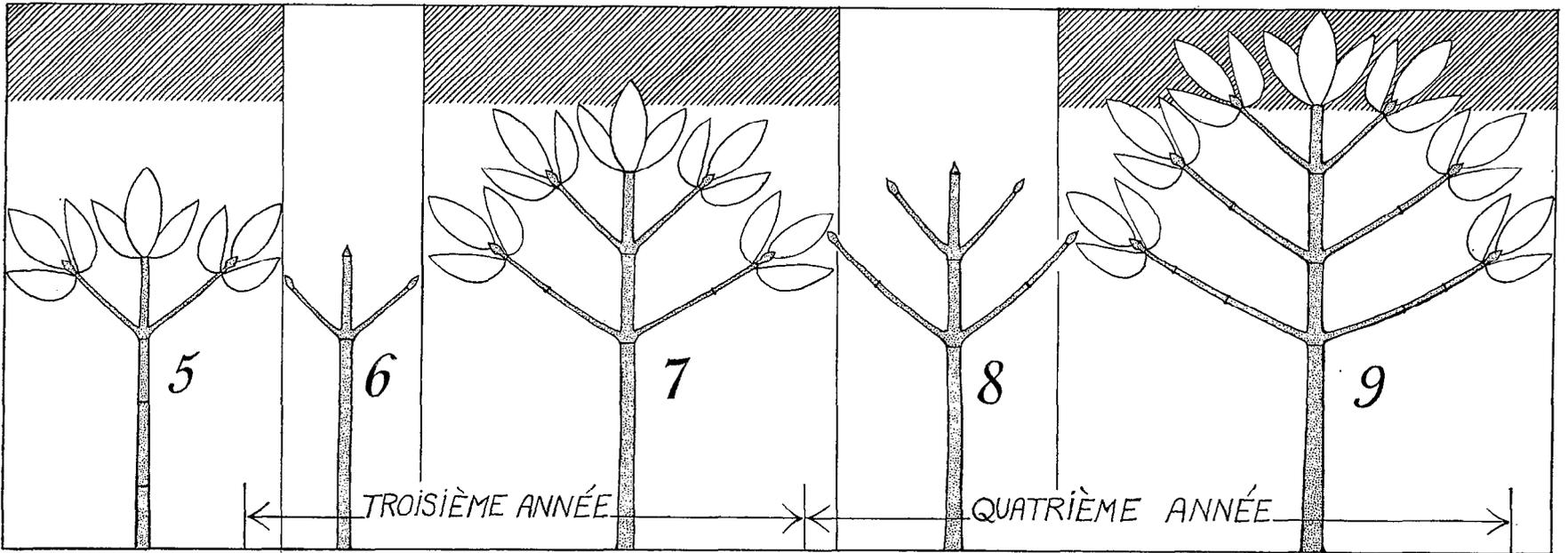
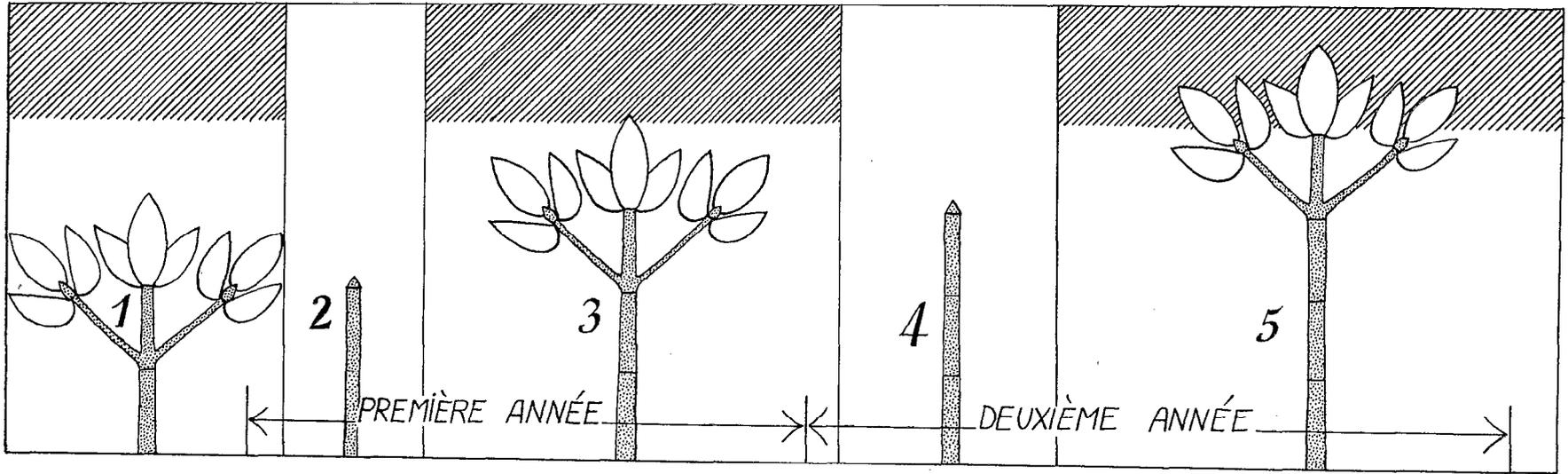
- une saison sèche de quatre mois : de janvier à fin avril ;
- une saison humide de huit mois : de mai à fin décembre.

Dans les conditions naturelles, c'est-à-dire en l'absence de toute intervention expérimentale, la croissance végétative de *Schumanniphyton problematicum*, ainsi que le déroulement de sa fonction reproductive, s'effectuent selon un rythme immuable, strictement accordé avec le rythme saisonnier schématisé ci-dessus.

Dans l'étude du rythme de croissance, plusieurs cas sont à considérer, selon l'âge de la plante. Pour simplifier, nous remplacerons, dans ce qui suit, l'âge de la plante par sa hauteur *H*, car une étude statistique rapide nous a démontré que cette approximation est valable.

H inférieure à 80 cm, tige non ramifiée

La croissance de la plantule est rapide et s'effectue indépendamment du cycle des saisons. Dans la première année, l'axe orthotrope s'allonge continuellement de plusieurs entre-nœuds. Corrélativement, les feuilles de la plantule ne sont pas caduques en saison sèche et l'axe porte donc plusieurs verticilles



foliaires superposés (2 à 4). Cette croissance continue se poursuit jusqu'à ce que la jeune tige soit âgée de 4-5 ans et haute environ de 80 cm. Il s'agit là d'une valeur moyenne, certains pieds à croissance rapide pouvant dépasser un mètre sans se ramifier.

H comprise entre 80 et 120 cm, apparition des rameaux phyllomorphiques

Pendant cette période, le rythme d'allongement de la jeune plante se ralentit, se régularise, et peu à peu s'accorde avec le rythme saisonnier. C'est aussi la période où apparaissent les premières ramifications, ainsi que le montrent les figures 1 à 5 de la planche 10.

Chaque année, au début de la saison sèche, les feuilles tombent ; pendant quatre mois la plante reste défeuillée. En avril, un peu avant les premières pluies, le bourgeon apical s'ouvre et l'axe orthotrope s'allonge d'un nouvel entre-nœud, terminé par un verticille de nouvelles feuilles.

Dans le même temps, les bourgeons axillaires supérieurs des feuilles de l'année précédente sont entrés eux aussi en activité : ils produisent un verticille de rameaux latéraux.

A part quelques différences spécifiques portant sur la forme des limbes et la longueur de l'entre-nœud distal, ces premiers rameaux latéraux de *S. problematicum* sont rigoureusement identiques à ceux du *S. magnificum* : comme chez cette espèce, ils ont l'aspect et le comportement d'une grande feuille trifoliolée. Le capuchon stipulaire qui les termine contient des ébauches florales abortives dont l'apparition est liée, là encore, à l'arrêt de fonctionnement du méristème édificateur.

Vers la fin décembre, ces rameaux phyllomorphiques s'affaissent, se défeuillent, puis tombent. L'axe orthotrope se défeuille également ; pendant les quatre mois de saison sèche, la jeune tige reste nue, totalement dépourvue de feuilles ou de rameaux, semblable à ce qu'elle était l'année précédente, mais plus longue d'un entre-nœud orthotrope.

En avril, avant les pluies, le bourgeon apical s'ouvre à nouveau, et le cycle recommence.

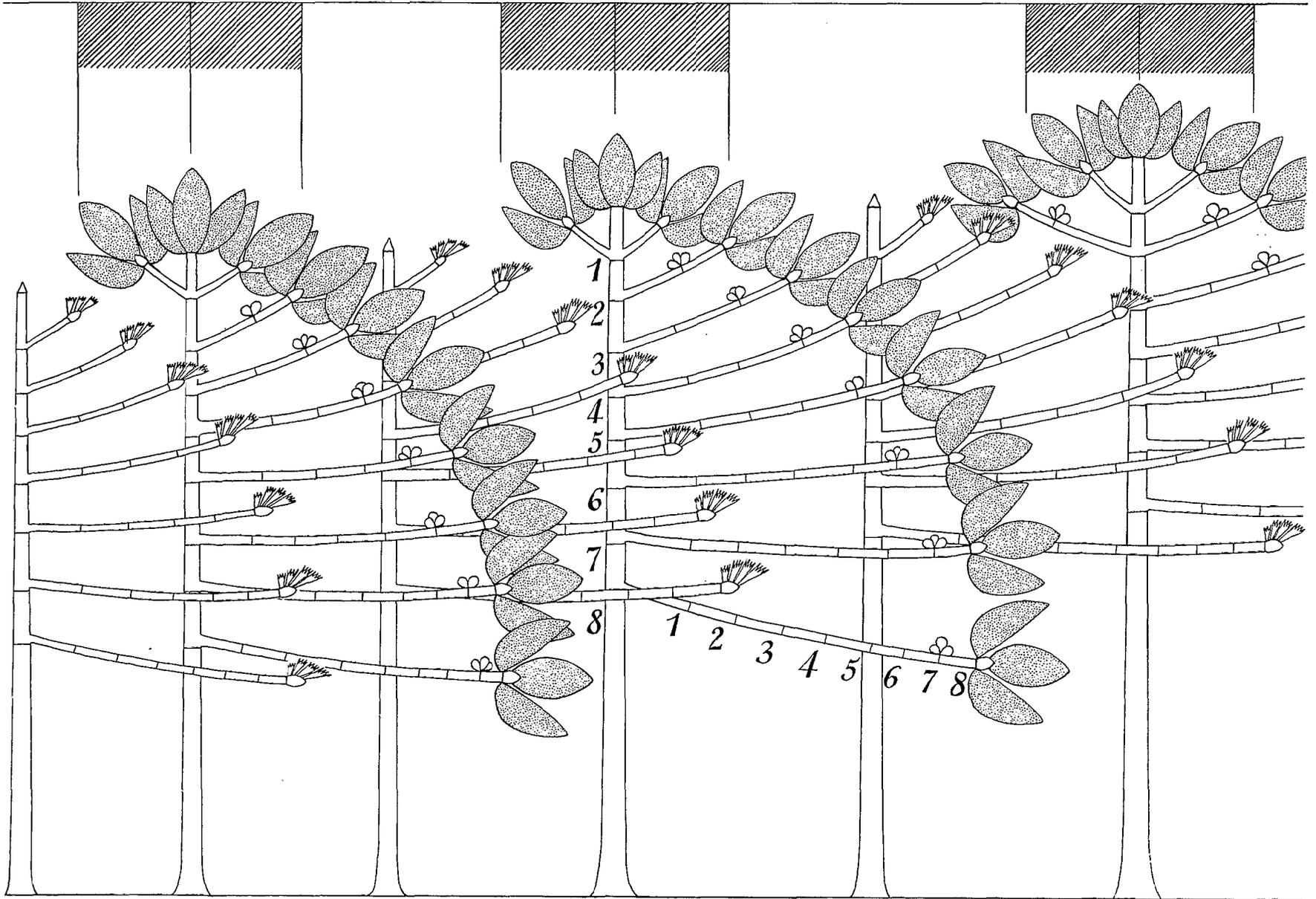
Ce rythme se continue de façon régulière pendant plusieurs années (Pl. 10, fig. 1 à 5). Pendant toute cette période, les synthèses chlorophylliennes du végétal sont assurées par un petit nombre de feuilles, exactement 12 si la phyllotaxie orthotrope est d'ordre 3, ou 16 si la phyllotaxie orthotrope est d'ordre 4. Toutefois, la surface assimilatrice est considérable, chaque limbe atteignant communément 400 cm² de surface. Les feuilles du genre *Schumanniphyton* sont les plus grandes que l'on puisse trouver, en Afrique, dans la famille des Rubiacées (J. MOUTON, inéd. 1962).

H supérieure à 120 cm, apparition des branches plagiotropes

A partir d'une hauteur moyenne de 120 cm, on constate une modification importante par rapport aux phénomènes précédemment décrits (voir Pl. 10, fig. 5 à 9).

Le premier symptôme de changement apparaît au début d'une saison sèche : comme chaque année, à cette époque, l'arbre se défeuille, **mais les rameaux défeuillés restent attachés au tronc** (Pl. 10, fig. 6). Un peu avant les pluies, en même temps qu'un deuxième verticille de rameaux apparaît au sommet de l'arbre, **chacun des rameaux du verticille inférieur s'allonge d'un nouveau segment feuillé, dont la structure est celle du rameau phyllomorphique lui-même** (Pl. 10, fig. 7).

Pl. 10. — *Schumanniphyton problematicum* (A. Chev.) Aubr. Le rythme de croissance de l'arbre juvénile étudié pendant 4 années successives. Les saisons humides sont représentées par des hachures obliques, les saisons sèches sont en blanc. **1 à 5** La plante a une hauteur comprise entre 80 et 120 cm. ; chaque année, il se forme un nouveau verticille de rameaux phyllomorphiques, caducs en saison sèche. **5 à 9** La plante dépasse 120 cm. de hauteur ; les rameaux ne sont plus caducs en saison sèche, et ils s'allongent chaque année d'un nouveau segment.



A partir de ce stade, le comportement du rameau phyllomorphique est donc bien différent ici de ce qu'il était dans l'espèce *S. magnificentum* : incapable d'allongement et précocement caduc chez l'espèce gabonaise, ce rameau est devenu pérennant chez l'espèce ivoirienne, et susceptible de s'allonger, en s'ajoutant de nouvelles structures semblables à lui-même. Nous ne l'appellerons plus un « rameau phyllomorphique », mais une branche plagiotrope. Une étude morphologique ultérieure, page 51, nous permettra de mieux comprendre ces différences de comportement. Observons pour l'instant la dynamique d'ensemble de la croissance.

Cette année-là le jeune arbre va porter deux verticilles de branches superposées (Pl. 10, fig. 7). Le même phénomène se reproduisant les années suivantes, l'arbre va porter des verticilles de branches de plus en plus nombreux. Les premières branches plagiotropes formées n'ont qu'une vie brève (2 à 3 ans), donc une longueur relativement faible. Mais il existe, le long du tronc, un gradient de différenciation qui conduit à une augmentation progressive des possibilités d'allongement des branches : à mesure que l'arbre vieillit, la longévité de ses branches s'accroît, ainsi que leur longueur.

Un arbre de taille moyenne (8-10 m) porte, au sommet du tronc vertical, six ou sept verticilles de branches, ces branches elles-mêmes étant d'autant plus longues qu'elles sont plus vieilles, c'est-à-dire situées à un niveau plus bas sur l'axe orthotrope. Chaque année, en fin de saison sèche, un nouveau verticille de branches plagiotropes est ajouté au sommet du tronc, en même temps que chacune des branches déjà existantes s'allonge d'un nouveau segment ; c'est là le rythme définitif, qui se poursuivra pendant toute la vie de l'arbre. Il est à noter que si le rythme de croissance et le rythme saisonnier sont parfaitement accordés dans les conditions naturelles, une expérience simple permet de dissocier facilement ces deux rythmes. Il suffit en effet de défeuiller la plante, à n'importe quel moment de la saison humide, pour voir apparaître, au bout d'une quinzaine de jours, un nouvel entre-nœud sur l'axe orthotrope et de nouveaux segments feuillés aux extrémités de toutes les branches plagiotropes. Les feuilles ont donc, au stade où elles sont pleinement développées et fonctionnelles, une action inhibitrice sur la croissance ultérieure de la plante.

Pour être complets, nous voudrions ajouter, à ce rythme végétatif, le rythme de la reproduction sexuelle. C'est ce qui a été fait dans la planche 11 qui couvre une période de plus de trois ans.

Bien que la plante produise continuellement des ébauches florales, la floraison effective n'intervient que très tardivement, et seuls les vieux pieds fleurissent (*H* supérieure à 5 m environ).

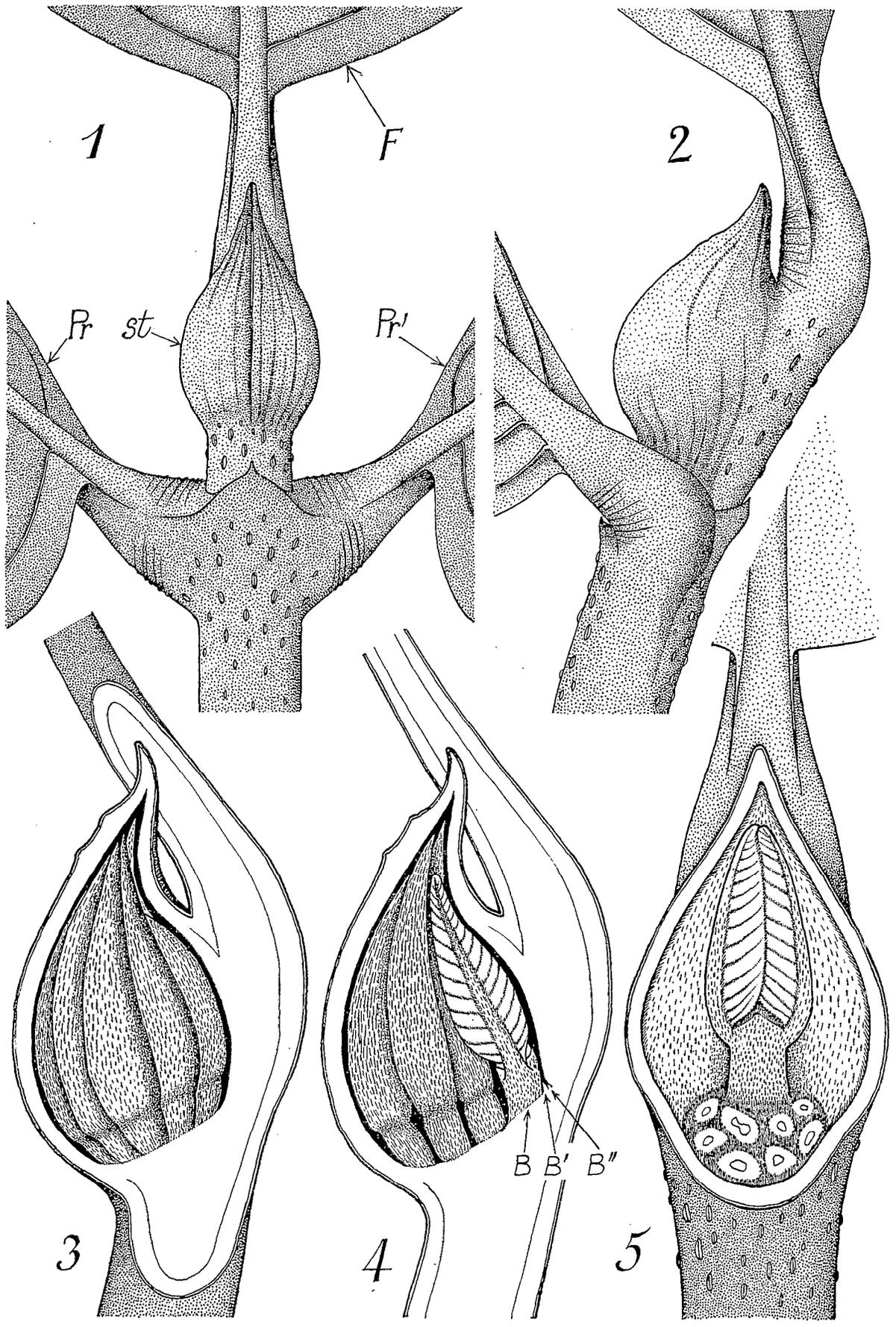
Au fort de la saison sèche, pendant une courte période du mois de février, l'arbre défeuillé se couvre de grandes fleurs blanches. C'est sous cet aspect que l'espèce a été découverte, en février 1948, par Auguste CHEVALIER, Jacques MIÈGE et Laurent AKÉ ASSI. La floraison des branches plagiotropes est terminale, et ce n'est qu'après la fécondation de ces fleurs et la chute des corolles qu'intervient l'allongement végétatif.

Les fruits, par contre, mûrissent en saison humide, lorsque l'arbre est couvert de feuilles.

La planche 11 permet encore plusieurs remarques intéressantes concernant l'organisation végétative de l'arbre adulte :

- sur les parties âgées des branches plagiotropes, les traces des deux entre-nœuds inégaux formés chaque année subsistent sous forme de cicatrices annulaires jumelées ;
- sur une branche donnée, le nombre de ces cicatrices indique l'âge de la branche considérée.

Pl. 11. — *Schumanniohyton problematicum* (A. Chev.) Aubr. : Représentation schématique du rythme de la croissance et du rythme sexuel. Les saisons humides sont représentées par des hachures obliques, les saisons sèches sont en blanc. Sur l'arbre du milieu est indiquée la corrélation entre l'allongement annuel du tronc, et celui des branches plagiotropes. La branche la plus basse, qui présente 7 paires de cicatrices foliaires jumelées, est dans sa 8^e année.



Par exemple, une branche qui porte cinq paires de cicatrices, est dans la sixième année. De plus, une corrélation existe entre l'âge d'une branche et le niveau de son insertion sur le tronc : une branche de cinq ans appartient toujours (sauf anomalie) au cinquième verticille à partir de l'apex ;

— le segment d'allongement annuel de la branche plagiotrope diminue d'importance d'année en année ; la branche s'allonge donc d'autant moins vite qu'elle est plus âgée ; lorsqu'elle est vieille d'une dizaine d'années, elle tombe. Ceci explique que le tronc, quelle que soit sa taille, ne porte généralement pas plus d'une dizaine de verticilles superposés.

Une étude morphologique et biologique va maintenant nous permettre de rendre compte des différences structurales qui séparent *S. problematicum* et *S. magnificentum*.

c) Structure et biologie de la branche plagiotrope

Nous ne reviendrons pas sur l'organisation externe de la branche plagiotrope, qui a été décrite récemment (F. HALLÉ, 1962 et G. MANGENOT, 1965). Du reste, le segment d'allongement annuel de cette branche est extérieurement semblable, aux détails près, au rameau phyllomorphique de *S. magnificentum* (voir plus haut).

Nous voudrions plutôt faire ici l'étude des fonctionnements méristématiques qui permettent l'allongement rythmique de cette branche.

Les figures 1 et 2 de la planche 12 montrent l'aspect externe du capuchon qui coiffe l'extrémité de la branche plagiotrope tel qu'il se présente au début de la saison des pluies, lorsque l'arbre est couvert de nouvelles feuilles.

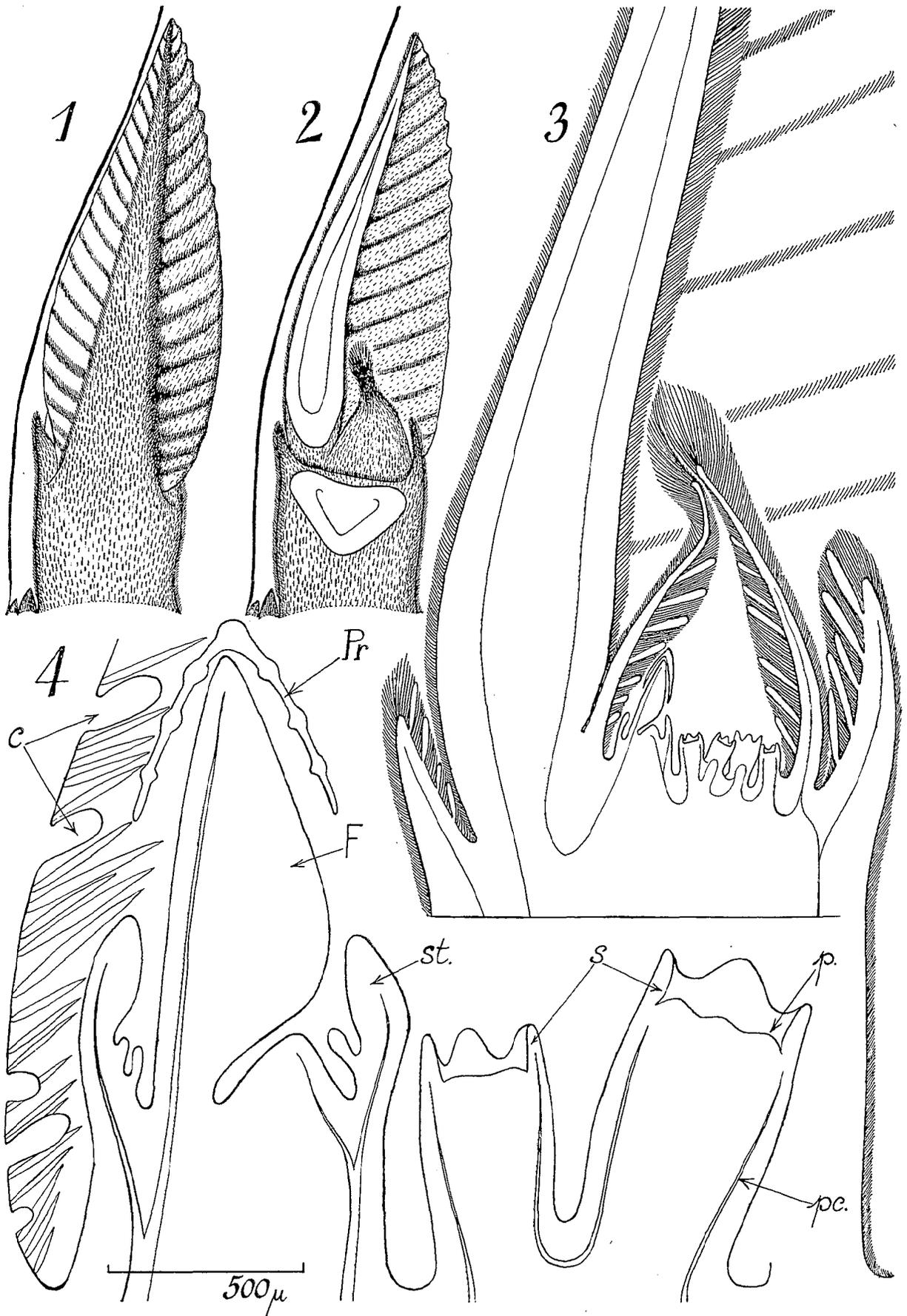
La valeur morphologique de ce capuchon est évidente : il s'agit des stipules de la paire foliaire anisophylle qui termine l'entre-nœud distal court. Ces stipules sont accolées en un organe creux, hermétiquement clos, dont les parois épaisses et coriaces sont extérieurement recouvertes d'une couche subéreuse. La cavité interne, d'environ 30 mm de hauteur et 25 mm de largeur, est tapissée d'une pilosité extrêmement dense, soyeuse et argentée, entremêlée de cérocystes. La face supérieure (adaxiale) de l'organe est marquée d'un sillon longitudinal qui correspond à la ligne de suture des deux stipules.

Lorsqu'on pratique une ouverture dans le capuchon stipulaire (fig. 3), on aperçoit tout d'abord une dizaine de boutons floraux enclos dans leurs calices spathacés. Serrés les uns contre les autres, ces boutons semblent occuper la totalité du volume intérieur. Mais une coupe longitudinale (fig. 4) met en évidence, tout au fond de la cavité, adossée au pétiole de la feuille impaire médiane, une petite pousse feuillée d'environ 25 mm de long ; nous employons ce terme de « pousse » pour la commodité de l'exposé, bien qu'il ne recouvre aucune notion morphologique définie. Il s'agit en fait, nous le verrons plus loin, d'un bourgeon de type particulier, intermédiaire entre un bourgeon latent et un bourgeon à développement anticipé.

La figure 4 met en évidence, derrière la pousse, deux bourgeons sériaux *B'* et *B''*.

La figure 5, dans laquelle le capuchon stipulaire a été ouvert par sa face supérieure, et vidé de ses boutons floraux, représente cette même pousse vue de face. Notons que la présence de cette pousse, et

Pl. 12. — Le capuchon stipulaire qui termine la branche plagiotrope de *Schumanniphyton problematicum* (A. Chev.) Aubr. 1 et 2 L'aspect externe, de face et de profil. Hauteur du capuchon stipulaire : 35 mm. *Pr* et *Pr'* sont les préfeuilles du rameau plagiotrope, *F* est la feuille impaire médiane ; 3 Les boutons floraux, enclos dans leurs calices en forme de spathes. Hauteur moyenne : 30 mm ; 4 Coupe longitudinale du capuchon stipulaire mettant en évidence la pousse de relai *B* et les deux bourgeons sériaux *B'* et *B''* ; 5 Le capuchon stipulaire a été ouvert par sa face supérieure et vidé de ses boutons floraux. Hauteur de la pousse de relai : 25 mm. Herbar de référence : F. HALLÉ, n° 227, P.



des deux bourgeons sériaux qui l'accompagnent, constituent la première différence significative entre le capuchon stipulaire de *S. problematicum* et celui de *S. magnificum* : il s'agit là, évidemment, de l'ébauche du segment végétatif qui assurera, à la saison sèche prochaine, l'allongement de la branche plagiotrope. Chez *S. magnificum*, où cette ébauche n'existe pas, le rameau plagiotrope est incapable d'allongement.

Les différentes parties caractéristiques du segment d'allongement sont déjà en place, reconnaissables en dépit de leur taille réduite : on retrouve le long entre-nœud basal et sa paire de préfeuilles, le court entre-nœud distal et sa feuille impaire médiane.

L'activité mitotique est probablement terminée, au moins pour l'essentiel, dans cet organe, qui apparaît absolument complet. Sa croissance, lors de la prochaine saison sèche, mettra en jeu, principalement, des élongations et des différenciations cellulaires. Ces modifications intéresseront tout spécialement les tissus de soutien, presque absents, ainsi que les tissus conducteurs qui sont encore très rudimentaires puisqu'on ne trouve, à ce stade, que quelques rares trachéïdes dans l'entre-nœud basal.

La figure 1 de la planche 13 donne une image de cette pousse de relai, vue de profil, insérée au fond du capuchon stipulaire. Dans la figure 2, une feuille de la paire isophylle a été enlevée, et la feuille impaire médiane a été sectionnée longitudinalement pour montrer le petit capuchon stipulaire dont elle est déjà pourvue : c'est un petit organe conique, velu, haut de 7 mm environ.

La figure 3, montre, à une échelle supérieure, la coupe longitudinale de ce deuxième petit capuchon stipulaire. Cette coupe fait apparaître un fait bien curieux : au fond de la cavité interne du capuchon stipulaire, on retrouve, **préformées deux années à l'avance**, une inflorescence embryonnaire, ainsi qu'une nouvelle petite pousse qui représente, ici encore, l'ébauche du segment d'allongement de la branche plagiotrope.

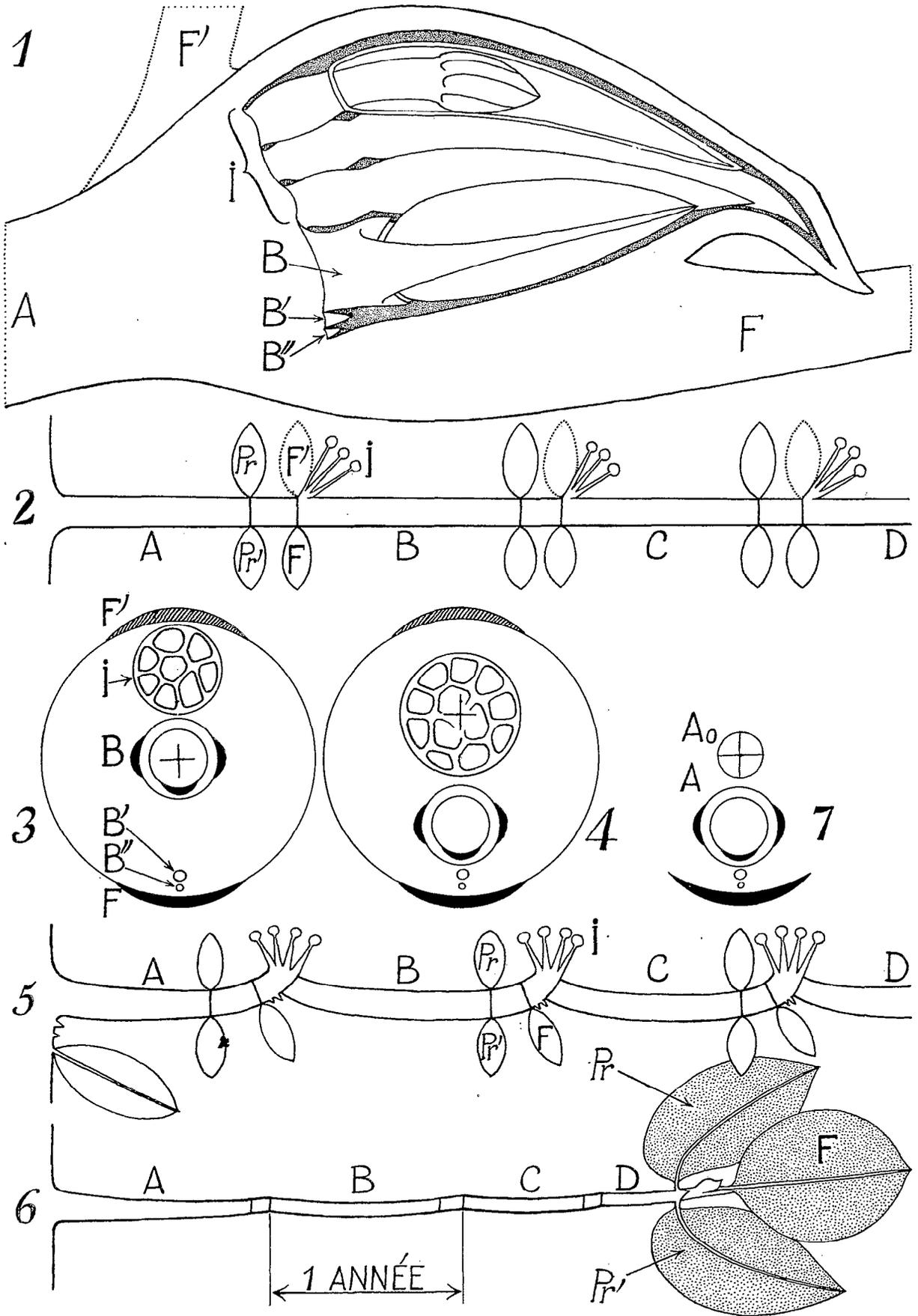
Les ébauches florales sont encore très rudimentaires. La petite pousse, par contre, possède déjà à son extrémité, les trois feuilles caractéristiques avec leurs appareils stipulaires, ainsi que le montre la figure 4. L'ensemble de la pousse végétative et des ébauches florales est immergé dans l'abondante sécrétion des cérocystes qui tapissent la paroi. Cette figure 4 permet de vérifier que l'anisophyllie de la paire foliaire distale est déjà complète : la deuxième feuille n'apparaît jamais, au moins dans les conditions normales (1).

Le développement du segment d'allongement annuel s'effectue en deux ans. Au cours de cette période, l'ontogenèse ne se déroule pas de façon régulière, mais par une série de trois crises d'activité mitotique alternant avec de longues périodes de repos d'environ un an chacune ; ces périodes de repos sont déterminées, nous l'avons vu, par la présence des feuilles fonctionnelles. Le rythme qui fait succéder les crises mitotiques avec les périodes de repos est évidemment lié au rythme climatique annuel. Les phénomènes s'enchaînent de la façon suivante :

A la fin d'une première saison sèche, en avril, tandis que s'allongent toutes les branches plagiotropes de l'arbre, une première ébauche se forme, correspondant à la figure 4 de la planche 13. Pendant toute l'année qui va suivre, les mitoses sont totalement arrêtées et l'ébauche n'évolue absolument plus.

(1) On trouve parfois (F. HALLÉ, n° 877, P.) des branches atypiques dont la paire foliaire distale est complète, quoique fortement anisophylle. Cela, qui constitue une anomalie rare pour le genre *Schumanniphyton*, devient la règle chez certaines espèces du genre *Rothmannia*.

Pl. 13. — Dissection du capuchon stipulaire (suite). 1 La pousse de relai, vue de profil, insérée au fond du capuchon stipulaire. Hauteur : 25 mm. 2 L'une des préfeuilles a été enlevée et la feuille médiane a été sectionnée longitudinalement ; 3 Coupe longitudinale du capuchon stipulaire « de deuxième ordre ». Hauteur : 7 mm ; 4 La pousse de relai et les ébauches florales. C : cérocystes ; Pr : préfeuille ; St : stipule des préfeuilles ; F : feuille impaire médiane ; s : ébauche du calice ; p : ébauche de la corolle ; Pc : cordon procambial encore indifférencié.



En avril suivant, à la fin de la deuxième saison sèche, une nouvelle crise d'activité mitotique va amener l'ébauche jusqu'au stade correspondant aux figures 1 et 2. Une nouvelle inhibition totale du développement se produit au cours de l'année suivante, durant laquelle on ne constate qu'un léger renforcement de la vascularisation de l'ébauche. Au mois d'avril de la troisième année, le capuchon stipulaire se déchire et le rameau allonge enfin à la lumière ses deux entre-nœuds feuillés.

Nous dirons ici quelques mots du développement des fleurs chez l'arbre adulte, qui s'effectue en corrélation avec celui de l'ébauche végétative :

À la fin d'une première saison sèche, les ébauches florales apparaissent sur le fond du capuchon stipulaire de « deuxième ordre ». Ce sont de petits massifs cellulaires de 500 μ de hauteur, sur lesquels on distingue seulement les pièces périanthaires, encore très réduites (Pl. 13, fig. 4).

L'évolution des ébauches florales est alors bloquée jusqu'au mois d'avril de l'année suivante. Lors de cette deuxième saison sèche, les boutons floraux parviennent au stade des figures 3 et 4 de la planche 12. Les diverses pièces florales sont en place, mais la méiose n'est pas encore commencée. Dans l'ovule, il est encore impossible, à ce stade, de distinguer la cellule-mère des mégaspoires. La deuxième année s'écoule sans changements histologiques ni cytologiques notables.

Enfin, au mois d'avril de la troisième année, la méiose s'effectue simultanément dans les anthères et dans les ovules ; immédiatement ensuite le capuchon stipulaire se déchire et la floraison a lieu, suivie de peu (une semaine environ) par l'allongement de la branche plagiotrope.

d) Valeur morphologique du segment d'allongement annuel

C'est là une question qui n'a pas encore été envisagée, et qui n'est pas simple. Nous redonnons ici (Pl. 14, fig. 1) la coupe d'un capuchon stipulaire de *S. problematicum*.

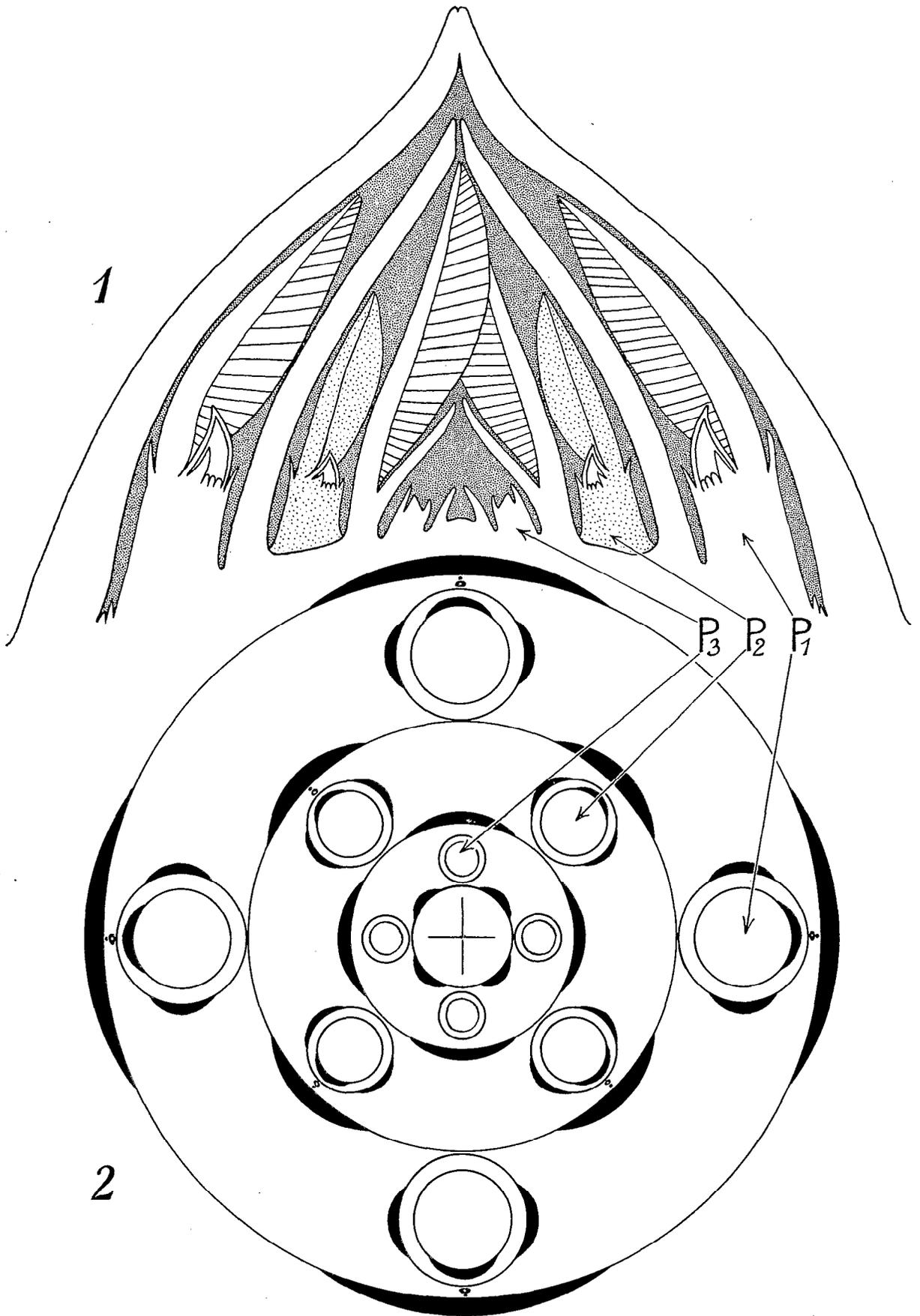
Le problème est de déterminer la valeur morphologique du segment d'allongement *B*. Deux hypothèses contradictoires peuvent être envisagées :

1) Le segment *B* résulte du fonctionnement du méristème apical du segment précédent *A*. La branche plagiotrope est un **monopode**. Dans cette hypothèse, le produit axillaire de la feuille *F* est limité aux 2 bourgeons sériaux (*B'* et *B''*) ; quant à l'inflorescence, elle doit être considérée comme un produit axillaire de la feuille *F'*, cette feuille elle-même n'apparaissant jamais, au moins dans les conditions naturelles. Cette première hypothèse est représentée par le schéma 2 et le diagramme 3.

2) Le segment *B* est un produit axillaire de la feuille *F* ; cette feuille axille ainsi, non pas deux, mais trois bourgeons sériaux dont le premier (« tête de série », MOENS, 1963) est à développement anticipé et à vocation plagiotrope. La branche plagiotrope est alors un **sympode**. Dans cette deuxième hypothèse, l'inflorescence est terminale par rapport à la branche *A*, et la feuille virtuelle *F'* est dépourvue de tout produit axillaire. Le diagramme 4 et le schéma 5 matérialisent cette deuxième hypothèse.

Bien que nous n'ayons pas pu trouver de solution vraiment rationnelle à ce problème, nous essaierons de trancher entre ces deux hypothèses.

Remarquons d'abord que l'argument morphologique classique qui devrait permettre de résoudre le problème est inutilisable dans le cas présent. Cet argument, rappelons-le, est basé sur l'orientation des préfeuilles du segment *B* : si le segment *B* est un produit axillaire de la feuille *F*, ses deux préfeuilles doivent se trouver dans un plan perpendiculaire à celui de la paire foliaire *FF'* ; ceci est une règle générale pour la grande majorité des Dicotylédones.



Les préfeuilles du segment *B* sont bien dans un plan perpendiculaire au plan *FF'* ; et cependant, il nous est impossible d'en tirer une conclusion.

En effet, à cause de la décussation régulière des paires foliaires successives chez les Rubiacées, la première paire foliaire du segment *B* aurait la même disposition si ce segment dérivait du méristème apical du segment *A*. En d'autres termes, que le segment *B* soit terminal ou axillaire, sa première paire foliaire a la même orientation et il est donc impossible d'en tirer argument.

Malgré l'insuffisance du raisonnement morphologique classique, nous pensons que les quelques remarques réunies ci-dessous permettront de choisir entre les deux hypothèses :

1. La branche plagiotrope, figurée ici (Pl. 14, fig. 6) a l'allure zigzagante des sympodes, ce qui est un indice à retenir.

Il faut remarquer ici que ce sympode, si c'en est un, n'est pas constitué d'entre-nœuds simples, mais d'une succession d'articles binodaux.

2. Il est difficile d'admettre que l'inflorescence soit le produit axillaire d'une feuille *F'* qui n'existe pas et qui n'apparaît jamais, même aux stades les plus précoces de l'ontogenèse. Ceci n'est pas véritablement une impossibilité (cf. les fleurs sans bractées des Crucifères) ; cependant, il est plus simple de penser que le produit axillaire de la feuille *F'* a disparu avec la feuille elle-même ; et donc, que la branche plagiotrope a une croissance sympodique.

3. La comparaison avec *S. magnificum* confirme cette hypothèse. Chez cette espèce, le méristème apical du rameau phyllomorphique différencie, avant de disparaître, des ébauches florales terminales qui, suivant l'âge de la plante, resteront à l'état d'ébauches abortives, ou donneront effectivement des fleurs. Il est hors de doute que l'inflorescence soit terminale chez cette espèce, ce qui conduit à penser qu'il en est de même ici. D'autres Gardéniées (*Rothmannia*, *Gardenia*, *Bertiera*, etc.) nous montreront plus loin des exemples évidents d'inflorescences terminales.

4. Il est facile, sur la branche plagiotrope en place, d'ouvrir latéralement le capuchon stipulaire, et de supprimer le segment *B*. Dans ces conditions, à la fin de la saison sèche, c'est le bourgeon *B'* qui va se développer. L'axe qui se forme s'allonge verticalement en différenciant des verticilles foliaires décussés : c'est donc un axe orthotrope typique. De la même façon, il est facile de montrer que le bourgeon *B''* est également orthotrope.

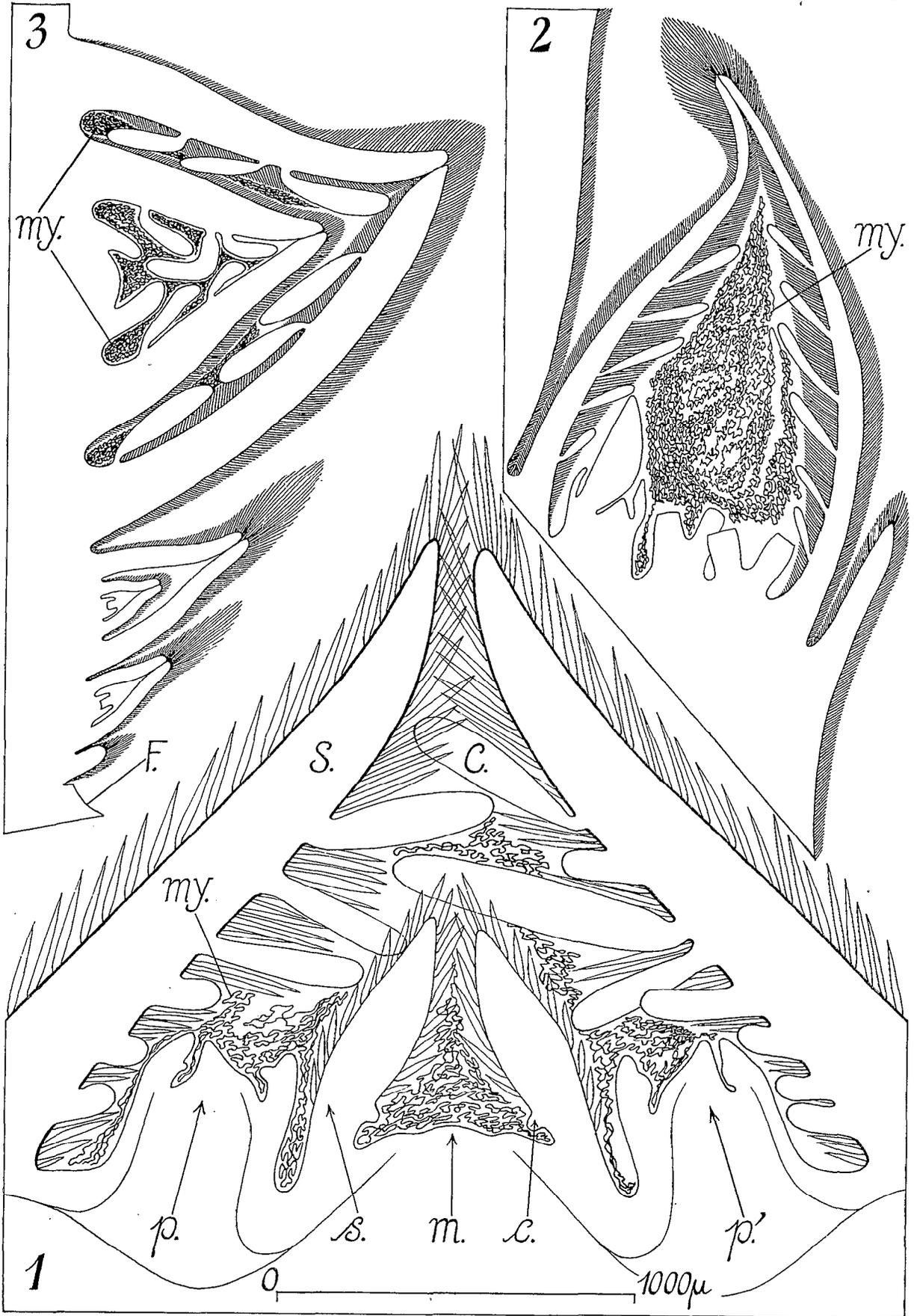
Ce résultat étant connu, une comparaison s'impose entre l'ensemble *BB'B''* et la série gemmaire axillée par une feuille du tronc orthotrope : l'identité est rigoureuse jusque dans le détail (voir les diagrammes 4 et 7 de la Pl. 14).

Tout se passe comme si la feuille impaire distale de la branche plagiotrope axillait une série gemmaire semblable à celle du tronc ; ou, en d'autres termes, comme si la branche plagiotrope perdait, à son extrémité distale, sa différenciation plagiotrope.

Cette dédifférenciation est très évidente chez de nombreux arbres tropicaux du type « arbres à étages » ou « arbres pagodes » (CORNER, 1949) ce qui tend à confirmer son existence chez *Schumanniphyton*, bien qu'elle y soit peu visible.

Chez *Terminalia*, *Achras*, *Sloanea*, etc., les branches plagiotropes présentent, au cours de leur croissance, des réversions périodiques vers l'orthotropie : après un certain temps de croissance horizontale, l'axe plagiotrope se redresse, reprend l'aspect morphologique d'un axe orthotrope, et émet un ou plusieurs nouveaux axes plagiotropes de relai ; la croissance est donc sympodique.

Pl. 15. — Structure du bourgeon apical du tronc de *S. problematicum*. 1 Schéma de la coupe longitudinale. Hauteur des stipules protectrices : 25 mm. ; 2 Diagramme. Remarquer la succession des futurs axes plagiotropes *P*₁, *P*₂, *P*₃. Le plus interne, *P*₃, d'une hauteur de 500 μ sera fonctionnel dans 3 ans.



Nous interprétons de la même manière les branches plagiotropes de *Schumanniophyton*. Malgré les difficultés d'interprétation sur le plan de la morphologie statique, la morphologie comparée nous amène à conclure que les branches latérales de cet arbre sont des sympodes. Chaque année, le méristème apical disparaît après avoir produit des fleurs ; un méristème latéral prend le relai jusqu'à l'année suivante.

Le sympode ainsi formé est cependant « intégré » de façon si parfaite que sa véritable nature est loin d'être évidente.

e) *Le bourgeon apical de l'axe orthotrope*

Le tronc est terminé par un verticille de quatre feuilles, dont les fortes stipules triangulaires sont accolées en une pyramide close de 20 à 25 mm de hauteur, protégeant le méristème apical et les ébauches de feuilles et de rameaux qui dérivent de son fonctionnement.

La planche 15 montre l'organisation interne de ce bourgeon terminal, qui est schématisé en coupe longitudinale dans la figure 1 et sous forme de diagramme dans la figure 2.

On constate que le méristème apical a différencié trois cycles successifs d'ébauches plagiotropes, alternant avec quatre pyramides stipulaires. Si l'on se souvient que l'axe orthotrope s'allonge d'un entrenœud par an, on en pourra déduire que les branches plagiotropes passent trois années dans le bourgeon terminal de l'arbre avant de s'épanouir à la lumière ; ces branches sont donc **préformées trois années à l'avance**.

Leur ontogenèse ne se déroule pas de façon continue au cours de ces trois années : elle se fait par une série de quatre crises mitotiques, correspondant à quatre saisons sèches, alternant avec de longues périodes de repos qui correspondent aux saisons humides et qui sont dues à la présence des feuilles fonctionnelles portées par la plante.

Outre la longue préformation des branches plagiotropes, l'étude du bourgeon apical du tronc va nous apprendre un autre fait bien singulier, et encore inexplicable.

La figure 1 de la planche 16 représente la partie centrale du bourgeon terminal d'un tronc. Le méristème apical (*m*) est entouré d'une première pyramide stipulaire (*s*) âgée de quelques mois seulement, et dont les cérocystes (*c*) ne sont pas encore fonctionnels.

Dans la pyramide stipulaire d'un an (*S*), quelques cérocystes déjà sont mûrs, et leur sécrétion en remplit toute la cavité interne, immergeant les diverses ébauches qu'elle contient.

La goutte visqueuse et translucide de liquide doré secrété par les cérocystes constitue un « milieu biologique » extrêmement particulier, dans lequel un organisme vivant se développe ; il s'agit d'un champignon siphomycète dont les hyphes très fins (diamètre moyen : 1 μ) et abondamment ramifiés, ont envahi toute la place disponible, ainsi que le montre la figure 1, planche 16.

Nous ne pouvons pas affirmer que ce champignon soit un hôte absolument constant des pyramides stipulaires de *Schumanniophyton*. Cependant, nous l'avons trouvé dans le bourgeon terminal de tous les troncs étudiés, provenant de nombreux arbres d'âges variés, et à diverses époques de l'année. Il s'agit toujours d'une seule et même espèce fungique.

Pl. 16. — Localisation du champignon endophyte (*my*) dans les bourgeons de *S. problematicum*. 1 Partie centrale du bourgeon apical du tronc. *m* : méristème. *s* : ébauche stipulaire. *c* : ébauche de cérocyste. *p* et *p'* : ébauches d'axes plagiotropes. *S* : pyramide stipulaire âgée d'un an, possédant à son intérieur quelques cérocystes fonctionnels *C*. ; 2 Capuchon stipulaire apical d'axe plagiotrope ; 3 Série de quatre bourgeons à l'aisselle d'une feuille *F* de l'axe orthotrope. Le bourgeon supérieur, de 2 mm de hauteur, est fait de trois pyramides stipulaires emboîtées, les feuilles correspondantes étant réduites ou nulles.

Il semble peu probable que ce *Siphomycète* soit un simple parasite, envahissant secondairement des structures déjà formées car on ne le retrouverait pas avec une régularité telle. D'autre part, un parasite devrait traverser les stipules : or nous n'avons pas trouvé trace d'hyphes mycéliens dans l'épaisseur des tissus stipulaires, ni même au contact de ces derniers. Les hyphes semblent limités à la gouttelette de cérïdes ; ils ont leur densité maximale autour des pointes mortifiées des cérocystes en sécrétion. Sans entrer dans la glande elle-même, des hyphes de gros diamètre (2-3 μ) forment à ce niveau des pelotons extrêmement serrés (voir photo pl. III).

Plutôt qu'un simple parasite, il semble que ce champignon soit un **endophyte** constant qui, se trouvant dans le bourgeon terminal du tronc par suite d'une infestation dont nous discuterons plus loin le mécanisme, se transmet d'une année sur l'autre, au cours de l'allongement du tronc, à la faveur de l'emboîtement des pyramides stipulaires successives. (1)

WINCKLER, RACIBORSKI (1900) et KOERNICKE (1918) ont signalé la présence d'un champignon proche du genre *Capnodium*, dans les cryptes glandulaires des feuilles de certaines Malvacées. Ce champignon n'altère pas la structure de la glande et il est considéré par KOERNICKE comme simplement épiphyte (cité par SCHNELL, CUSSET et QUENUM, 1963).

Nous avons tenté d'élucider le mécanisme de l'infestation initiale, et de la transmission du champignon au cours de la croissance de l'arbre. Bien que notre explication soit hypothétique, nous la mentionnons ici, puisqu'elle permet de rendre compte de l'ensemble des faits observés.

f) *L'endophyte ; l'infestation et la transmission*

Nous avons vu que, dans les stades qui suivent immédiatement la germination, la pyramide stipulaire qui coiffe l'apex de la tigelle est largement ouverte à son sommet ; par l'orifice font saillie quelques cérocystes, immédiatement reconnaissables à leur couleur orangée et à l'aspect gluant qu'ils doivent à la couche de cérïdes dont ils sont recouverts. L'ensemble rappelle curieusement un arbuscule stigmatique couronnant un ovaire (Pl. 3, fig. 5 et 7).

Il est possible que l'infestation initiale du végétal par le champignon se fasse à ce stade. On conçoit qu'une spore puisse être captée par un cérocyste, qu'elle germe, et que le mycélium ainsi formé puisse envahir la pyramide stipulaire béante.

Nous ne pouvons avancer aucune preuve à l'appui de cette manière de voir, et une vérification expérimentale nous eût entraînés trop loin de notre sujet. Mais nous avons noté que la disposition naturelle des organes rendait cette interprétation fort plausible. Quoiqu'il en soit, les hyphes mycéliens sont déjà présents dans le capuchon stipulaire de la plantule, depuis un stade précoce.

La plantule continuant sa croissance, les pyramides stipulaires successives se ferment de plus en plus, jusqu'à enclorre hermétiquement leur sécrétion interne de cérïdes ; le champignon est alors devenu un véritable endophyte. A ce stade, les hyphes mycéliens ont une densité beaucoup plus faible que chez l'arbre adulte : ceci s'explique aisément, puisque la jeune plante a une croissance continue et relativement rapide.

Au cours de la croissance de l'axe orthotrope, chaque nouvelle pyramide stipulaire se différencie

(1) Nous avons pu également observer un champignon analogue dans le bourgeon terminal du tronc chez l'espèce gabonaise *S. magnificum*. Mais les conditions de l'observation, sur matériel fixé, étaient beaucoup moins bonnes (Herbier de référence : G. COURS et N. HALLÉ, n° 5950, P). Il semble que la présence d'un champignon endophyte dans les bourgeons puisse être considérée comme une des caractéristiques du genre *Schumanniohyton*. Nous n'avons trouvé de faits analogues chez aucune autre Gardéninée.

à l'intérieur de la précédente, ce qui permet d'interpréter très simplement la transmission du mycélium. La figure 1 de la planche 16 montre ainsi une pyramide stipulaire naissante (*s*) largement ouverte à son sommet, donc facilement accessible aux hyphes mycéliens qui occupent la cavité stipulaire de l'année précédente (*S*).

Cette figure rend également compte d'un fait nouveau : la transmission de l'endophyte depuis le bourgeon apical du tronc jusqu'aux bourgeons apicaux des branches plagiotropes.

L'ébauche plagiotrope (*p*, *p'*), préformée trois années à l'avance, apparaît au fond de la pyramide stipulaire d'un an. Au cours de la croissance de cette ébauche, l'endophyte va se trouver enfermé sous les stipules de la feuille impaire distale. En effet, quel que soit l'âge de la branche plagiotrope, c'est-à-dire, quel que soit son niveau sur le tronc, son capuchon stipulaire terminal contient toujours l'endophyte, ainsi que le montre la figure 2 de la planche 16.

La transmission de l'endophyte au cours de l'allongement de la branche plagiotrope s'effectue de façon simple, puisque chaque nouveau capuchon stipulaire se différencie à l'intérieur du précédent.

Enfin, cet endophyte possède une troisième localisation : on le trouve dans les bourgeons orthotropes dormants, du haut en bas du tronc de l'arbre (Pl. 16, fig. 3). Sa présence à cet endroit s'explique aisément, puisque ces bourgeons, comme les branches plagiotropes, se différencient précocement dans le bourgeon apical.

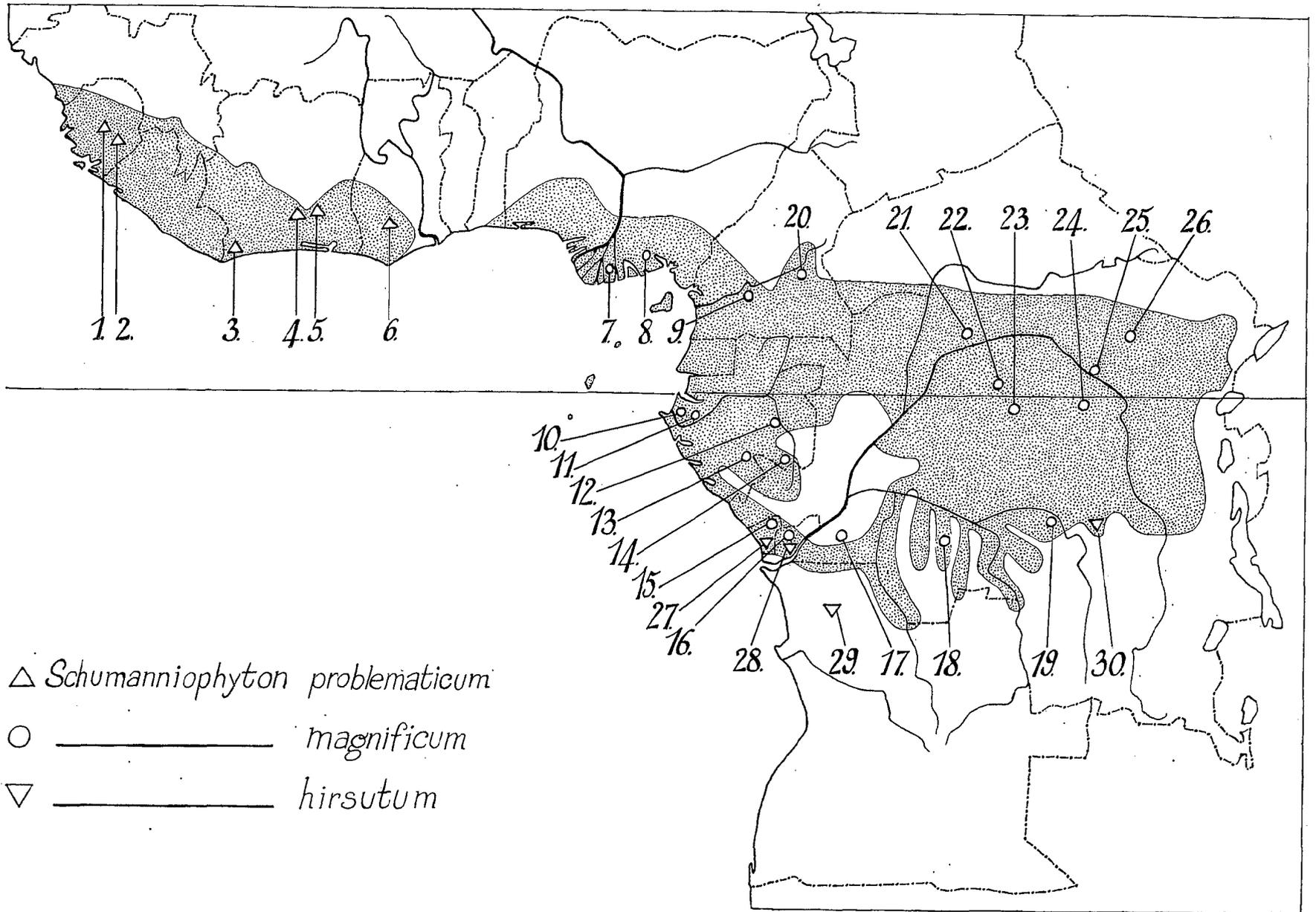
Dans les conditions normales, ces bourgeons n'évoluent pas ; l'endophyte s'y développe, d'année en année, dans le même volume restreint, et c'est à l'intérieur de ces bourgeons dormants du tronc que l'on trouve la plus forte densité d'hyphes mycéliens. Si le tronc se trouve brisé, l'un de ces bourgeons dormants se développe : le nouvel axe orthotrope possèdera d'emblée l'endophyte. Toutefois, l'accroissement du diamètre du tronc finit par disloquer les bourgeons dormants. En coupant un tronc âgé dans sa partie basale, on provoque l'apparition d'un bourgeon néoformé, sans endophyte, qui assure la régénération du tronc. Dès son apparition hors du rhytidôme de la souche, ce rejet présente des capuchons stipulaires clos, et il n'est donc pas réinfesté comme le serait une plantule. On peut obtenir ainsi un arbre sans endophyte, dont la croissance et la morphologie sont d'ailleurs parfaitement normales.

On voit que l'organisation végétative si particulière de *Schumanniophyton problematicum* (A. Chev.) Aubr., favorise très singulièrement l'implantation et la transmission d'un endophyte ; d'une année à l'autre, au cours de l'allongement rythmique des axes aériens, cet endophyte se transmet de façon quasiment mécanique, à la faveur de l'emboîtement des stades embryonnaires successifs. Il est très remarquable de constater que tous les méristèmes aériens de l'arbre vivent au contact de cérides colonisés par un champignon ; toute l'activité méristématique qui édifie l'appareil végétatif aérien se déroule dans ces conditions très particulières.

Relativement au champignon lui-même, nous ne pouvons donner aucune précision, n'ayant jamais pu observer sa reproduction sexuée. Il faut noter ici le mode de vie étrange de ce cryptogame, qui se développe dans un milieu très visqueux, non miscible à l'eau, et dans une obscurité totale. Le Laboratoire de Phytopathologie du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé a pu isoler ce champignon à partir des bourgeons dormants du tronc, et le conserver en cultures pures sur un milieu nutritif artificiel.

Chez des Rubiacées, Psychotriées et Ixorées, VON FABER (1912) puis ADJANOHOON (1957) ont étudié des bactéries symbiotiques dont la transmission au cours de la croissance s'effectue par infestation des ébauches foliaires au stade où elles sont encore enfermées sous les stipules des feuilles précédentes. L'analogie est frappante avec le mécanisme de la transmission du champignon endophyte de *Schumanniophyton*.

Mais le mécanisme de l'infestation initiale de la plante est extrêmement différent : les bactéries des Psychotriées pénètrent dans les ébauches florales et jusque dans le sac embryonnaire des ovules. Les germes bactériens se perpétuent à travers la reproduction sexuée et sont présents dans les graines.



Dans les jeunes capuchons stipulaires de *Schumanniphyton*, la disposition des ébauches florales (Pl. 16, fig. 2) rendrait aisé l'établissement d'un mécanisme analogue. Cependant, nous n'avons trouvé aucun indice qui permette de penser que les choses se passent autrement que nous l'avons dit plus haut.

g) *une incidence taxonomique — le problème du démembrement du genre Schumanniphyton Harms*

Rappel historique : Malgré le nombre restreint d'espèces, le genre *Schumanniphyton* a posé de nombreux problèmes aux taxonomistes, sans doute à cause de la rareté de ces plantes et de la difficulté qu'il y a à se procurer des échantillons d'herbier bien représentatifs. L'historique du genre *Schumanniphyton* est longue et complexe. Nous en donnons ici un résumé chronologique :

1855 : WELWITSCH découvre en Angola (district de Cazengo) une plante nouvelle et énigmatique. Elle ne sera étudiée que 43 ans plus tard (1898).

1896 : Karl SCHUMANN crée le genre *Tetrastigma* pour une plante nouvelle récoltée par ZENKER au Cameroun : *Tetrastigma magnificum* K. Sch.

1897 : Le nom générique de *Tetrastigma* se révèle caduc, ayant déjà été utilisé pour une Ampélidacée asiatique. Harms crée le genre *Schumanniphyton* et la plante devient *S. magnificum* (K. Sch.) Harms.

1898 : La plante de WELWITSCH (1855) est étudiée et décrite par Hiern sous le nom de *Chalazocarpus hirsutus* Hiern.

1913 : WERNHAM donne le nom de *Randia immanifolia* Wernh. à une plante récoltée par TALBOT au Nigeria. En fait, il s'agit du *S. magnificum*.

1926 : GOOD décrit une nouvelle espèce, originaire du Cameroun : *Schumanniphyton trimerum* Good. Critiquant l'opinion de HIERN (1898), il publie d'autre part une recombinaison, *Schumanniphyton hirsutum* (Hiern) Good.

1930 : TAYLOR critique l'opinion de GOOD (1926) et réhabilite le genre *Chalazocarpus*. Il décrit également une nouvelle espèce, originaire des forêts du Mayombe, *Schumanniphyton umbraticola* Taylor.

1948 : Auguste CHEVALIER dédie à l'éminent botaniste africain Laurent AKÉ ASSI, une plante nouvelle, récoltée dans la forêt de Divo, en Basse Côte-d'Ivoire : *Assidora problematica* A. Chev.

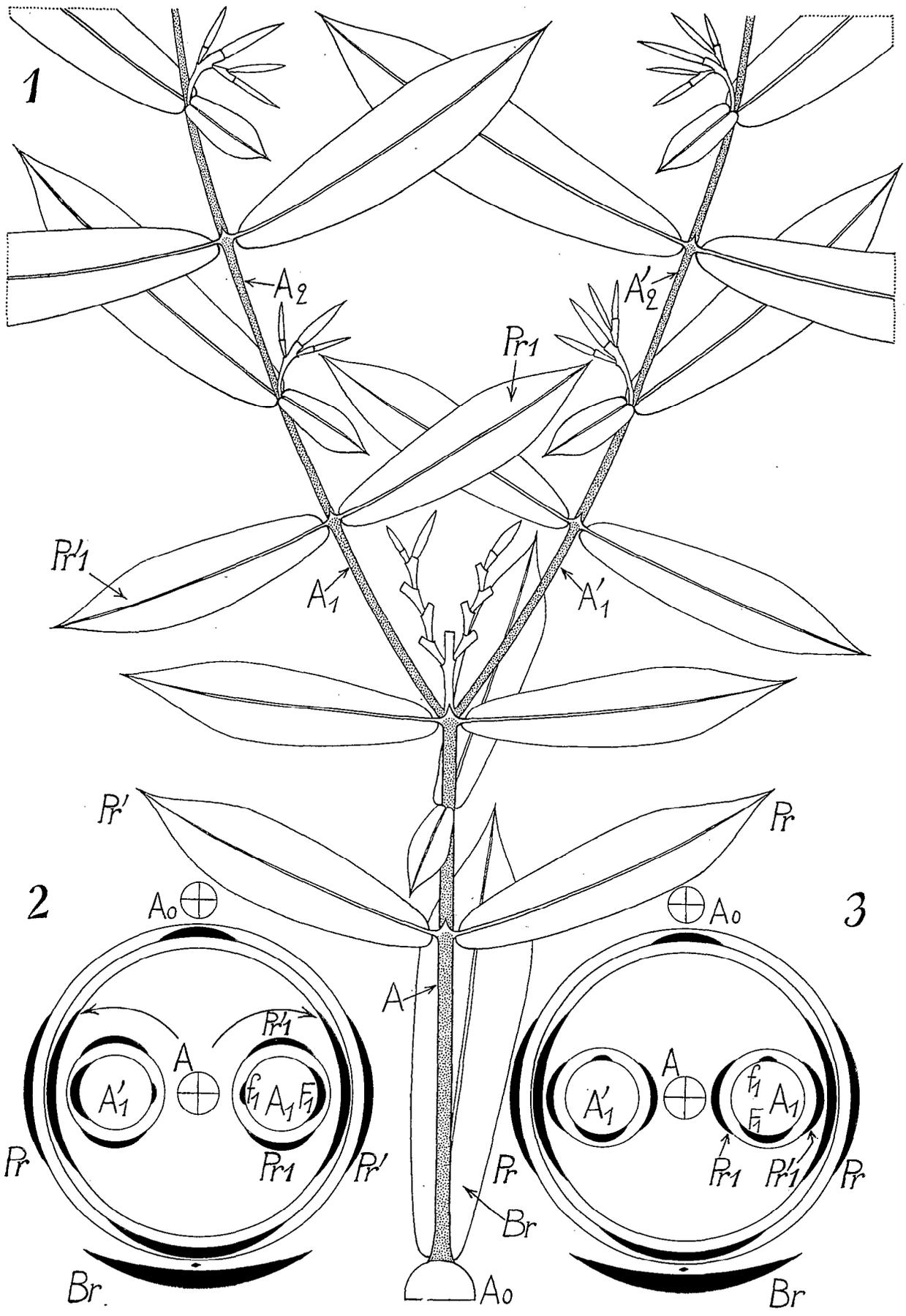
Pl. 17. — Carte de répartition du genre *Schumanniphyton* Harms.

1 à 6. — *Schumanniphyton problematicum* (A. Chev.) Aubr. 1 Kpuabu, Gaura chiefdom (position approximative), PYNE, n° 169 ; 2 Gola forest (position approximative), SMALL, n° 679 ; 3 Région de Tabou, GUILLAUMET, n° 1680 et 1815 ; 4 Région de Tiassalé, AKÉ ASSI, n° 438, 551, 1178, 4330, 5408 ; 5 N'Douci, F. HALLÉ, n° 227 ; 6 Ateiku (position approximative), VIGNE, n° FH 1506. Cette espèce a été introduite à l'Arboretum de la forêt du Banco, et au jardin Botanique d'Adiopodoumé (Abidjan).

7 à 26. — *Schumanniphyton magnificum* (K. Sch.) Harms. 7 Degema, TALBOT, n° 3681 ; 8 Oban, TALBOT, n° 189 ; Ikom, LATILO et OKEKE, n° FHI 31807 ; Calabar, ONOCHIE et OKAFOR, n° FHI 35999 ; 9 Environs de Yaoundé, cité par GOOD (1926) ; 10 Région de Libreville, KLAINE, SN, et MOREL, n° SRG 71 ; 11 Région d'Abanga, N. HALLÉ, n° 2330, 2370, 2461 ; Etéké, N. HALLÉ et G. COURS, n° 5950, 6054 ; 12 Région de Lastourville ; 13 Haute N'Gounié ; 14 Haut Ogoué, LE TESTU, n° 8583 ; 15 Belize, cité par GOOD (1926) et TAYLOR (1930) ; 16 Temvo, VERMOESEN, n° 1960 ; Luki, TOUSSAIN, n° 209 ; 17 Thysville, COMPÈRE, n° 1313 ; 18 Mangbunu, GÉRARD, n° 168 ; 19 Sankuru, SAPIN, SN ; 20 Bertoua, NANA, n° 319 ; 21 Binga, CROEGAERT, n° 40 ; 22 Befale, EVRARD, n° 14216 ; 25 Yangambi, LOUIS, n° 3538, 6357, 7581, 11276, 16267 ; GERMAIN, n° 129 ; 26 Zobia, GÉRARD, n° 3455 ; cette espèce a été introduite au Jardin Botanique d'Adiopodoumé (Abidjan).

27 à 30. — *Schumanniphyton hirsutum* (Hiern) Good.

27 Buco-Zau, cité par GOOD (1926) ; Luki, DONIS, n° 2116, COMPÈRE, n° 65 ; 29 Cazengo (position approximative), cité par GOOD (1926) ; 30 forêt de Nkuta-Lukolela, FLAMIGNI, n° 10383. Cette dernière espèce a également été introduite au Jardin Botanique d'Adiopodoumé (Abidjan).



1959 : Dans la deuxième édition de la flore forestière de Côte d'Ivoire, le Professeur AUBRÉVILLE rattache la plante de CHEVALIER au genre *Schumanniohyton*. L'espèce prend le nom de *S. problematicum* (A. Chev.) Aubr.

Les auteurs précédemment cités distinguent donc, au total, 5 espèces réparties en deux genres :

- *Schumanniohyton magnificum* (K. Sch.) Harms.
- *Schumanniohyton trimerum* Good.
- *Schumanniohyton umbraticola* Taylor.
- *Schumanniohyton problematicum* (A. Chev.) Aubr.
- *Chalazocarpus hirsutus* Hiern.

Etat actuel de la question :

L'examen des herbiers de Paris et de Bruxelles, les observations effectuées en Côte d'Ivoire et qui ont été poursuivies parallèlement par N. HALLÉ au Gabon, nous permettent une mise au point d'ordre taxonomique :

1. Les genres *Chalazocarpus* et *Schumanniohyton* ne doivent pas être séparés. Le nom générique de *Schumanniohyton* étant d'une année antérieur à l'autre, la plante angolaise doit s'appeler *Schumanniohyton hirsutum* (Hiern) Good.

2. Les auteurs ont indûment multiplié le nombre des espèces d'Afrique Equatoriale. En accord avec N. HALLÉ (Flore du Gabon, Rubiacées), nous considérons *S. magnificum*, *S. trimerum* et *S. umbraticola* comme des variations d'une espèce unique. Par raison d'antériorité, cette espèce doit porter le nom qui lui fut donné par HARMS en 1918 : *Schumanniohyton magnificum* (K. Sch.) Harms.

3. Deux groupes, différents par des caractères structuraux importants, peuvent être distingués dans le genre *Schumanniohyton* :

Premier groupe : Les feuilles tombent en saison sèche. Les axes plagiotropes, caducs dans les stades juvéniles de la plante, deviennent ensuite pérennants et s'allongent chaque année

Ce premier groupe vit dans les régions à saisons sèches longues et bien marquées. Il habite les forêts mésophylles qui entourent, au Nord et au Sud de l'Equateur, le massif forestier sempervirent d'Afrique Centrale (voir Pl. 17).

Deux espèces nettement distinctes :

- *Schumanniohyton problematicum* (A. Chev.) Aubr. : Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Ghana.
- *Schumanniohyton hirsutum* (Hiern) Good : Angola, Congo-Brazzaville, Congo-Portugais, Congo ex Belge.

Deuxième groupe : Le feuillage est persistant. Les axes plagiotropes sont incapables d'allongement et rapidement caducs : ces plantes se comportent donc, pendant toute leur vie, comme les formes juvéniles des espèces du premier groupe.

Pl. 18. — Structure de la branche plagiotrope de *Massularia acuminata* (Benth). Bullock ex Hoyle. 1 La branche plagiotrope, vue par dessus. A_0 représente le tronc de l'arbre. Longueur du monopode trinodal A : environ 60 cm. Longueur des articles binodaux A_1, A_2 , etc., environ 30 cm. Longueur des limbes foliaires : 25-35 cm. ; 2 et 3 Diagramme de la partie basale de la branche plagiotrope, montrant les deux premiers articles binodaux avant la torsion (2) et après la torsion (3). Herbar de référence : F. HALLÉ, n° 911, P. Côte d'Ivoire.

Une espèce assez variable, très largement répandue en Afrique Equatoriale, dans des régions de forêts denses sempervirentes à saisons sèches brèves et peu marquées : *Schumanniohyton magnificum* (K. Sch.) Harms : Nigeria, Cameroun, Gabon, Congo Brazzaville, Congo Portugais, Congo ex Belge.

5. UN AUTRE ARBRE A BRANCHES PLAGIOTROPES LINÉAIRES : *Massularia acuminata* (Benth.) Bullock ex Hoyle.

Il s'agit ici d'un arbuste répandu en Afrique tropicale humide, depuis la Sierra Leone jusqu'au Congo. On le trouve dans les sous-bois des forêts intactes ou secondaires, où il est souvent très abondant. Le genre *Massularia* est monospécifique.

De cette plante, nous ne ferons qu'une étude très brève. En effet, bien que l'aspect général de *Massularia* ne rappelle guère *Schumanniohyton problematicum*, nous avons trouvé entre les deux organisations végétatives des analogies très étroites, qui témoignent d'une parenté très stricte entre les deux genres. Notre étude sera donc surtout comparative :

a) la germination, l'axe orthotrope, le rythme de croissance

La germination est épigée. Les cotylédons, elliptiques, sont stipulés. La phyllotaxie est d'emblée définitive sur l'axe orthotrope : les feuilles sont opposées et décussées. Ces feuilles de l'axe orthotrope ont un limbe cordé symétrique.

La croissance orthotrope n'est pas rythmique, mais lente et régulière ; adulte, cette plante ne semble soumise à aucun rythme de croissance, et elle fleurit et fructifie régulièrement toute l'année.

b) les axes plagiotropes, étude descriptive

Comme dans le genre *Schumanniohyton*, des branches plagiotropes florifères se développent aux aisselles des feuilles du tronc. Toutefois, chez *Massularia*, ces branches n'apparaissent pas à toutes les aisselles foliaires de l'axe orthotrope : un rythme morphogénétique interne à la plante fait alterner, le long du tronc, les paires foliaires à bourgeons axillaires latents et les paires foliaires axillant des branches plagiotropes (le plus souvent, on trouve deux paires de branches décussées, alternant avec 1-6 paires foliaires à bourgeons latents).

Les branches plagiotropes de *Massularia acuminata* ont une structure parfaitement constante et régulière. L'une d'elles, vue par dessus, est schématisée dans la figure 1 de la planche 18.

La croissance de la branche plagiotrope s'effectue en deux temps :

1. Dans un premier temps, très bref, la croissance est monopodiale. Le monopode formé est composé de trois entre-nœuds, et porte trois paires foliaires décussées. La première et la dernière de ces paires foliaires se développent horizontalement : elles sont isophylles et à limbes dissymétriques. La deuxième est à développement vertical : ses limbes sont symétriques, et très inégaux.

Après avoir produit ces trois entre-nœuds, le méristème édificateur du monopode s'épuise en différenciant une inflorescence terminale.

A ce stade, avec une régularité parfaite, deux phénomènes nouveaux interviennent, dont l'organisation végétative de *Schumanniohyton* ne nous avait pas montré d'exemple : la **ramification dichasiale** et la **torsion interne** des axes plagiotropes.

La ramification dichasiale : de part et d'autre de l'inflorescence terminale du monopode, deux nouveaux axes plagiotropes apparaissent. Cette symétrie dans la ramification est à mettre en relation

avec l'isophyllie de la paire foliaire distale. Dans le genre *Schumanniphyton*, par contre, la paire foliaire distale est anisophylle, et la ramification, dissymétrique.

La torsion interne : la première paire foliaire (préfeuilles) de chacun des deux nouveaux axes est ontogénétiquement à développement vertical : en fait, elle se développe dans un plan horizontal, par suite d'une torsion de 90° intervenant au cours de l'élongation de l'entre-nœud basal de l'axe (voir Pl. 18, diagrammes 2 et 3).

Le phénomène de torsion interne semble être un des traits de la plagiotropie des axes latéraux chez les Gardénies : nous la retrouverons, généralisée, dans le genre *Rothmannia*.

2. Dans un deuxième temps, qui représente la majeure partie de la durée de vie de la branche, la croissance est sympodiale : les deux axes plagiotropes qui font suite au monopode basal s'accroissent, comme chez *Schumanniphyton problematicum*, par la répétition linéaire indéfinie d'un article binodal « élémentaire ».

La structure de cet article est expliquée dans la planche 18 : il est fait d'un entre-nœud basal de 15-17 cm de longueur, terminé par une paire de préfeuilles égales, Pr_1, Pr'_1 , puis d'un entre-nœud distal de 10-13 cm terminé par une paire foliaire anisophylle $F1 f1$, enfin d'une inflorescence terminale en cyme.

Le développement du bourgeon axillaire de la grande feuille $F1$ donne naissance à un deuxième article binodal semblable au précédent, qui donnera naissance, à son tour, à un troisième article, etc. Le mécanisme d'allongement est donc rigoureusement le même que chez *Schumanniphyton problematicum* (A. Chev.) Aubr.

Les deux arbres ont cependant des aspects bien différents. Ceci vient surtout de ce que l'allongement plagiotope est rapide chez *Massularia* de sorte que chaque branche se trouve couverte de feuilles et de fleurs sur une grande longueur (jusqu'à 10 articles successifs). Cette plante est facilement reconnaissable à ses longues branches feuillées linéaires, portant, un nœud sur deux, de courtes inflorescences en cymes.

c) les axes plagiotropes, étude expérimentale

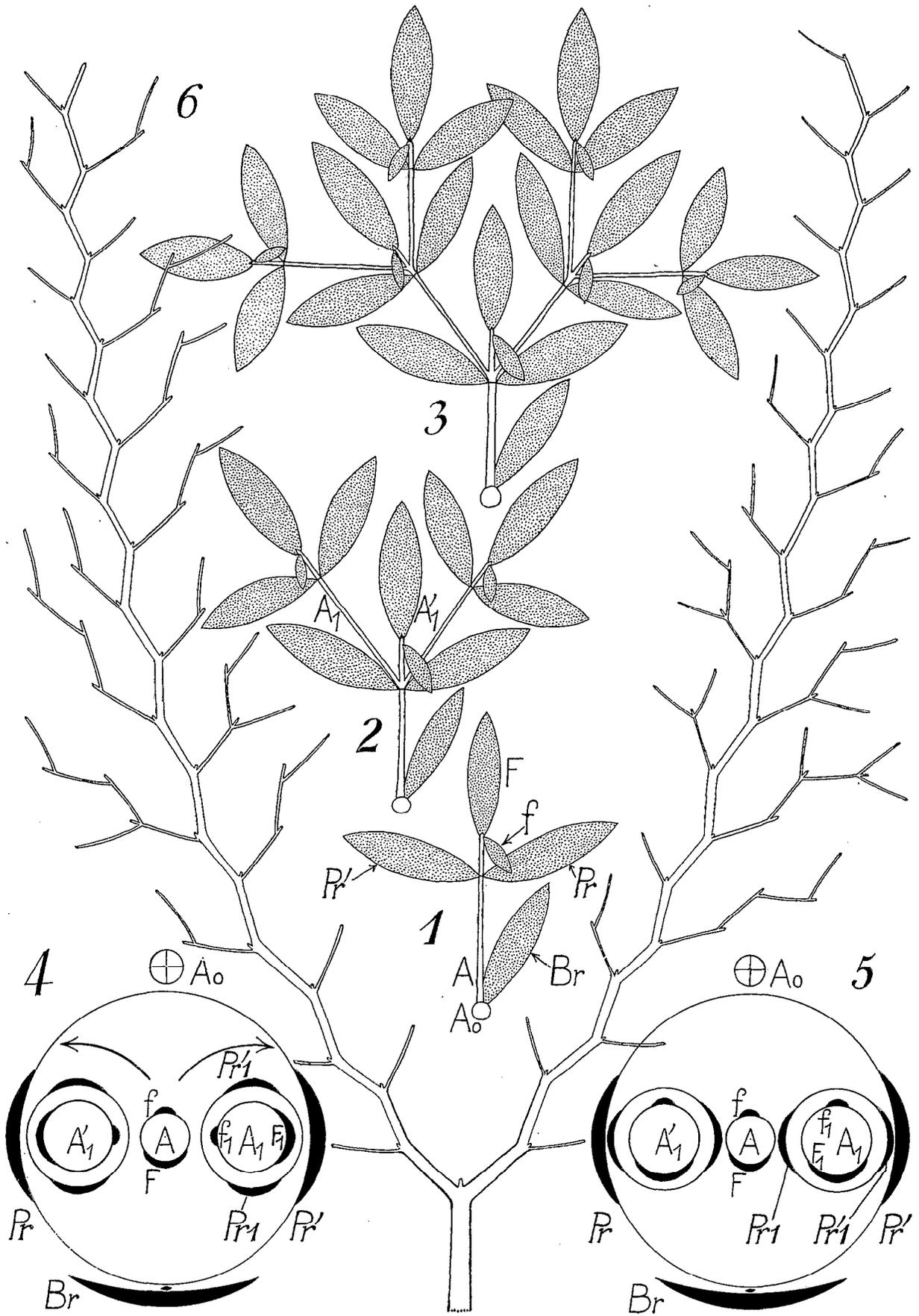
À l'aide de quelques expériences simples de taille et de marcottage, nous avons essayé de compléter notre connaissance de l'architecture de la branche plagiotope. Les résultats obtenus sont groupés ici.

Il nous a été possible, chez *Massularia*, de marcotter et de bouturer la branche plagiotope, alors que les mêmes expériences, effectuées chez *Schumanniphyton* ssp. avaient toujours échoué. La marcotte nous a donné les résultats les plus rapides ; elle peut être placée indifféremment sur le monopode trinodal qui constitue la base de la branche, ou sur les articles binodaux qui y font suite. Dans tous les cas, on constate que la croissance et la morphologie de la branche ne sont aucunement affectées par la séparation d'avec le pied-mère : on obtient un individu rampant, mais normalement florifère, dont la structure reste indéfiniment identique à celle des branches « en place ». Toutefois, à la base des marcottes plagiotropes les plus âgées, les bourgeons axillaires portés par le monopode trinodal, qui restent normalement inhibés sur la plante-mère, peuvent se développer en axes érigés. Ces axes peuvent avoir, soit une morphologie d'axes orthotropes typiques, soit une morphologie intermédiaire et complexe (sympodes florifères à croissance verticale, par exemple).

La différenciation plagiotope des branches de *Massularia* n'est donc pas irréversible.

Des tailles ont été effectuées au dessus de chacune des paires foliaires de la branche plagiotope, aussi bien sur le monopode basal que sur les articles binodaux. Elles ont provoqué le développement des bourgeons axillaires latents de la paire foliaire située immédiatement au dessous de la section. Les résultats sont les suivants :

— Chacune des feuilles et des préfeuilles de la branche plagiotope possède à son aisselle un ou deux bourgeons axillaires.



— Que leur développement soit anticipé ou provoqué par la taille, ces bourgeons axillaires sont **tous de nature plagiotrope**. (Chez *Schumanniphyton problematicum*, au contraire, la branche plagiotrope porte des bourgeons sériaux de nature orthotrope ; c'est là une différence importante entre ces deux plantes, dont les architectures végétatives sont par ailleurs si semblables).

— Les rameaux axillaires qui se développent à la suite de la taille ont une morphologie parfaitement constante : ce sont des articles binodaux exactement semblables à ceux qui édifient normalement la branche. Ceci reste vrai lorsque la taille est pratiquée dans le monopode trinodal qui constitue la base de la branche plagiotrope.

d) comparaison avec d'autres genres

De la description donnée par CORNER (1952) de l'espèce malaise *Randia exaltata* Griff., on peut déduire facilement que cette plante est édiflée comme un *Schumanniphyton* ou un *Massularia*. Il en est de même pour *R. anisophylla* Hook. f., *R. scortechinii* King et Gamble, et probablement pour beaucoup d'autres espèces malaises du genre *Randia*.

En Afrique, les arbustes des genres *Aidia* et *Morelia* ont une organisation végétative comparable : comme chez *Massularia*, leurs branches plagiotropes sont caractéristiques par leurs inflorescences régulièrement disposées un nœud sur deux.

Ce mode de croissance plagiotrope, par répétition linéaire d'un même monopode binodal, se retrouve hors de la tribu des Gardéniées. Chez l'espèce africaine *Morinda lucida* Benth., les branches plagiotropes présentent régulièrement, un nœud sur deux, de petits organes sphériques, sessiles, de 1-2 mm de diamètre : ce sont des fleurs stériles produites lors de l'épuisement du méristème terminal de chaque article binodal. Le mode d'allongement plagiotrope est rigoureusement identique chez ce *Morinda* et chez *Massularia*. Nous avons retrouvé ce mécanisme chez l'espèce côtière pantropicale *Morinda citrifolia* L. et d'après CORNER (1952), il en va de même chez *Morinda elliptica* Ridley, de Malaisie.

6. UN ARBRE A BRANCHES PLAGIOTROPES DICHASIALES : *Rothmannia hispida* (K. Schum.) Fagerlind, 1943.

Le genre *Rothmannia* comprend environ 24 espèces d'arbustes ou de petits arbres, répandus en Afrique et Asie tropicale (KEAY, 1958).

Leur habitat préférentiel est le sous-bois de la forêt dense humide, où ces plantes sont facilement reconnaissables à la grande régularité de leur port et aux dimensions exceptionnelles de leurs fleurs.

VELENOWSKY (1913) a figuré de façon claire l'architecture végétative de l'espèce *R. longiflora* Salisb. En outre, les structures plagiotropes de cette plante, et leur dynamique de croissance, ont été décrites par MASSART (1924).

Rothmannia hispida est un petit arbre de 5 m de hauteur environ, largement répandu depuis la Guinée française jusqu'au Congo, en forêt primaire (AUBRÉVILLE, 1959). Nous avons pu l'observer dans le sous-bois de la forêt pélohygrophile de Yapo, en Basse Côte d'Ivoire.

Pl. 19. — Structure de la branche plagiotrope de *Rothmannia hispida* (K. Schum.) Fagerlind. 1 Apparition de l'axe plagiotrope à l'aisselle d'une feuille du tronc ; 2 et 3 Croissance et ramification de la branche plagiotrope ; 4 et 5 Diagrammes de la partie basale de la branche plagiotrope, montrant les deux bourgeons axillaires des préfeuilles avant la torsion (4) et après (5) ; 6 Plan d'une branche plagiotrope âgée, d'une longueur totale de 250 cm. Herbar de référence : F. HALLÉ n° 175, P.

Le tronc ne dépasse pas 10 cm de diamètre basal. Il est unique, rectiligne, et porte des paires foliaires décussées. Après le stade de jeunesse où l'axe orthotrope s'accroît sans se ramifier, des axes plagiotropes apparaissent, opposés et décussés sur chaque nœud du tronc.

a) *les axes plagiotropes, étude descriptive*

La figure 1 de la planche 19 montre l'apparition du jeune axe plagiotrope à l'aisselle d'une feuille du tronc. La structure de ce rameau est exactement celle de l'article binodal de *Schumanniohyton* ou de *Massularia*. Mais une différence très importante réside dans la localisation des bourgeons axillaires fonctionnels qui vont assurer l'allongement de la branche plagiotrope : chez *Rothmannia hispida*, il existe deux bourgeons fonctionnels, situés aux aisselles des préfeuilles *Pr* et *Pr'*.

Les figures 2 et 3 de la planche 19 montrent le mécanisme de l'allongement de la branche plagiotrope à partir des bourgeons axillaires des préfeuilles.

Chaque article élémentaire différencie, à son extrémité, une ébauche florale, située entre les stipules de la paire foliaire distale. Suivant l'âge de la plante, et l'époque de l'année, ces ébauches resteront réduites et stériles, ou bien évolueront en fleurs fonctionnelles.

L'ensemble de la branche plagiotrope de *Rothmannia* a donc très exactement la structure d'une cyme bipare. Cependant, au contraire d'une cyme bipare typique, les ramifications ne s'organisent pas dans toutes les directions de l'espace, mais, à peine formées, s'étalent dans un même plan horizontal.

Le mécanisme de cet étalement, qui constitue un des éléments de la plagiotropie dans le genre *Rothmannia*, est analysé dans les diagrammes 4 et 5 de la planche 19.

Le diagramme 4 est celui d'un article binodal dans lequel les bourgeons axillaires des préfeuilles sont représentés en position normale ontogénétique. Au cours de leur élongation, ces deux bourgeons subissent une torsion de 90° dans le sens indiqué.

La figure 5 montre les positions réelles des organes après cette torsion.

Le sympode de *Rothmannia* manifeste donc, au cours de son édification, une tendance continue à la torsion de chacun de ses articles élémentaires : ceci est particulièrement visible sur la photo de la pl. I (bas) qui a trait à une espèce gabonaise, *Rothmannia macrocarpa* (Hiern) Keay.

Cette torsion a une signification biologique évidente : elle amène les préfeuilles assimilatrices *Pr* et *Pr'* dans le plan horizontal, c'est-à-dire dans des conditions optimales d'éclairage. Du reste, cette torsion est sous la dépendance des préfeuilles, car elle ne se fait pas si celles-ci sont enlevées à un stade suffisamment précoce.

Enfin, la figure 6 de la planche 19 donne le plan d'une grande branche plagiotrope âgée de *Rothmannia hispida*. Il s'en faut de beaucoup que tous les bourgeons axillaires des préfeuilles se soient développés : la phase de ramification dichasiale complète est très brève ; généralement elle ne dépasse pas le stade de la figure 3.

Cette phase initiale assure, à la base de chaque branche plagiotrope, une ramification fondamentale dont nous avons pu vérifier la constance parfaite. Ceci est à comparer à la ramification dichasiale de la base du sympode plagiotrope chez *Massularia*.

La structure dichasiale, parfaite au début, est ensuite déséquilibrée : les articles successifs se développent principalement suivant deux directions privilégiées, ce qui amène à la constitution de deux branches linéaires de fort diamètre. Des ramifications latérales peuvent apparaître, mais elles restent toujours courtes et grêles. Il y a donc une tendance vers la structure monochasiale.

Il est possible d'imaginer, à titre d'hypothèse, une interprétation physiologique simple de cette

tendance à la structure monochasiale, si l'on considère les torsions internes des articles successifs. En effet, si une torsion interne de 90° ne gêne guère la circulation de la sève dans une branche, on conçoit qu'une torsion interne beaucoup plus forte (180° , 270° , etc.) puisse constituer un obstacle insurmontable à cette circulation : chaque article élémentaire ne pourra se développer pleinement que si sa torsion propre vient compenser la torsion de l'article précédent. En d'autres termes, les deux directions préférentielles de développement des articles matérialisent les deux lignes de torsions internes minimales des branches plagiotropes.

b) comparaison avec d'autres espèces du genre *Rothmannia*

Rothmannia longiflora Salisb. est un petit arbre de 5 m de hauteur environ, disséminé dans le sous-bois de la forêt hygrophile, de la Guinée au Cameroun. Son architecture végétative est proche de celle de *R. hispida* ; elle en diffère cependant par quelques faits précis :

— Sur le tronc, la production d'axes plagiotropes n'est plus continue ; elle est rythmique, d'ailleurs sans périodicité précise.

— Les articles qui constituent le sympode plagiotrope sont plus simples que chez *R. hispida* ; ils ne comportent plus que trois feuilles car l'anisophyllie de la paire foliaire distale est poussée jusqu'à son terme extrême : la feuille de la face adaxiale de l'article ne se développe pas.

Chez *Rothmannia longiflora* nous avons obtenu quelques résultats expérimentaux qui montrent que les branches dichasiales de cette espèce sont étroitement apparentées, quant à leur morphologie, aux branches monochasiales des genres *Massularia* et *Schumanniohyton* : en supprimant précocement le bourgeon axillaire de chacune des préfeuilles de l'article, on provoque, à l'aisselle de la feuille impaire *F* le développement d'un article trifolié semblable au précédent. En répétant l'opération un certain nombre de fois, on obtient un sympode linéaire dont la structure est celle des branches de *Massularia*.

Le marcottage des branches plagiotropes de *Rothmannia longiflora* a pu être effectué. La morphologie et la croissance de la branche isolée semblent être normales. Toutefois, la croissance étant excessivement lente, nous ne savons pas encore si la structure plagiotrope et sympodique se maintiendra indéfiniment.

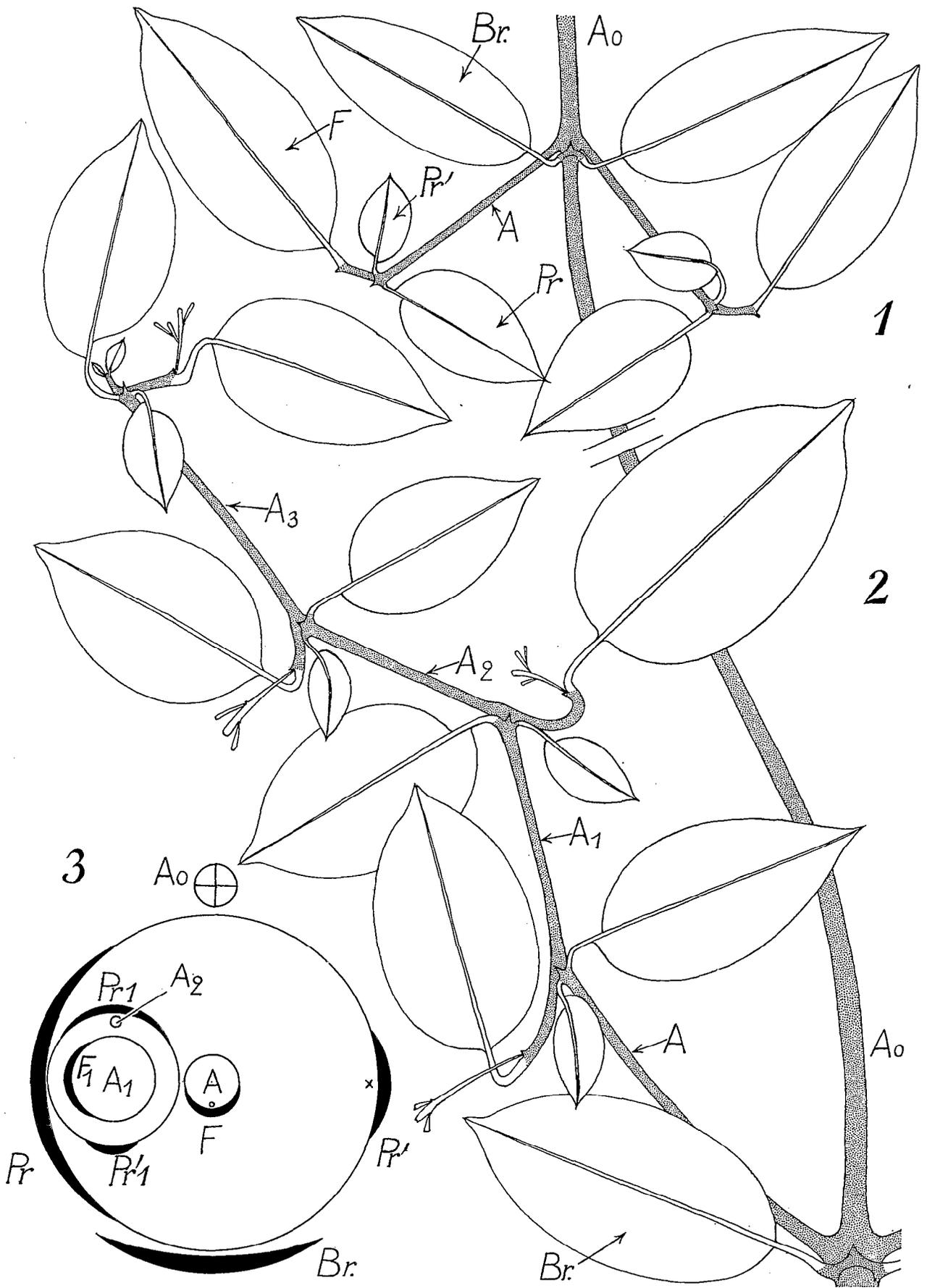
Enfin, chez l'espèce centrafricaine, *Rothmannia macrocarpa* Hiern., les branches plagiotropes sont fréquemment monochasiales ; la figure 1 de la planche 29 montre le mécanisme de l'allongement plagiotrope chez cette espèce : bien que les préfeuilles de l'article possèdent toutes deux des bourgeons axillaires, un seul de ces bourgeons se développe, ce qui amène à la constitution d'un sympode linéaire.

c) comparaison avec d'autres genres

Le type architectural représenté par *Rothmannia hispida* est largement répandu chez les Angiospermes arborescentes des régions tropicales humides. Par exemple, il existe chez les Combrétacées (*Terminalia*), chez les Euphorbiacées (*Tetrorchidium*), et chez un très grand nombre de Sapotacées (*Achras*, *Chrysophyllum*, *Tieghemella*, *Palaquium*, etc.).

7. L'ORGANISATION VÉGÉTATIVE D'UNE GARDÉNIÉE LIANESCENTE : *Atractogyne bracteata* (Wernham) Hutch & Dalz.

Le genre *Atractogyne* L. Pierre groupe trois espèces lianescentes endémiques du massif forestier intertropical africain. Nous avons précisé récemment (F. HALLÉ, 1962) la géographie de ce genre, son historique, sa biologie et sa position systématique. Nous examinerons ici la morphologie de l'appareil



végétatif de l'espèce *A. bracteata* (W.) Hutch. & Dalz. que nous avons pu observer dans ses stations naturelles en Côte d'Ivoire.

Il s'agit d'une forte liane ligneuse, susceptible de s'élever jusqu'à la cime des grands arbres de la voûte forestière. A première vue, avec son réseau inextricable de tiges tortueuses, formant des draperies denses autour des branches qu'elle fait plier sous son poids, cette espèce ne rappelle en rien les Gardéniées étudiées précédemment. Pourtant, des similitudes extrêmement significatives, déjà signalées par E. PETIT (1964), existent entre l'organisation végétative du genre *Atractogyne* et celle des genres *Rothmannia*, *Massularia*, *Aidia*, *Schumanniphyton*, etc.

L'acquisition du port lianescent rend totalement impossible la distinction entre axes orthotropes et axes plagiotropes. Nous avons distingué cependant deux types d'axes aériens différents par leurs modes d'allongement et leurs fonctions biologiques :

a) *les axes principaux à croissance monopodiale*

L'axe primaire issu de la graine est susceptible de se ramifier en une série d'axes tous identiques, à croissance monopodiale rapide, qui sont morphologiquement équivalents aux axes orthotropes des Gardéniées arborescentes. Chaque pied d'*Atractogyne bracteata* est donc composé d'un faisceau d'axes principaux à croissance monopodiale ; si la plante pousse sans support, ces axes rampent sur le sol dans toutes les directions ; s'ils rencontrent un arbre, ils s'y enroulent et s'élèvent jusqu'à la cime, grâce à leur croissance volubile.

En s'enroulant les uns autour des autres, ces axes volubiles constituent des ensembles suffisamment rigides pour franchir l'espace séparant deux cimes contiguës et permettre ainsi à la liane d'envahir les arbres voisins.

Même lorsqu'ils sont âgés, ces axes restent souples et ne dépassent pas 2 cm de diamètre au niveau du sol ; leur anatomie est normale (G. MANGENOT, 1957). Relativement au diamètre qui reste faible, les entre-nœuds sont beaucoup plus longs que ceux des Gardéniées arborescentes (35 cm). Les feuilles sont petites (10-15 cm de longueur moyenne, pétiole compris), et régulièrement opposées et décussées. A leur aisselle peuvent se développer, soit des axes monopodiaux semblables aux précédents, soit des rameaux courts à croissance sympodiale.

b) *les rameaux latéraux à croissance sympodiale*

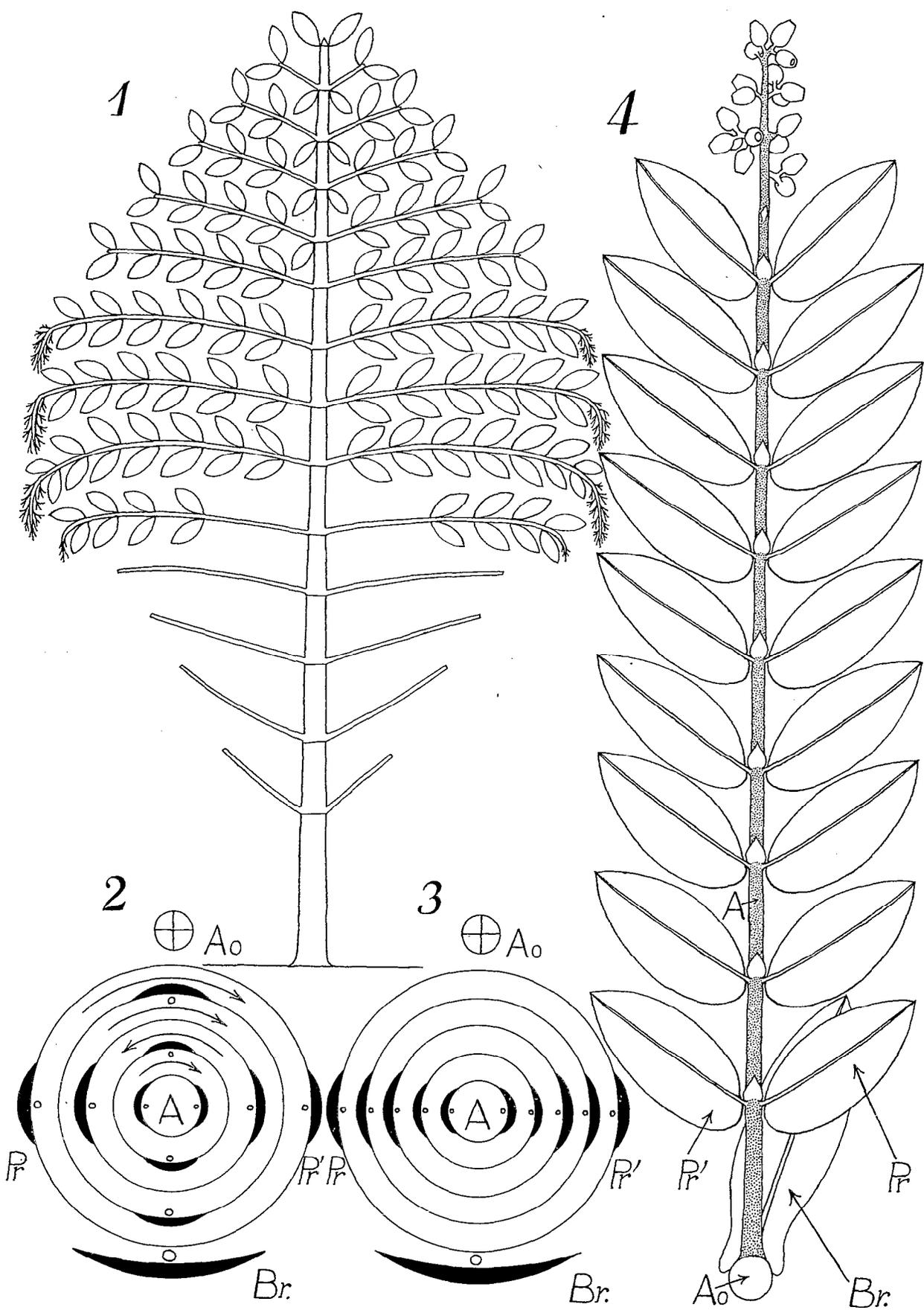
Ces rameaux ont la double fonction biologique de porter des inflorescences, et de former des sortes de grappins rigides qui maintiennent la liane sur son support. Morphologiquement, ils équivalent à des rameaux plagiotropes.

Le rameau latéral d'*Atractogyne* (Pl. 20, fig. 1 et 2) a une morphologie singulière, et les botanistes qui se sont penchés sur cet organe complexe n'en ont encore jamais donné d'interprétation.

La figure 1 montre que ce rameau latéral, lorsqu'il est encore très court, c'est-à-dire situé à peu de distance de l'apex d'un rameau principal, présente très exactement la structure de l'article binodal décrit précédemment chez les Gardéniées arborescentes.

A l'entre-nœud basal long terminé par une paire de préfeuilles inégales *Pr* et *Pr'*, fait suite un entre-nœud distal court portant une paire foliaire dont l'anisophyllie est poussée jusqu'à son terme extrême.

Pl. 20. — Structure d'un rameau latéral chez *Atractogyne bracteata*. 1 Apparition de deux rameaux latéraux aux aisselles des feuilles de l'axe principal ; 2 Un rameau latéral formé de quatre articles binodaux successifs. Longueur moyenne de chaque article : 8-10 cm ; 3 Diagramme montrant l'apparition d'un article à l'aisselle de la grande préfeuille (*Pr*) de l'article précédent. Herbar de référence : F. HALLÉ, n° 244, P, Côte d'Ivoire.



Comme dans le genre *Schumanniohyton*, seule subsiste la feuille (*F*) dont la face supérieure est tournée vers le ciel. Dans le cas général, les préfeuilles ont un limbe à base dissymétrique, tandis que la feuille impaire *F* est symétrique.

Les stipules de la feuille *F* forment un minuscule capuchon stipulaire entourant l'apex de l'article. Haut de 1 mm environ, ce capuchon contient le bourgeon axillaire de la feuille *F*, toujours inhibé, et une ébauche d'inflorescence qui peut être abortive ou fonctionnelle, suivant l'âge de la plante et l'époque de l'année. On voit donc que ce rameau court d'*Atractogyne* est identique au rameau phylломorphique de *Schumanniohyton*.

Sur le plan morphologique, la seule différence significative est l'anisophyllie très accusée des préfeuilles *Pr* et *Pr'*.

Le mécanisme d'allongement du rameau court d'*Atractogyne* s'apparente à celui qui a été décrit chez *Rothmannia* : dans les deux cas, ce sont des bourgeons axillaires de préfeuilles qui assurent l'allongement.

Mais l'anisophyllie des préfeuilles introduit ici un phénomène nouveau sous forme d'une dissymétrie dans la croissance. En effet, seule la grande préfeuille *Pr* développe un produit axillaire, tandis que l'aisselle de la petite préfeuille *Pr'* reste toujours vide.

Le produit axillaire de la préfeuille *Pr* est un deuxième article binodal rigoureusement identique au premier. Un troisième article se développe ensuite à l'aisselle de sa préfeuille *Pr*, etc. On remarque (fig. 2) que les positions respectives des deux préfeuilles s'inversent régulièrement, ce qui donne au sympode une allure zigzagante.

De plus, la croissance du bourgeon axillaire de *Pr* rejette complètement sur le côté toute la partie terminale de l'article, ainsi que la feuille *F*, ce qui contribue encore à donner aux sympodes latéraux d'*Atractogyne* leur allure heurtée caractéristique. Nous voyons là une des adaptations du type biologique lianescent : avec leurs segments recourbés en crochets et leurs pétioles rigides et tordus en tous sens, ces rameaux constituent des dispositifs d'accrochage particulièrement efficaces.

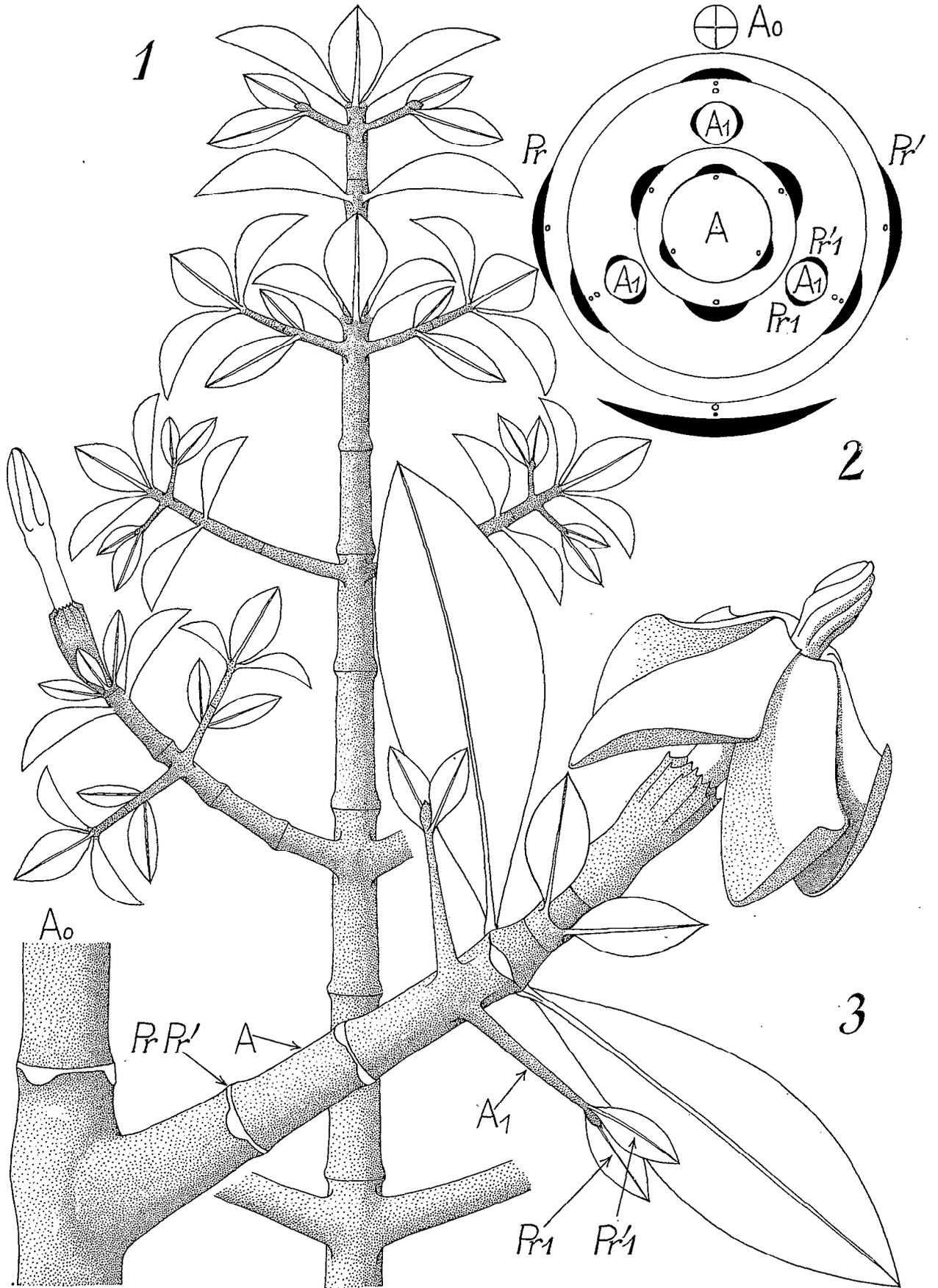
L'allongement de ces rameaux latéraux est très limité. Ils sont constitués en moyenne de quatre articles successifs, ce qui correspond à une longueur totale de 30 cm environ. Ayant fleuri et fructifié pendant 2 ou 3 années, ces rameaux se dessèchent et tombent.

On voit que l'organisation végétative de l'*Atractogyne bracteata* est bien fondamentalement la même que celle des autres Gardéniées étudiées précédemment. Ceci confirme, par ailleurs, la position systématique du genre *Atractogyne*, qui a fait l'objet de discussions récentes (F. HALLÉ, 1962 ; PETIT, 1964).

8. UN ARBRE A BRANCHES PLAGIOTROPES MONOPODIALES ET MONOCARPIQUES : *Bertiera racemosa* (G. Don) K. Schum, 1892.

Bertiera racemosa est un arbre de 5-10 m de hauteur répandu de la Sierra Leone au Tanganyika, dans le sous-bois des forêts denses intactes. Nous avons pu observer des peuplements importants dans la forêt psammohyrophile du Banco, près d'Abidjan.

Pl. 21. — Organisation végétative de *Bertiera racemosa* (G. Don) K. Schum. 1 Schéma d'un jeune pied de 5 mètres de hauteur ; 2 Diagramme d'une branche plagiotrope dont les feuilles sont représentées en position ontogénétique ; 3 Diagramme d'une branche plagiotrope dont les feuilles sont représentées en position réelle ; 4 La branche plagiotrope vue par dessus. Longueur totale : 2 m. Longueur des limbes foliaires : 30-40 cm. Herbar de référence : F. HALLÉ, n° 960, P, Côte d'Ivoire.



La figure 1 de la planche 21 schématise un jeune arbre d'environ 5 m de haut. L'axe orthotrope porte des paires foliaires décussées, séparées par des entre-nœuds dont la longueur décroît, de 30 à 5 cm. A chaque nœud se développent deux branches plagiotropes à croissance monopodiale.

Le méristème apical de l'axe plagiotrope différencie d'abord la paire de préfeuilles *Pr Pr'*, puis une série de paires foliaires isophylles, toutes semblables, à limbes cordés dissymétriques. La décussation de ces paires foliaires est compensée par des torsions régulières des entre-nœuds, ainsi que le montrent les diagrammes 2 et 3 : au cours de son élongation, chaque nouvel entre-nœud se tord sur lui-même de 90° de sorte que la paire foliaire qui le termine se trouve rabattue dans le plan horizontal. Cette torsion, dont le sens est indifférent, s'effectue sous l'influence des feuilles car elle ne se fait pas lorsque ces dernières sont précocement sectionnées.

Après avoir édifié un monopode de 1 à 2 m de longueur, portant 5-10 paires foliaires, le méristème apical de l'axe plagiotrope différencie une inflorescence terminale (fig. 4) ; ceci marque généralement l'arrêt définitif de l'allongement plagiotrope. Après la chute des fruits, les branches âgées perdent leurs feuilles, se dessèchent et se brisent, tandis que de nouvelles branches se forment au sommet du tronc.

Bertiera racemosa présente donc, au moins dans ses stades de jeunesse, une organisation végétative remarquablement simple. A mesure que l'arbre vieillit, des irrégularités apparaissent (ramifications du tronc, allongements secondaires et ramifications des branches, etc.) de sorte que les pieds les plus âgés, qui atteignent 10 m de hauteur et 15 cm de diamètre basal, ont un port sensiblement plus complexe que le schéma de la planche 21.

Ce type d'architecture végétative est fréquent dans le genre *Bertiera*, et chez les Rubiacées ligneuses en général. Avec des différences de détail — position des inflorescences, par exemple — on le retrouve chez les Mussaendées (*Pauridiantha*), les Vanguériées (*Canthium*), les Ixorées (*Coffea*), les Psychotriées (*Gaertnera*). En dehors des Rubiacées, on retrouve ce même type architectural chez un très grand nombre de familles de Dicotylédones ayant différencié des formes arborescentes dans la forêt ombrophile tropicale : Euphorbiacées (*Microdesmis*), Annonacées (*Canangium*), Lecythidacées (*Bertholletia*), Bombacacées (*Durio*), etc.

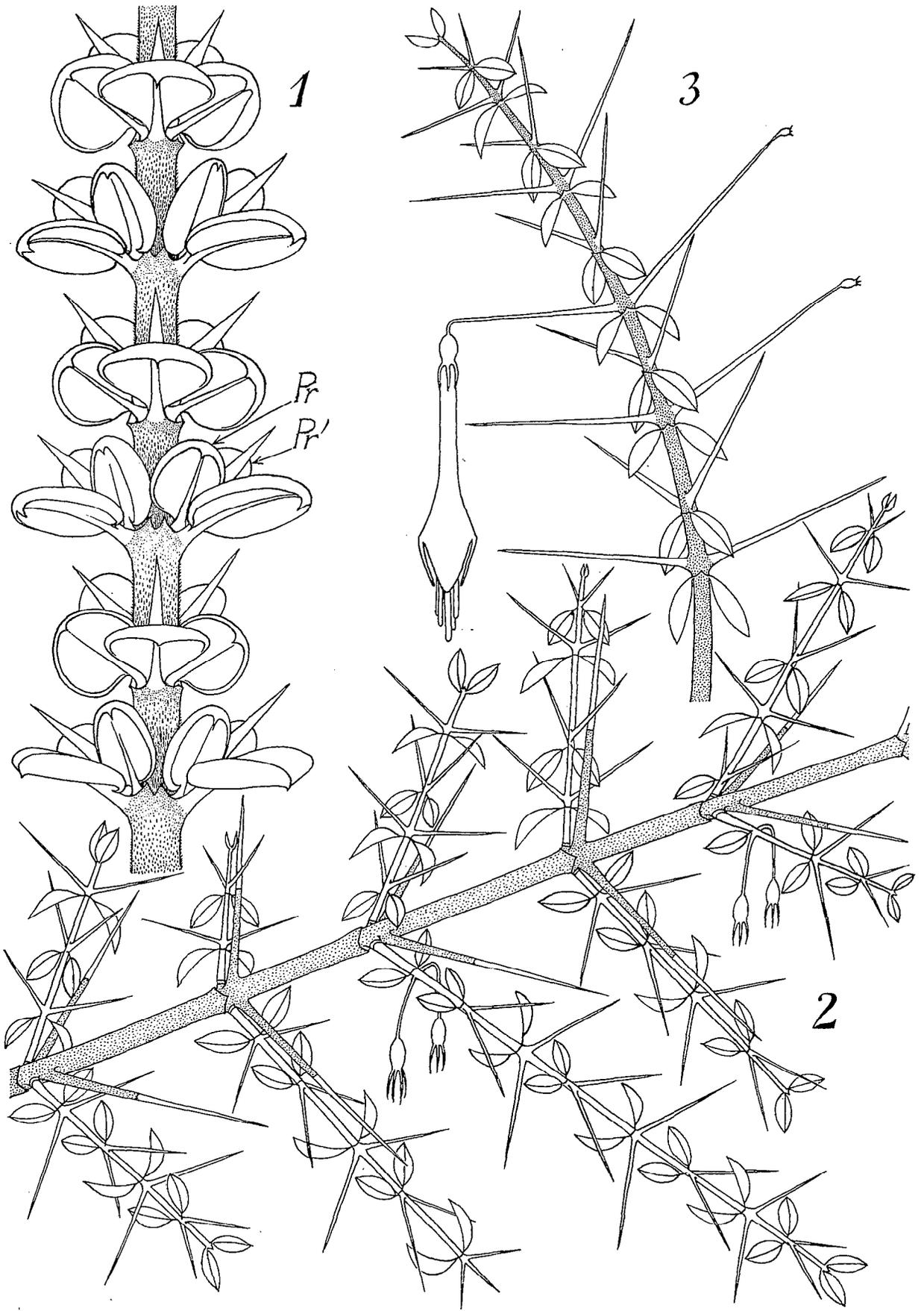
9. LES GARDÉNIÉES A ÉPINES DES RÉGIONS SÈCHES

Les espèces dont nous avons étudié l'appareil végétatif dans les pages précédentes ont toutes pour habitat le sous-bois de la forêt dense. Les Gardéniées des régions sèches sont souvent bien différentes de ces espèces forestières, par leur physionomie d'ensemble, comme par les détails de leur organisation.

Une première différence réside dans le degré de ramification des axes aériens. Les Gardéniées xérophytiques présentent une ramification touffue et fantaisiste qui contraste avec la magnifique régularité des genres de forêt. En corrélation avec cette ramification intensive, ces plantes ont toutes des feuilles de dimensions réduites. De plus, elles différencient souvent un rhytidome épais, qui présente certainement une valeur adaptative dans la lutte contre la sécheresse et les feux.

Mais c'est surtout par la présence fréquente d'épines que ces genres des régions sèches se distinguent des genres forestiers. La tribu des Gardéniées est la seule de toute la famille des Rubiacées à avoir

Pl. 22. — Organisation végétative de *Gardenia ternifolia* Schum. & Thonn. 1 Schéma de l'extrémité d'une branche montrant l'apparition, l'allongement et la floraison des rameaux-épines ; 2 et 3 Structure habituelle d'un rameau-épine. Longueur du rameau-épine avec sa fleur terminale : 10-15 cm. Longueur moyenne des limbes foliaires : 10 cm. Herbar de référence : F. HALLÉ, n° 959, P. Côte d'Ivoire.



différencié d'assez nombreuses formes épineuses (1). Exceptionnelles dans la forêt humide (*Didymosalpynx*, *Basanacantha*, *Dictyandra*), ces Gardéniées épineuses se rencontrent principalement dans les formations végétales des régions sèches (Sahel, Somalies, Dekkan, brousses littorales des Antilles et de Floride, Caatinga brésilienne, etc.).

Les épines des Gardéniées, comme celles des Vanguériées, sont toujours des épines vraies, ayant la valeur morphologique d'axes. Ceci a été démontré par FAGERLIND (1943), dans une intéressante étude de l'appareil végétatif du genre *Randia*. Les productions épidermiques plus ou moins caduques du type aiguillon semblent inconnues chez les Rubiacées (sauf, peut-être, dans le cas particulier du genre *Myrmecodia*, de la tribu des Psychotriées).

A l'intérieur même du groupe des Gardéniées xérophytiques, on peut déceler une série évolutive partant d'arbustes à port relativement régulier et à épines peu abondantes, pour arriver à des buissons bas, de plus en plus épineux, à feuilles de plus en plus réduites.

Nous avons pu observer, vivantes ou en herbier, diverses Gardéniées épineuses qui, sans être directement reliées entre elles par la phylogenèse, représentent bien les étapes de cette série évolutive.

a) *Gardenia ternifolia* Schum. & Thonn.

C'est un arbuste des savanes africaines, répandu du Sénégal à l'Abyssinie. Il présente un tronc court et tortueux, d'environ 20 cm de diamètre, qui se résout en une touffe de branches latérales ramifiées dans toutes les directions, formant une cime dense de 2 à 5 m de hauteur. La plante est toujours facilement reconnaissable, bien que de très grandes variations affectent, d'un pied à l'autre, le port de la cime. L'ensemble est confus et fantaisiste et rappelle un « pommier rabougri » (AUBRÉVILLE, 1950).

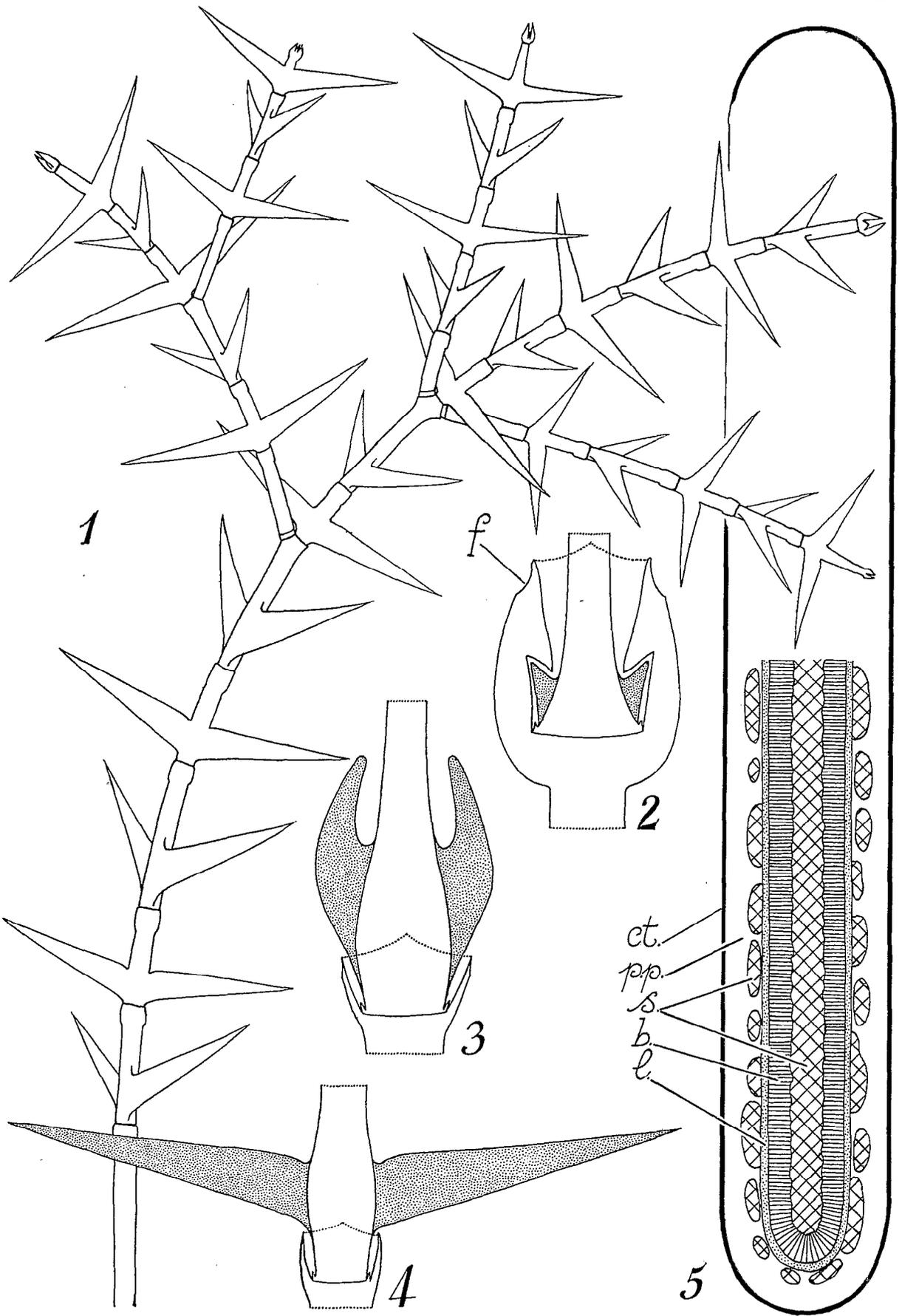
Les branches présentent cependant un mode de croissance régulier et facilement analysable. L'extrémité d'une branche de *Gardenia ternifolia* est schématisée dans la planche 22, figure 1. Cette branche est un monopode portant, à intervalles égaux, des verticilles de trois feuilles dont chacune possède trois bourgeons sériaux à son aisselle.

C'est grâce au développement des bourgeons axillaires supérieurs que cette branche se ramifie. Il est à noter :

- que les rameaux formés ne sont pas en position ontogénétique normale, mais qu'ils se trouvent toujours repoussés au sommet de l'entre-nœud qui les porte.
- que ces rameaux n'apparaissent pas de façon continue, mais seulement à un entre-nœud sur

(1) La seule tribu ayant différencié des formes épineuses comparables est celle des Vanguériées, d'ailleurs voisine des Gardéniées. Les genres *Canthium*, *Cuviera*, *Vangueriopsis*, *Rytigynia*, *Meynia*, *Fadogiella* (ROBYNS, 1928) présentent fréquemment des épines.

Pl. 23. — Organisation végétative de quelques espèces du genre *Catesbaea* L. 1 Rameau de *C. parviflora* Swartz. Chaque feuille de l'axe principal possède deux bourgeons à son aisselle ; le bourgeon supérieur produit une épine de 10 mm de longueur, tandis que l'inférieur développe seulement ses deux préfeuilles *Pr* et *Pr'*. Les feuilles sont charnues, circulaires, de 8 mm de diamètre environ (SN, P, Floride) ; 2 Rameau de *C. spinosa* L. Chaque bourgeon sérial inférieur se développe en un rameau latéral semblable au rameau principal. Les fleurs ont la même position morphologique que des épines. Longueur des feuilles : 10 mm ; longueur des épines : jusqu'à 35 mm. Noter que la croissance de ces épines s'effectue en deux temps (SN, P, Cuba) ; 3 Apparition de fleurs au sommet des épines ; à comparer avec *Gardenia ternifolia*. Herbier de référence : SN, P, Cuba.



deux. Ceci a pour effet de compenser la décussation : tous les rameaux latéraux se trouvent sur les mêmes génératrices, ce qui donne à la plante un aspect très caractéristique.

Les rameaux latéraux ont deux destinées possibles :

— ils peuvent prendre un grand développement et reproduire la branche qui leur a donné naissance.

— ils peuvent aussi n'avoir qu'un développement limité, et former alors une sorte de grosse épine terminée par une fleur. Dans le cas général, la structure de cette épine correspond aux figures 2 et 3 de la planche 22. De bas en haut, on trouve, avec régularité :

- une paire de préfeuilles *PrPr'* ; plus rarement 3 préfeuilles,
- un premier verticille de 3 feuilles qui donne naissance à trois courtes épines filles A_1 ,
- un deuxième verticille foliaire,
- enfin, un troisième verticille, de feuilles réduites, qui entoure la base de la fleur terminale.

Cette fleur de *Gardenia ternifolia* est intéressante, car son apparition à l'apex d'un rameau épine ne semble pas correspondre à la sexualité normale de l'arbre. Cela semble être plutôt un phénomène inéluctable, lié à la différenciation sur place d'un méristème dont l'activité s'arrête. Ainsi, suivant l'époque de l'année où elle se forme, cette fleur sera fonctionnelle et normalement constituée, ou bien elle présentera, en nombre réduit, des pièces florales aberrantes et stériles. Ceci permet d'interpréter la présence de deux types de fleurs différents, signalés par AUBRÉVILLE (1950) pour cette espèce. D'après les figures données par l'auteur, nous pensons que l'une de ces fleurs est normale et fertile, l'autre étant une fleur stérile produite à contresaison.

L'absence de certaines pièces florales dans le périanthe des fleurs stériles leur confère une dissymétrie qui les fait apparaître zygomorphes. C'est sans doute ce qui a fait donner à la plante le nom, aujourd'hui abandonné, de *Gardenia thunbergia* Hiern.

Les épines de ce *Gardenia* de savane possèdent donc une double fonction assimilatrice et reproductrice : la différenciation des axes en épines est peu accusée dans cette espèce ; elle se marque cependant par une croissance limitée, une rapide diminution du diamètre d'un bout à l'autre des rameaux, et par l'accumulation de tissus de soutien remarquablement durs.

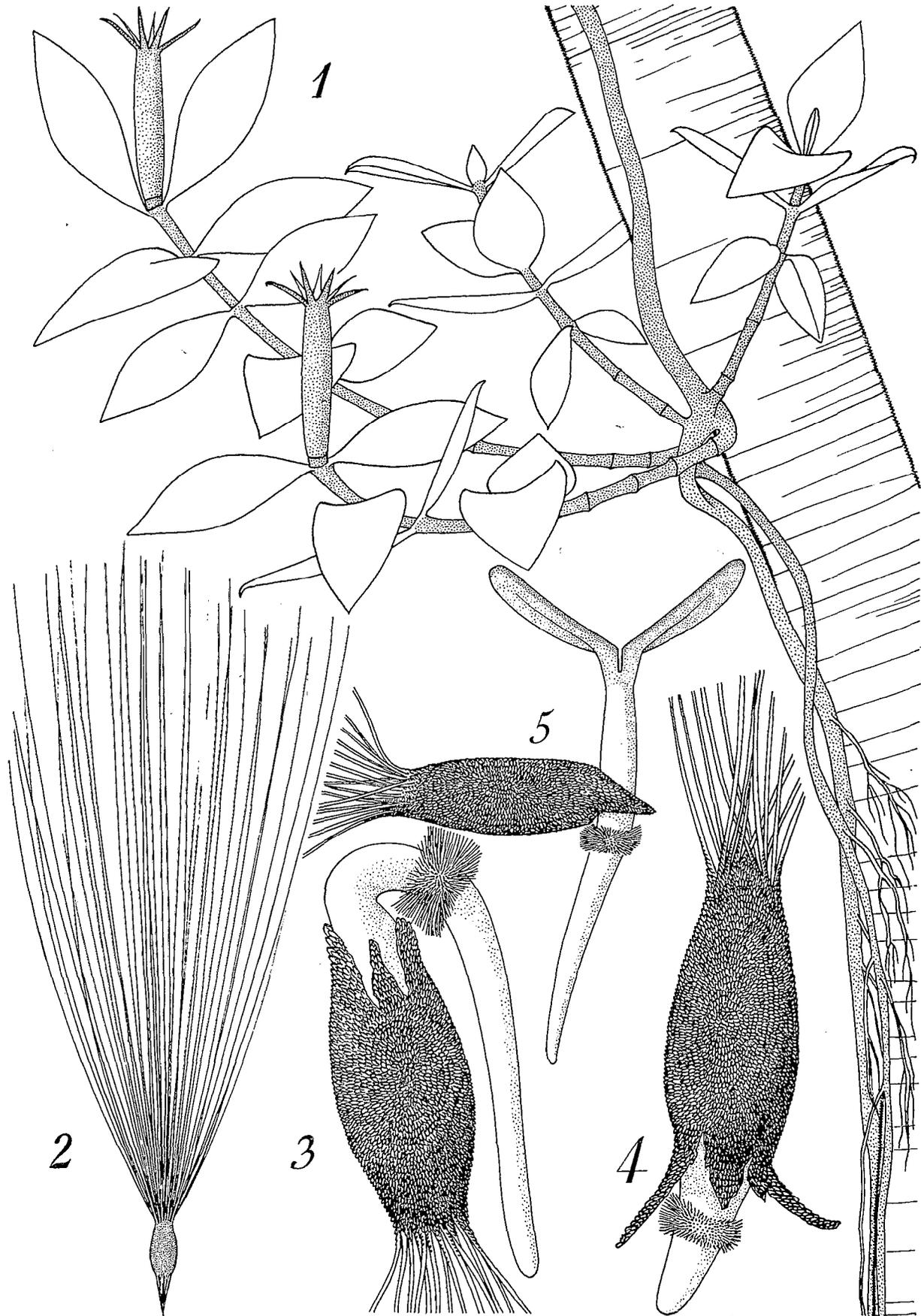
b) *Xeromphis spinosa* (Thunb.) Keay

C'est un arbuste épineux des régions arides d'Asie tropicale, des Indes à Hong-Kong, remarquable par son rythidôme épais recouvrant l'ensemble du tronc orthotrope et des branches latérales plagiotropes. Nous avons pu observer un exemplaire vivant dans les serres du Muséum de Paris.

Chez cette plante, la différenciation d'axes latéraux en épines est complète. Tous les bourgeons sériaux supérieurs, sur le tronc comme sur les branches, se développent en fortes épines de 1 à 2 cm de long, de sorte que l'arbuste présente, dans toutes ses parties, des paires d'épines décussées.

Pour la première fois chez les Gardeniées, nous voyons les fonctions d'assimilation et de reproduction transférées à des bourgeons sériaux inférieurs.

Pl. 24. — Organisation végétative de *Phyllacantha grisebachiana* Hook. f. 1 Aspect général de la plante ; 2 et 3 Formation des cladodes et élongation hors de la gaine stipulaire. Hauteur des stipules : 3 mm. 4 Une paire de cladodes complètement développés. Dimensions du cladode : 30 mm de longueur et 6 mm de largeur basale ; 5 Anatomie de la base du cladode. Hauteur : 6 mm, épaisseur : 0,8 mm. Noter l'épaisseur de la cuticule (*ct*), l'épaisseur du parenchyme palissadique (*pp*) et l'abondance du sclérenchyme (*s*) qui entoure le bois (*b*) et le liber (*l*). Herbar de référence : *Plantae Indiae Occidentalis*, n° 17432. P. Cuba.



Xeromphis spinosa ne représente pas un exemple isolé : un stade équivalent dans la différenciation des rameaux en épines a été atteint dans le Sahel africain par *Xeromphis nilotica* (Stapf.) Keay, et dans les bush littoraux des Antilles par *Randia mitis* L.

Chez toutes ces plantes, les épines constituent des éléments constants de l'organisation végétative ; mais elles n'occupent encore qu'une place discrète dans la physionomie d'ensemble du végétal. Dans tous les exemples suivants, les épines ont acquis une importance physionomique beaucoup plus considérable.

c) *Catesbaea parviflora* Swartz, *Catesbaea spinosa* L.

Le genre *Catesbaea* est endémique d'Amérique centrale (Grandes Antilles, îles Bahamas, Floride) ; il comprend une douzaine d'espèces d'arbrisseaux des formations littorales arides, remarquables par le grand développement de leurs épines.

La planche 23 montre l'aspect des rameaux chez diverses espèces du genre. Les feuilles, opposées ou verticillées, possèdent chacune deux bourgeons sériaux dont le supérieur se développe en épine ou en fleur, tandis que l'inférieur donne un rameau latéral semblable à l'axe initial. Ces plantes sont donc extrêmement ramifiées et forment des fourrés inextricables. Plusieurs d'entre elles, densément recouvertes d'épines et de petites feuilles rondes succulentes, ressemblent de façon surprenante aux Didiéracées, dont elles ont l'écologie (fig. 1).

Les fleurs ont la même position morphologique que les épines. Dans le cas normal, elles prennent véritablement la place d'une épine (fig. 2), mais on trouve aussi des épines terminées par des ébauches florales stériles, parfois même par des fleurs fonctionnelles (fig. 3). La curieuse structure de ces fleurs sera étudiée ultérieurement.

Bien qu'elles soient pourvues de tissus de soutien abondants, et terminées par une pointe sclérifiée extrêmement acérée, les épines de *Catesbaea* ne sont pas des organes passifs, comme elles le sont chez *Xeromphis* ou *Randia* : au moins chez certaines espèces, elles possèdent un parenchyme cortical palisadique et jouent sans doute un rôle important dans l'ensemble de la photosynthèse du végétal. Un équilibre semble exister entre la taille des feuilles et celle des épines : les épines les plus longues se trouvent chez des espèces à feuilles très réduites ou précocement caduques. Tout se passe comme si les fonctions assimilatrices étaient progressivement transférées depuis les feuilles jusqu'aux épines. Ce « transfert de fonction » trouve son achèvement dans l'exemple suivant.

d) *Phyllacantha grisebachiana* Hook. f.

Le genre *Phyllacantha* est constitué de cette unique espèce, endémique de l'île de Cuba. Il s'agit d'un arbrisseau extrêmement ramifié, totalement dépourvu de feuilles fonctionnelles ; la photosynthèse est assurée par les épines, aplaties en cladodes.

La figure 1 de la planche 24 montre l'aspect général de cette plante.

Les figures 2 à 4 montrent divers stades de la formation d'un cladode et de son élongation hors

Pl. 25. — Une Gardénée épiphyte, *Hillia tubiflora* Cham. 1 Vue d'ensemble de la plante fixée au tronc d'un arbre. Feuilles succulentes, d'une longueur moyenne de 13 cm. Fruits cylindriques, de 11 cm de hauteur, surmontés de 5-7 sépales de 35 mm de long ; 2 Une graine ; longueur totale : 23 mm ; 3 à 5 Aspects des plantules, onze jours après la mise en germination. Longueur de la graine sans les soies : 2 mm. Herbier de référence : F. HALLÉ, n° 622, P. Guyane française.

de la gaine stipulaire. On remarque que, dans ses premiers stades, le cladode est enfermé dans une cavité de la gaine stipulaire charnue. La figure 5 enfin montre une coupe transversale dans la base d'un cladode fonctionnel. On remarque l'aplatissement latéral, et l'abondance du parenchyme palissadique (*p.p.*).

10. UNE GARDÉNIÉE ÉPIPHYTE : le cas du genre *Hillia* Jacq.

Le genre *Hillia* est constitué d'un petit nombre d'espèces (5 ?) répandues dans les forêts d'Amérique tropicale humide et des Antilles. Toutes sont des arbustes, remarquablement adaptés à la vie en épiphyte.

La figure 1 de la planche 25 montre un jeune pied de *Hillia tubiflora* Cham., fixé sur un tronc d'arbre. La plante est constituée d'un puissant système racinaire et d'une série de tiges feuillées, toutes insérées sur une souche commune, sans qu'il soit possible de distinguer de tronc véritable.

Les feuilles sont succulentes et constituent des réserves d'eau qui permettent la survie de la plante en saison sèche. Les grandes stipules foliacées possèdent une importante garniture adaxiale de cérocystes dont l'abondante sécrétion protège les ébauches foliaires de la dessiccation. Les fleurs, solitaires et terminales, sont semblables aux fleurs des *Gardenia*, et construites comme elles.

En dehors des problèmes morphologiques que soulève l'adaptation à la vie épiphyte, si rare chez les Rubiacées (1), le genre *Hillia* pose un problème systématique difficile, celui de ses parentés véritables et de son affectation tribale. En effet, par son mode de vie, et surtout par les caractères de ses fruits et de ses graines, ce genre se distingue de toutes les autres Rubiacées et n'entre, de façon commode, dans aucune des tribus existantes.

Le fruit de *Hillia* (fig. 1) est volumineux et massif, solidement attaché ; immature, son péricarpe ressemble à celui des Gardénias, mais à maturité, il se dessèche, se rétracte, et par deux fissures longitudinales sortent des centaines de graines minuscules, munies chacune d'une longue aigrette soyeuse, semblables aux graines de *Strophantus* ou à l'akène des composées (fig. 2). Le vent les emporte jusqu'aux branches des arbres voisins, où elles se fixent et germent sans tarder (fig. 3 à 5).

De nombreux auteurs se sont penchés sur le curieux genre *Hillia* et lui ont attribué une place dans leurs classifications. RICHARD (1829), BAILLON (1880) et SCHUMANN (1891) le rangent dans la tribu des Cinchonées, à cause du fruit sec et des graines volantes ; mais déjà RICHARD avait fait remarquer que *Hillia* est bien différent de tous les autres genres de la tribu. BREMEKAMP (1954), suivi par VERDCOURT (1958), tourne la difficulté en admettant une tribu spéciale des *Hilliées*.

Il nous est difficile d'adopter le point de vue de RICHARD, BAILLON et ENGLER car le genre *Hillia*, dont les mécanismes floraux sont restés curieusement primitifs, ne possède pas l'hétérostylie si répandue dans la tribu des Cinchonées. Il nous est rigoureusement impossible d'admettre une tribu des *Hilliées*, créée tout spécialement pour le genre *Hillia*, comme le préconise BREMEKAMP ; car l'essentiel n'est pas de faire entrer chaque genre dans une tribu, mais d'atteindre à une bonne connaissance des plantes, et à une compréhension satisfaisante de leur phylogénèse. Or, les *Hillia* restaient encore fort mal connus, surtout quant à leur biologie. Nous avons pu faire une série d'observations concernant la morphologie et la biologie des fleurs et des graines, et, au terme de ces investigations, nous pensons que les *Hillia* sont des

(1) L'épiphytisme est peu répandu chez les Rubiacées. En dehors du genre *Hillia*, on le connaît de quelques Cinchonées (*Hymenopogon*), Mussaendées (*Schradera*) et Psychotriées (*Psychotria*, *Myrmecodia* et genres voisins).

Gardéniées authentiques ; mais que l'adaptation à la vie épiphyte a conféré à ce genre plusieurs caractères qui ne sont pas ceux de sa tribu.

L'admission du genre *Hillia* dans la tribu des Gardéniées soulève cependant un autre problème intéressant, celui de la signification phylogénétique des raphides d'oxalate de calcium : *Hillia* est le seul genre de la tribu à posséder des raphides. Nous examinerons ce problème dans la conclusion phylogénétique (page 133).

C — L'appareil végétatif : Essai de synthèse

Après avoir analysé, dans les pages précédentes, quelques exemples d'organisations végétatives, appartenant à des genres variés de la tribu des Gardéniées, nous voudrions maintenant examiner de façon synthétique les faits rencontrés au cours de cette étude.

Cette synthèse sera notoirement incomplète, eu égard à la rareté des observations portant sur l'appareil végétatif des arbres tropicaux (voir CORNER, 1946). De plus, nos observations n'ont porté que sur un nombre restreint de genres africains et américains, et nous espérons que des compléments pourront être apportés par d'autres botanistes familiers des flores malgaches, asiatiques, indonésiennes.

Nous étudierons successivement les différents types d'axes, y compris les axes inflorescentiels, puis les feuilles, les stipules et les cérocystes. Quelques observations relatives à la myrmécophilie termineront notre étude de l'appareil végétatif des Gardéniées.

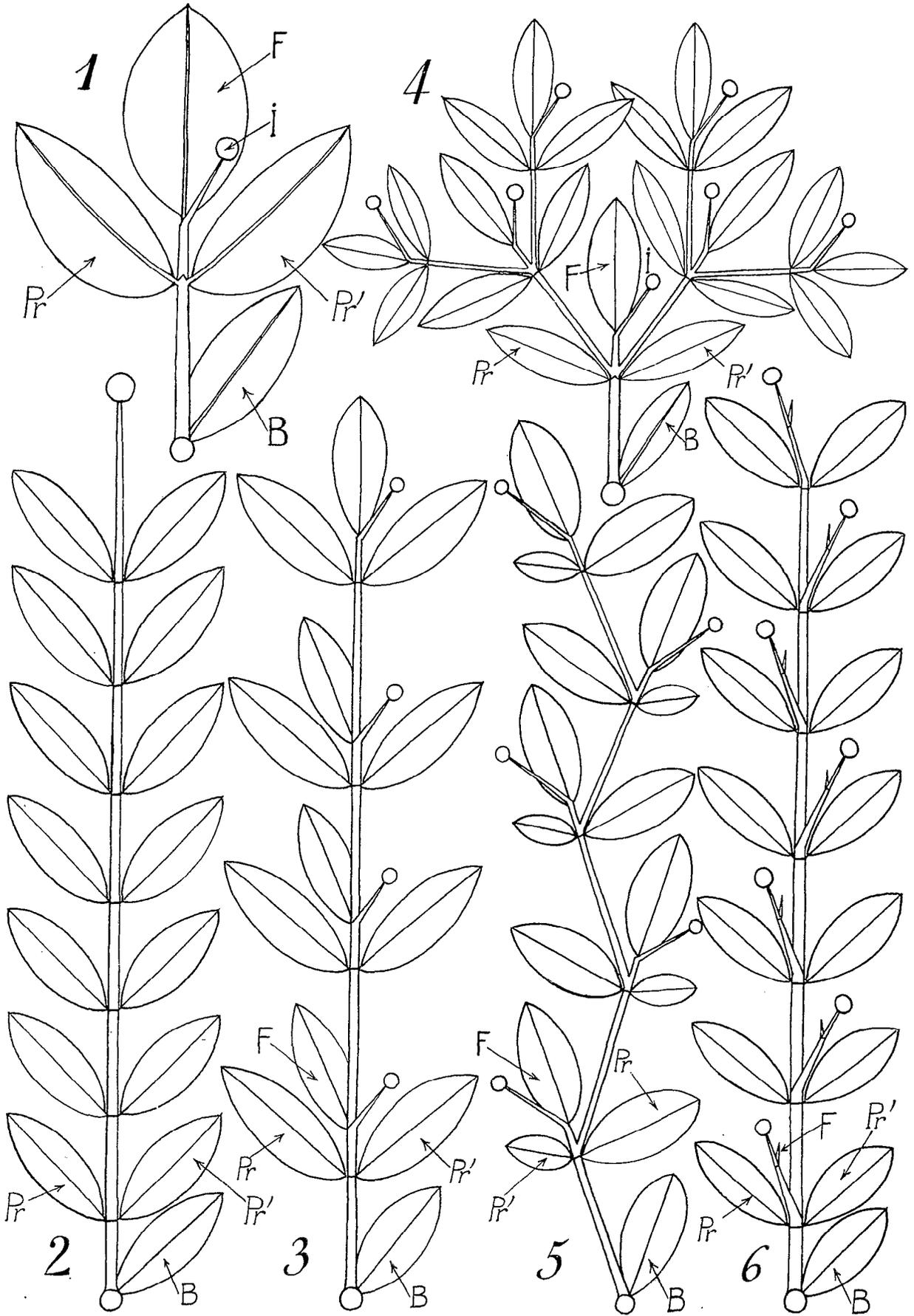
1. LES AXES ORTHOTROPES

Chez les espèces arborescentes, dont l'organisation végétative est la plus simple, l'axe orthotrope se présente sous forme d'un tronc unique et vertical, non ramifié, prolongé vers le bas par un robuste pivot souterrain. Chez des lianes, l'axe orthotrope peut devenir volubile, ou rampant ; chez des espèces buissonnantes de zones sèches, il peut être excessivement ramifié et tortueux ; mais en dépit de ces variations physiologiques, l'axe orthotrope présente plusieurs caractères constants :

- sa croissance est toujours monopodiale,
- en plus de son rôle prépondérant dans l'édification du végétal, l'axe orthotrope est feuillé et possède une fonction assimilatrice,
- il est, par contre, toujours dépourvu de fonctions reproductrices : son méristème apical ne se différencie jamais en fleur.

2. LES AXES LATÉRAUX PLAGIOTROPES

Les feuilles de l'axe orthotrope possèdent à leur aisselle des séries descendantes de 3-4 bourgeons, dont l'observation et l'expérimentation permettent de préciser la nature morphologique. Les bourgeons inférieurs de chaque série sont morphologiquement orthotropes et restent normalement inhibés. Dans le cas général, le bourgeon supérieur de chaque série se développe seul, et donne un axe plagiotrope. Chez certains genres xérophytiques, le bourgeon supérieur donne une épine, et la différenciation plagiotrope est transférée au deuxième bourgeon de chaque série. Les axes latéraux plagiotropes constituent des élé-



ments particulièrement intéressants de l'organisation végétative des Gardéniées ; aussi, avons-nous tenté d'en faire l'étude synthétique.

a) Répartition

La différenciation plagiotope est typique des genres arborescents de forêt dense. C'est dans ce groupe qu'elle manifeste sa plus large répartition, et son maximum d'intensité. Chez certaines espèces, cette différenciation est telle que les rameaux prennent un aspect et un comportement de feuilles (rameaux « phyllomorphiques » de *Duroia* et de *Schumanniophyton*). Par contre, chez les genres sarmenteux ou lianescents (*Polycoryne*, *Leptactina*, *Macrosphyra*, *Sherbournia*, *Atractogyne*) la plagiotropie tend à s'estomper. Enfin elle disparaît très fréquemment chez les espèces buissonnantes ou prostrées des régions arides.

Il serait intéressant d'observer si d'autres familles tropicales présentent la même répartition écologique de la plagiotropie ; il semble normal qu'une différenciation qui a pour effet d'assurer aux feuilles un éclaircissement optimal, soit plus répandue dans les sous-bois que dans les formations végétales ouvertes, à forte intensité lumineuse.

b) Origine ; propriétés structurales et biologiques

Les axes plagiotropes primaires naissent du développement anticipé d'un bourgeon sérial supérieur, à l'aisselle d'une feuille de l'axe orthotope.

La dorsiventralité est, bien entendu, leur propriété essentielle ; leur croissance s'effectue dans un plan horizontal, où chaque nouveau limbe foliaire se trouve rabattu dès son apparition. Pour les pré-feuilles, et les autres paires foliaires à développement horizontal, de simples torsions des pétioles suffisent. Quant aux paires foliaires à développement vertical, elles sont parfois ramenées dans le plan horizontal par des torsions d'entre-nœuds qui viennent compenser la décussation (*Rothmannia*, *Bertiera*). Mais dans la majorité des cas, elles restent dans leur plan d'origine, se développent de façon dissymétrique, et deviennent anisophylles.

L'anisophyllie, partielle ou totale, peut ainsi être mentionnée comme l'une des propriétés de l'axe plagiotope. Nous ne l'avons jamais constatée sur l'axe orthotope.

Une dernière propriété des axes plagiotropes est leur fonction reproductrice : chez les Gardéniées, l'arrêt de fonctionnement du méristème apical d'un axe plagiotope s'accompagne toujours d'une différenciation de structures florales terminales.

Ces structures n'évoluent pas toujours en organes sexuels fonctionnels ; si la plante est encore à l'état juvénile, si l'époque de l'année n'est pas celle de la floraison, elles resteront à l'état d'ébauches stériles.

c) Mode de croissance

La planche 26 a été consacrée aux divers modes de croissance des axes plagiotropes rencontrés chez les Gardéniées.

Croissance limitée

C'est le cas des rameaux phyllomorphiques de *Schumanniophyton* (fig. 1), dont le méristème apical n'élabore que deux entre-nœuds avant de différencier des structures florales terminales et de disparaître. C'est également le cas des rameaux épines de plusieurs espèces de *Gardenia*.

Croissance monopodiale

Chez *Bertiera racemosa* (G. Don) K. Schum. (fig. 2), le méristème plagiotope fonctionne de façon beaucoup plus durable, élaborant jusqu'à 10 entre-nœuds, et autant de paires foliaires, avant de différencier une inflorescence terminale, et de disparaître.

Croissance sympodiale

C'est le mode de croissance le plus habituel. Chez un groupe de genres paléotropicaux particulièrement intéressants, le sympode plagiotope s'élabore par addition répétée de très courts monopodes tous identiques (ou « articles », E. PETIT, 1964). Nous donnons ici un aperçu synthétique sur ce mode de croissance très original : la figure 1 montre l'article élémentaire, qui comprend deux entre-nœuds inégaux et trois feuilles.

La figure 3 schématise un premier mécanisme d'allongement par fonctionnement du méristème axillaire de la feuille *F*. Nous avons trouvé ce mécanisme chez les genres *Schumanniohyton*, *Massularia*, *Aidia*, *Morelia*. CORNER (1952) le signale chez diverses espèces du genre *Randia*, en Malaisie. Enfin, hors de la tribu des Gardéniées, ce mécanisme est typique du genre pantropical *Morinda*.

La figure 4 montre un deuxième mécanisme d'allongement sympodial, par fonctionnements simultanés des deux méristèmes axillaires des préfeuilles *Pr* et *Pr'*. Ceci existe dans les genres *Rothmannia* et *Aulacocalyx*. Chez *Rothmannia*, il nous a été possible, en supprimant précocement les bourgeons axillaires des préfeuilles, de provoquer le développement du bourgeon de la feuille *F*. En répétant l'opération plusieurs fois, nous avons obtenu un sympode linéaire semblable à celui de la figure 3.

La figure 5 montre un troisième mécanisme d'allongement, voisin du précédent : une seule préfeuille différencie un produit axillaire, ce qui amène à la constitution d'un sympode linéaire. Les préfeuilles elles-mêmes peuvent être égales (*Rothmannia macrocarpa* (Hiern) Keay), ou inégales (*Atractogyne bracteata*, fig. 5).

La figure 6 dérive de la précédente par régularisation du tracé général de la branche, et par réduction de la feuille *F* de chacun des articles élémentaires. La branche semble être un monopode à inflorescences axillaires, mais la comparaison avec les autres Gardéniées permet de comprendre qu'elle est, en fait, un sympode à inflorescences terminales. Cette dernière disposition existe dans le genre *Sherbournia*, où sa vraie nature morphologique avait été soupçonnée par HUA (1902) ; on la trouve aussi chez beaucoup d'espèces du genre *Oxyanthus*.

A partir d'une même figure élémentaire très simple, tel que l'article binodal de la figure 1, les Gardéniées africaines élaborent des sympodes plagiotropes de complexité croissante. Ceci est vrai également des espèces de la flore malaise : « La tendance à la suppression de certaines feuilles, et à l'élaboration de systèmes d'axes particuliers, existe chez beaucoup de *Randia*. Les lianes, notamment, peuvent présenter un rythme extraordinairement complexe d'écaillés, de feuilles, d'entre-nœuds longs et courts, de crochets et d'inflorescences. L'origine de tels systèmes doit être recherchée dans la présence, chez quelques arbres, de branches horizontales présentant une face inférieure et une face supérieure distinctes » (E.J.H. CORNER, *Wayside trees of Malaya*, 1952, p. 554).

3. LES AXES INFLORESCENTIELS

Les inflorescences des Gardéniées, naissent toujours de l'épuisement d'un méristème terminal d'axe latéral ; morphologiquement, ce sont des inflorescences terminales. Dans la pratique, elles ont parfois des positions en apparence axillaires et il est alors difficile de démontrer leur véritable nature (*Massularia*, *Oxyanthus*, *Aidia*, *Sherbournia*).

Des fleurs solitaires, toujours de grandes dimensions, sont fréquentes dans de nombreux genres (*Gardenia*, *Hillia*, *Catesbaea*, *Rothmannia*, *Euclinia*, ♀ *Duroia*, *Sherbournia*, etc.) ; elles sont fréquemment pléiomères, et entourées à leur base de nombreuses feuilles bractéales stériles, ce qui, d'après R. NOZERAN (1955, p. 196), permet de penser qu'elles résultent de la coalescence de plusieurs fleurs simples. Nous sommes en désaccord avec ce point de vue, et nous donnerons notre opinion sur ces fleurs pléiomères dans la Conclusion Phylogénétique (p. 133).

On rencontre aussi des inflorescences plus complexes, comme des glomérules sans préfeuilles (♂ *Duroia*, *Schumanniphyton*), et toute une série d'intermédiaires entre ces glomérules (1) et des inflorescences en cymes.

Les cymes peuvent être unipares (*Massularia*, *Bertiera*), ou bipares et solitaires (*Leptactina*, *Posoqueria*, *Tocoyena*, *Pentagonia*, *Aidia*, *Oxyanthus*, ♂ *Genipa*), ou encore groupées en grappes (*Dictyandra*, *Morelia*, *Bertiera* ssp). Concernant toutes ces inflorescences en cymes, une remarque s'impose : alors que les feuilles des axes végétatifs sont toujours opposées, les feuilles de ces axes inflorescentiels, et en particulier leurs préfeuilles, sont très souvent alternes.

Chez les genres marginaux de la tribu, on observe encore quelques inflorescences de type exceptionnel : chez plusieurs espèces de *Bertiera* (N. HALLÉ, 1960) l'inflorescence est une grappe définie de cymes unipares scorpioïdes groupées par paires. Dans le genre *Atractogyne*, c'est un « cyathium » rudimentaire dont chacun comporte une fleur ♀ ou ♂, unique et terminale, entourée de quelques fleurs ♂ axillaires (F. HALLÉ, 1962). Nous n'avons pas abordé l'étude morphologique détaillée de ces divers types d'inflorescences car elles ne présentent pas de caractéristiques tribales. Une telle étude n'aurait d'intérêt que dans le cadre d'une enquête générale sur l'inflorescence des Rubiacées. C'est là un travail considérable, et d'ailleurs passionnant, qui reste à faire. Rappelons à ce sujet, l'opinion de R. NOZERAN (1955, p. 188) : « Il faut avoir fait un séjour dans les régions tropicales, pour se rendre vraiment compte de la prodigieuse diversité de la famille des Rubiacées... Mais c'est la diversité de l'inflorescence et de la fleur qui a le plus retenu notre attention. Nous avons trouvé dans cette famille la quasi-totalité des types possibles d'inflorescences : grappe simple, grappe composée, cymeuse, cyme bipare, cyme unipare scorpioïde, cyme unipare hélicoïde, capitule ».

4. LES FEUILLES

Une série de caractères particuliers, ne se trouvant réunis chez aucune tribu des Rubiacées, confère aux feuilles des Gardéniées un intérêt spécial et une haute signification pour l'étude phylogénétique de la famille. Nous passerons en revue ces différents caractères qui portent sur la phyllotaxie, les dimensions foliaires et la forme des limbes.

a) Phyllotaxie

Dans le cas général, les feuilles sont opposées et décussées le long d'un même monopode, ainsi qu'il est de règle dans la famille des Rubiacées. Cependant, chez d'assez nombreuses Gardéniées, les feuilles sont disposées en verticilles. Nous en donnons ci-après quelques exemples :

(1) Glomérule : c'est pour nous un terme uniquement descriptif, utilisé pour les inflorescences extrêmement contractées qu'il est impossible de définir avec précision, les bractées et les préfeuilles faisant totalement défaut.

NOM	Nombre de feuilles par verticille	RÉFÉRENCES
<i>Catesbaea parviflora</i> Swartz.	3	SN. P.
<i>Duroia aquatica</i> (Aubl.) Brem.	3, 4, 5	F. HALLÉ, n° 820, P.
<i>Duroia saccifera</i> Hook. f.	3	GLAZIOU, n° 8743, P.
<i>Gardenia ternifolia</i> Schum. & Thonn.	3	F. HALLÉ, n° 959, P.
<i>Genipa americana</i> L.	3	F. HALLÉ, n° 547, P.
<i>Randia spinosa</i>	3	CORNER (1952)
<i>Schumanniphyton hirsutum</i> (Hiern) Good	4	C. DONIS, n° 132, BR.
<i>Schumanniphyton magnificum</i> (K. Schum.) Harms	3, 4, 5	N. HALLÉ, n° 2461, P.
<i>Schumanniphyton problematicum</i> (A. Chev.) Aubr.	3, 4, 5	F. HALLÉ, n° 227, P.

Relativement fréquents chez les Gardéniées, les verticilles foliaires sont beaucoup plus rares dans les autres tribus. On en connaît quelques exemples dispersés chez les Vanguériées (*Fadogia*), les Naclées (*Adina*), les Cinchonées (*Paucinystalia*) et les Ixorées (*Strumpfia*).

b) Dimensions foliaires

Nous donnons ici un relevé, effectué pour l'Ouest africain, de toutes les Rubiacées dont les limbes foliaires atteignent ou dépassent 30 cm de longueur.

NOM	TRIBU	Dimension maximum observée (en cm)
<i>Schumanniphyton problematicum</i> (A. Chev.) Aubr.	Gardéniées	70
<i>Mitragyna ciliata</i> Aubr. & Pellegr.	Naclées	67
<i>Rothmannia megalostigma</i> (Wernh.) Keay	Gardéniées	52
<i>Oxyanthus unilocularis</i> Hiern	Gardéniées	42
<i>Gardenia imperialis</i> K. Schum.	Gardéniées	40
<i>Massularia acuminata</i> (Benth.) Bullock ex Hoyle	Gardéniées	38
<i>Coffea liberica</i> Bull.	Ixorées	35
<i>Nauclea trillesii</i> (Pierre) Merrill	Naclées	35
<i>Bertiera racemosa</i> (G. Don) K. Schum.	Gardéniées	35
<i>Uragoga yapoensis</i> Schnell	Psychotriées	30

L'examen de cette liste montre que les Gardéniées ont, en général, et pour l'Afrique de l'Ouest, les plus grandes dimensions foliaires de toute la famille des Rubiacées.

La liste (p. 91), qui groupe quelques dimensions foliaires maximales chez les Gardéniées d'autres régions du monde, montre que cette conclusion a très probablement une valeur absolue.

Cette dernière espèce a été décrite (DUCKE, 1930), comme ayant les plus grandes feuilles de toutes les Dicotylédones. Ce point a été discuté précédemment (p. 29).

On voit que des limbes dépassant 50 cm de longueur ne sont nullement exceptionnels dans cette tribu des Gardéniées. Avec cette tribu, nous sommes en présence des **plus grandes dimensions foliaires de toute la famille des Rubiacées.**

Afin de rester dans les limites d'une étude descriptive, nous nous contenterons pour l'instant d'enregistrer ce fait. Nous discuterons, dans un chapitre ultérieur, d'une éventuelle interprétation phylogénétique d'un tel résultat.

NOM	TERRITOIRE	longueur du limbe (en cm)	RÉFÉRENCES
<i>Randia macrophylla</i>	Malaisie	31,5	CORNER (1952)
<i>Randia stenopetala</i>	Malaisie	35	CORNER (1952)
<i>Pentagonia pubescens</i> Standl.	Panama	37	ALLEN, n° 926, MO.
<i>Brenania brieyi</i> (de Wild) Petit	Congo	40	PETIT (1961)
<i>Pentagonia magnifica</i> Krause	Colombie	45	LAWRANCE, n° 53, MO.
<i>Schumanniohyton hirsutum</i> (Hiern) Good	Angola	46,8	HIERN (1898)
<i>Duroia aquatica</i> (Aubl.) Brem.	Guyanes	50	F. HALLÉ, n° 820, P.
<i>Porterandia cladantha</i> (K. Sch.) Keay	Cameroun	60	FLEURY, n° 33262, P.
<i>Pentagonia gymnopoda</i> Standl.	Costa-Rica	60	ALLEN, n° 5925 (1956)
<i>Brenania spathulifolia</i> (Good) Keay	Nigeria	63	EBUDE n° 9053, P exK.
<i>Pentagonia macrophylla</i> Benth.	Panama	64	H. von WEDEL, n° 2535, MO.
<i>Pentagonia spathicalyx</i> Schum.	Pérou	76	G. KLUG, n° 3031, MO.
<i>Pentagonia tinajita</i> Seemann.	Panama	85	Q. LOPEZ, n° 8577, MO.
<i>Pentagonia pinnatifida</i> Seeman	Panama	100	HOOK - Lond. Journ. Bot. (1848)
<i>Pentagonia sonnel-smithii</i> Standl.	Honduras	100	YUNCKER, n° 8577, MO.
<i>Schumanniohyton magnificum</i> (K. Sch.) Harms	Gabon	100	GOOD (1926)
<i>Pentagonia gigantifolia</i> Ducke	Pérou	180	DUCKE, n° 21682, Rio.

c) *Durée de vie des feuilles*

A l'exception des feuilles cotylédonaire et des feuilles de la plantule, qui ne vivent que quelques mois, il semble que, dans cette tribu, les feuilles aient souvent une durée de vie spécialement longue (2 à 3 ans en moyenne). Ceci doit être mis en corrélation avec les dimensions exceptionnelles de ces organes.

Schumanniohyton problematicum présente un cas curieux : bien que les feuilles ne restent fonctionnelles que 10 mois, il s'écoule quatre années entre l'initiation de la feuille au niveau du méristème apical, et sa chute.

d) *Forme du limbe*

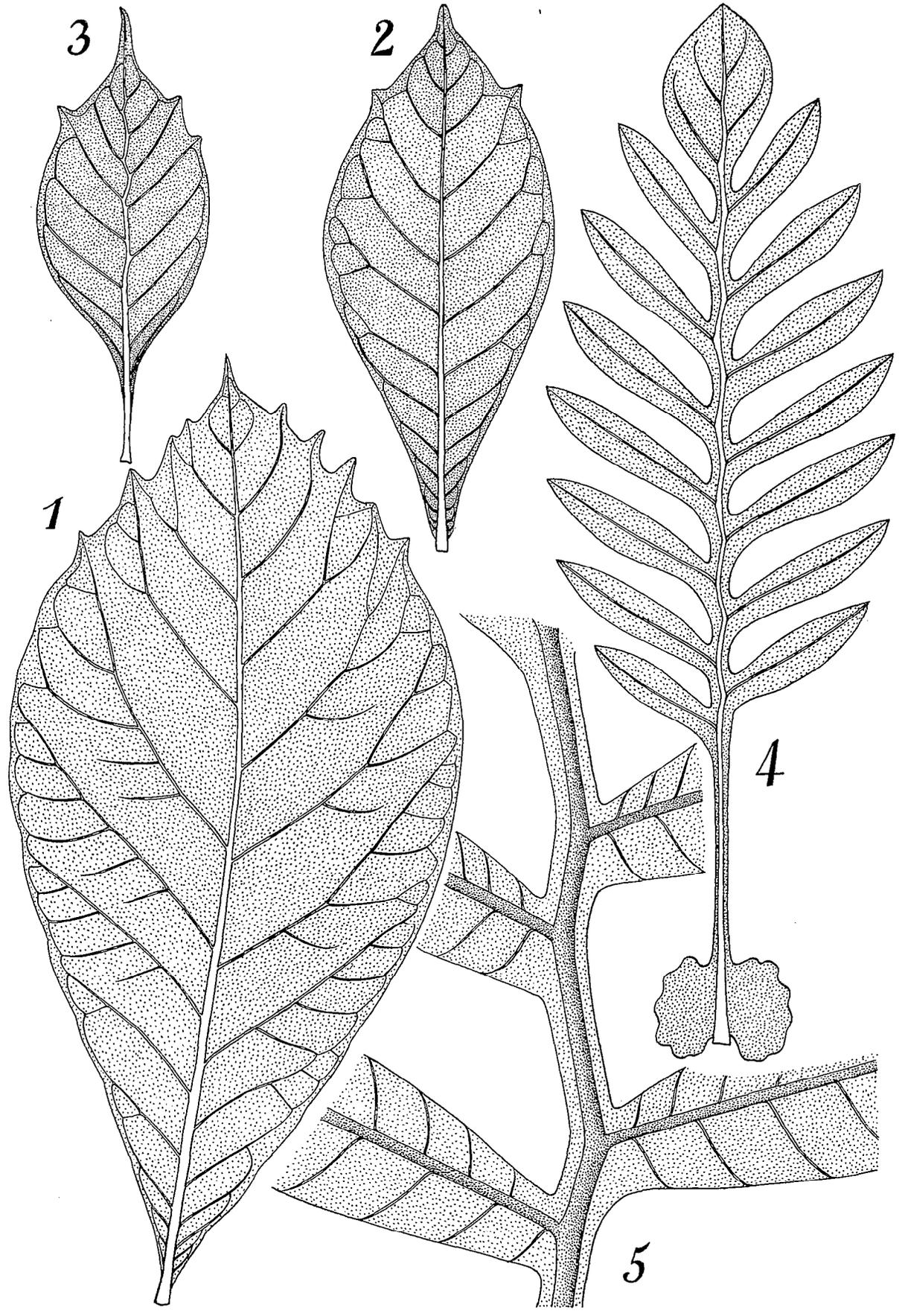
On sait que la présence de feuilles simples et entières est un des caractères les plus fondamentaux de la famille des Rubiacées. Il est extrêmement intéressant de noter que les rares exceptions connues à cette règle générale relèvent toutes de la tribu des Gardeniées. Les genres qui présentent des indices de lobation foliaire sont :

Genre Schumanniohyton Harms

— *Schumanniohyton problematicum* (A. Chev.) Aubr.

La présence d'ébauches foliaires à plusieurs acumens est fréquente (Pl. 13, fig. 2). Ce caractère tend à s'estomper au cours de l'ontogenèse de la feuille car il est beaucoup plus rare sur la feuille fonctionnelle.

Des feuilles telles que montre la figure 1 de la planche 27 ne sont cependant pas exceptionnelles ; de part et d'autre de l'acumen véritable, on trouve jusqu'à quatre acumens analogues, correspondant aux nervures secondaires supérieures (F. HALLÉ, n° 875 et 876, P). Certains arbres manifestent une tendance régulière à la lobation foliaire et toutes leurs feuilles sont plus ou moins lobées.



Les feuilles de cette espèce présentent, par ailleurs, deux caractères particuliers, très rares chez les Rubiacées :

- un très fort espacement des nervures secondaires (2-5 cm) ;
- une très nette individualité des nervures tertiaires dans la région moyenne du limbe ; de plus, ces nervures tertiaires ont, sur la nervure qui les porte, une émergence à angle aigu caractéristique de l'émergence de nervures secondaires.

D'après J. MOUTON (inéd. 1963), qui a attiré notre attention sur ces deux faits, ce sont là des indices d'une parenté structurale des feuilles de *Schumanniohyton* avec des feuilles lobées (*Quercus*, *Artocarpus*, *Aralidium*, etc.). Une légère lobation des marges du limbe est fréquente chez *S. problematicum* et a déjà été signalée par A. CHEVALIER (1948) dans sa description originale de l'espèce.

— *Schumanniohyton magnificum* (K. Sch.) Harms

On retrouve dans cette espèce, principalement chez les plantules, la lobation discrète des marges du limbe, et la présence de plusieurs acumens (Pl. 27, fig. 2). Le limbe présente souvent, spécialement chez les plus grandes feuilles, un lobe basal très accusé, de part et d'autre du pétiole.

Genre *Gardenia* Ellis

Nous avons trouvé, sur une plante déterminée comme « *Gardenia thunbergia* » L. f., cultivée dans les serres du Muséum de Paris, des feuilles à trois ou quatre acumens (Pl. 27, fig. 3). Il s'agit d'une anomalie ; mais on sait que l'étude des cas tératologiques révèle souvent, chez les végétaux, des tendances profondes, qui restent normalement masquées. Dans le cas de *Gardenia thunbergia* L. f., il faut sans doute considérer la présence de plusieurs acumens sur la feuille, comme une « anomalie significative ».

Genre *Duroia* L.f.

Nous étudierons plus loin, chez *D. saccifera* Hook. f. des lobes foliaires repliés sur eux-mêmes en ampoules myrmécophiles. Des structures analogues, quoique beaucoup moins différenciées, existent chez *Gardenia imperialis* K.S. Nous mentionnons ici ces structures, puisque, comme les exemples précédents elles témoignent d'une tendance à la lobation foliaire chez les Gardéniées.

Genre *Genipa* L.

Le botaniste anglais Edred John H. CORNER (1954) signale, au Jardin Botanique de Rio de Janeiro, une variété de *Genipa americana* L. à feuilles lobées pennées. A partir de cet exemple, qu'il considère comme unique dans la famille des Rubiacées, mais qui, on le voit, n'est pas isolé, cet auteur suggère une théorie phylogénétique dont nous discuterons plus loin les arguments.

Pl. 27. — Indices de lobation foliaire chez quelques Gardéniées. 1 Feuille atypique de *Schumanniohyton problematicum* (A. Chev.) Aubr., d'une longueur totale de 38 cm. Référence : F. HALLÉ, n° 875, P. ; 2 Feuille à trois acumens, chez une plantule de *Schumanniohyton magnificum* (K. Schum.) Harms. Longueur totale : 138 mm. ; 3 Feuille atypique à quatre acumens chez *Gardenia thunbergia* L. f. Longueur totale : 87 mm. ; 4 Feuille de *Pentagonia tinajita* Seeman d'une longueur totale de 85 cm. Les lobes foliaires ont jusqu'à 24 cm de longueur sur 5 de largeur ; aucun indice d'une lobation secondaire ; 5 Vue de la nervure médiane de la même feuille, montrant l'étroite bande de limbe qui unit entre eux les différents lobes foliaires. Références : Q. LOPEZ, n° 2124, MO. Canal de Panama.

Genre *Pentagonia* Benth.

Nous avons déjà mentionné ce genre américain remarquable par le port monocaule de certaines de ses espèces, et par des dimensions foliaires exceptionnelles.

La tendance à la lobation foliaire, exprimée de façon peu sensible ou atypique chez les genres précédents, se trouve ici pleinement réalisée chez trois espèces, *P. tinajita* Seemann, *P. gymnopoda* Standl. et *P. pinnatifida* Seemann. Ce sont de petits arbres d'une dizaine de mètres de hauteur, habitant les forêts du Costa-Rica (ALLEN, 1956) et de l'isthme de Panama. Leurs feuilles sont caractéristiquement lobées (Pl. 27, fig. 4 et 5).

Par ailleurs, le genre *Pentagonia* montre fort bien le passage de la feuille lobée à la feuille simple habituelle des autres Rubiacées (*P. wendlandi* Hooker, *P. macrophylla* Benth., etc.).

En dehors de la tribu des Gardéniées, le seul genre des Rubiacées qui présente des indices de lobation foliaire est le genre asiatique *Carlemannia* (Hédýotidée — Oldenlandiée). *Carlemannia griffithii* Benth. est une petite herbe himalayenne dont les feuilles denticulées rappellent curieusement des feuilles d'orties. Le genre *Carlemannia* est par ailleurs assez mal connu, et il est possible qu'il n'appartienne pas aux Rubiacées (voir l'opinion de AIRY SHAW, Kew Bull. 19-3-1965).

En conclusion, nous considérons comme acquis le fait que les seuls indices significatifs de lobation foliaire se rencontrent tous chez les Gardéniées. Toutes les autres Rubiacées ont, du moins à notre connaissance, des feuilles simples.

5. LES STIPULES ET LES CÉROCYSTES

La face interne des stipules est toujours couverte, au moins dans sa partie basale, d'une pilosité dense, entremêlée de nombreux organes glandulaires (**Cérocystes**) qui ont déjà été mentionnés dans notre étude du genre *Schumanniohyton*. Nous voudrions ici faire le point des connaissances actuelles sur ces organes énigmatiques.

Les glandes stipulaires des Rubiacées sont connues depuis les travaux de MARCHAND (1864), sur le *Coffea arabica* ; elles ont été retrouvées, toujours sur le café, par BEILLE (1935), par VAROSSIEAU (1940) qui en décrit l'anatomie et le fonctionnement, par LEBRUN (1941), par CHEVALIER et CHESNAIS (1942) qui leur donnent le nom de « cérocystes » et caractérisent chimiquement leur sécrétion, par METCALF et CHALK (1950), enfin, par MOENS (1963).

Les Gardéniées constituent un matériel beaucoup plus favorable que les Cafés pour l'étude des cérocystes, car ces organes y sont particulièrement volumineux et actifs. Nous avons pu faire à leur sujet une série d'observations que nous rapportons ici :

a) Localisation des cérocystes

Chez les Gardéniées, comme chez toutes les Rubiacées, les cérocystes sont localisés de façon parfaitement constante en deux points précis :

- à la base de la face interne des stipules (Pl. 28, fig. 1) ;
- à la base de la face interne des sépales (Pl. 30, fig. 5) ;
- exceptionnellement, la partie apicale d'une stipule (Pl. 3, fig. 7) ou d'un sépale (Pl. 5, fig. 4) peut être différenciée en cérocyste. Il s'agit alors d'organes très jeunes, sépales embryonnaires ou stipules des plantules.

Le plus souvent, les cérocystes se trouvent en mélange avec des poils épidermiques de même longueur qu'eux et insérés de façon extrêmement dense. Suivant l'espèce considérée, leur nombre sous chaque stipule varie considérablement, de un ou deux (*Atractogyne*) jusqu'à plusieurs centaines (*Schumannio-phyton*).

b) *Ontogenèse, anatomie et cytologie du cérocyste*

Les figures 2 à 4 de la planche 28 montrent divers stades de l'ontogenèse d'un cérocyste dans le bourgeon apical du tronc de *Schumannio-phyton problematicum*. Sauf chez la plantule, où les phénomènes sont beaucoup plus rapides, la formation d'un cérocyste s'effectue en un an dans cette espèce.

La figure 2 montre une ébauche âgée d'un mois environ. C'est une minuscule émergence parenchymateuse à caractère méristématique. L'épiderme, et le parenchyme sous-jacent, participent à sa formation.

Dans la figure 3, l'ébauche a presque atteint sa taille définitive. Un pédoncule apparaît. Les différentes assises tissulaires commencent leur différenciation.

La figure 4 montre le cérocyste mûr, âgé d'un an, avant que son activité sécrétrice n'ait commencé. Il est constitué d'un massif axial de cellules étirées dans le sens d'allongement de l'organe, recouvert d'un épiderme dont les cellules sont allongées radialement en papilles. Ces cellules épidermiques sont rangées en files longitudinales d'une régularité parfaite.

Dans la partie apicale de l'organe, les cellules axiales et les cellules épidermiques ne sont plus distinguables les unes des autres, et forment un massif homogène de cellules isodiamétriques à caractère méristématique.

Dans la partie inférieure de l'organe, l'assise épidermique n'est pas différenciée en papilles, ce qui forme une sorte de pédoncule.

Le cérocyste n'est pas vascularisé.

Les figures 5 et 6 montrent les caractéristiques cytologiques des deux types de cellules constituant le cérocyste :

— *Les cellules du massif parenchymateux axial*

De grosses vacuoles, groupées aux deux extrémités de chaque cellule axiale, isolent un pont cytoplasmique médian où se trouve le noyau. Ce dernier se colore faiblement par la réaction nucléale de Feulgen.

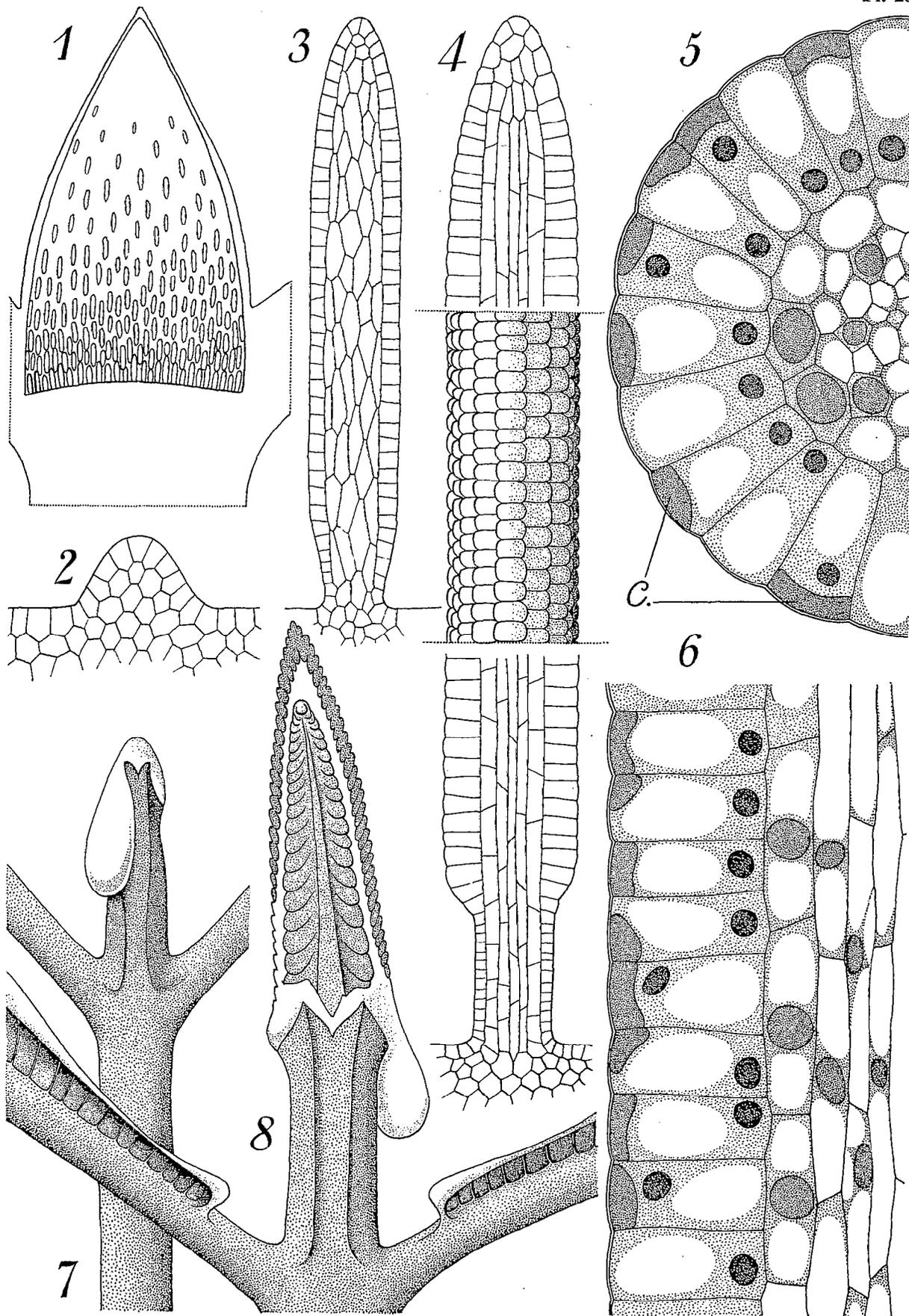
La coupe transversale (fig. 5) montre une différenciation parmi les cellules du massif axial : à la périphérie, ces cellules sont courtes, de gros diamètre, et leur cytoplasme est très colorable. Vers le centre, elles sont de plus en plus longues et effilées, à cytoplasme très peu dense. Peut-être ces cellules longues ont-elles un rôle conducteur, suppléant ainsi à l'absence de vascularisation dans le cérocyste.

— *Les cellules de l'assise épidermique*

Chacune comporte une seule vacuole volumineuse, séparant le cytoplasme en deux massifs très denses. Le noyau est situé le plus souvent dans le massif cytoplasmique basal ; il est plus petit que le noyau des cellules axiales et se colore très fortement par la réaction de Feulgen.

Avant que le cérocyste mûr n'ait commencé sa sécrétion, chaque cellule épidermique présente une grosse inclusion colorée en vert (Feulgen-Vert Lumière). Cette inclusion a une position caractéristique : elle est située au sommet de la cellule, sous la membrane, et extérieurement au cytoplasme.

D'après la position de cette inclusion et sa couleur, il est évident qu'il s'agit du produit de sécrétion du cérocyste, accumulé sous la membrane cellulaire en attendant la rupture de cette dernière. En effet, ce produit se colore en vert par le Feulgen, il est facile de le vérifier lorsque la sécrétion commence.



c) *Nature chimique de la sécrétion*

A l'abri de l'air, la sécrétion des cérocystes se présente comme un liquide visqueux, généralement translucide et doré, parfois aussi opalescent et blanchâtre (*Duroia aquatica*, *Gardenia ternifolia*). Au contact de l'air, ce liquide se fige en un solide d'un jaune soufre, « à cassure vitreuse » (CHEVALIER).

MARCHAND (1864), VAROSSIEAU (1940), METCALF et CHALK (1950) attribuent à cette sécrétion la nature chimique d'une résine.

CHEVALIER et CHESNAIS (1942) font les premiers essais de caractérisation chimique (détermination du point de fusion, des principaux solvants à froid et à chaud, étude de la combustion, etc.). Leurs conclusions restent prudentes : « La propriété de fondre à une faible température... semble indiquer qu'il s'agit d'une substance assimilable aux cérides et plus ou moins analogues à la cire excrétée par les fruits de diverses espèces du genre *Myrica* ».

Nos tentatives de caractérisation chimique ont porté sur l'espèce *Gardenia imperialis* K. Schum., d'Afrique Occidentale, dont la sécrétion sous-stipulaire est particulièrement copieuse. A l'exception des réactions colorées, dont les résultats ont été négatifs, les diverses propriétés générales des lipides ont pu être vérifiées :

- insolubilité dans l'eau, hydrophobie ;
- solubilité dans le chloroforme, l'acétone, le xylène, l'alcool éthylique absolu, le trichloréthylène, l'acétate d'éthyle.

Puis des réactions permettant de distinguer les cérides des autres lipides, et en particulier des glycérides (= graisses) ont été essayées, toujours avec succès :

- aucun dégagement d'acroléine sous l'action des fortes températures, mais une nette odeur de cire ;
- insolubilité dans l'éther de pétrole et dans l'hexane ;
- point de fusion vers 70°, donc nettement supérieur au point de fusion des glycérides qui ne dépasse jamais 50°.

La concordance de ces divers résultats permet d'affirmer que les glandes sous-stipulaires des Rubiacées secrètent des Cérides (= esters d'acides gras supérieurs et d'alcools supérieurs).

d) *Mécanisme de la sécrétion*

D'après CHEVALIER et CHESNAIS (1942), la sécrétion est élaborée dans les cellules axiales. Les cellules épidermiques servent à la diffusion du produit sécrété depuis le massif axial jusqu'à l'extérieur, et elles n'ont pas d'activité sécrétrice propre. Pour VAROSSIEAU (1940) et MOENS (1963), au contraire, la fonction sécrétrice de l'organe est dévolue aux cellules épidermiques. Ce point de vue nous paraît beaucoup plus conforme aux faits observés.

La durée de l'activité sécrétrice d'un même cérocyste reste à préciser. D'après CHEVALIER et CHESNAIS, il s'agit d'une lente diffusion continue à travers la membrane externe. Il semble plutôt que, à la fin d'une longue période pendant laquelle la sécrétion s'accumule dans les cellules épidermiques

Pl. 28. — Les stipules et les cérocystes. 1 Face adaxiale d'une stipule de *Schumanniohyton problematicum*, montrant la répartition des cérocystes. Hauteur de la stipule : 25 mm. ; 2 Ébauche de cérocyste d'une hauteur de 35 μ ; 3 Ébauche d'une hauteur de 250 μ ; début de la différenciation cellulaire ; 4 Aspect d'un cérocyste mûr, en vue externe et en coupe longitudinale. Hauteur : 800 à 1 500 μ . Diamètre : 120 μ ; 5 et 6 Cytologie du cérocyste à maturité ; c : globules de cérides accumulés sous la cuticule des cellules épidermiques : 50 à 100 μ ; 7 Bouchon de cire obturant la gaine stipulaire, chez *Gardenia imperialis*. Hauteur des stipules : 12-15 mm. ; 8 Une jeune paire foliaire enduite d'une couche de cire, sort de la gaine stipulaire.

(Pl. 28, fig. 5 et 6), la dispersion dans le milieu soit un phénomène unique, et relativement brusque, qui entraîne la rupture des parois cellulaires et précède immédiatement la mort du cérocyste.

Nous avons observé un gradient dans le fonctionnement des cellules sécrétrices d'un même cérocyste, les cellules situées à l'apex se vidant les premières.

VAROSSIEAU (1940), puis NOZERAN (1957) et MOENS (1963), ont signalé, au moment où la glande se vide, un décollement global de la cuticule des cellules épidermiques. L'afflux de sécrétion fait éclater ensuite cette pellicule cuticulaire qui se présente comme un voile lâche et ténu entourant complètement le cérocyste.

De nouveaux cérocystes apparaissent continuellement sous une même stipule, ce qui assure la régularité de la sécrétion. Les cérides produits s'accumulent dans la cavité sous-stipulaire, et, dans les genres à grandes stipules (*Gardenia*, *Duroia*), ils y forment ainsi des amas considérables.

Lorsque les apex stipulaires s'écartent pour laisser passer les jeunes feuilles, les cérides s'écoulent au dehors. Au contact de l'air, ils se figent et obstruent ainsi l'orifice du bourgeon. A. CHEVALIER (1942) note ces bouchons de cire caractéristiques surmontant les bourgeons chez diverses Gardéniées (*Gardenia*, *Polycoryne*) et Ixorées (*Coffea*, *Tricalysia*).

e) Rôle biologique

La figure 7 montre le bouchon de cire dorée qui obture la gaine stipulaire de *Gardenia imperialis* K. Schum. Dans la figure 8, on voit une jeune pousse qui traverse la gaine ; les cérides se trouvent repoussés comme par un piston ; au contact de l'air, ils se figent en un enduit jaune d'or qui recouvre les jeunes feuilles, mais qui reste suffisamment plastique pour suivre l'allongement de ces feuilles et les recouvrir, sur toute leur surface, d'une forte cuticule cireuse.

VAROSSIEAU (1940), CHEVALIER et CHESNAIS (1942), admettent que les cérides et les revêtements cireux jouent un rôle important dans la protection des jeunes organes contre la sécheresse, en particulier contre l'Harmattan dans l'Ouest africain. Cette protection est en effet extrêmement efficace et permet les très lentes préformations d'organes qui ont été étudiées dans le genre *Schumanniohyton*. Dès 1891, POTTER avait signalé, chez les Rubiacées, le rôle protecteur des stipules vis à vis des méristèmes d'axes.

Il est possible aussi que dans certains genres (*Bertiera*, *Rothmannia*), les cérocystes attirent les fourmis, comme le font fréquemment les nectaires extrafloraux chez beaucoup de plantes tropicales. Mais ceci ne présente aucune valeur générale et il n'y a pas de lien constant entre la myrmécophilie et les cérocystes.

f) Répartition taxonomique des cérocystes

Toutes les Rubiacées, arbres, lianes ou herbes, possèdent des cérocystes.

PARÈS et RUAT (1953) et NOZERAN (1957) ont trouvé des cérocystes identiques dans la famille des Loganiacées (*Usteria*, *Anthocleista*, *Spigelia*) dont la parenté avec les Rubiacées est très évidente.

D'après PARÈS et RUAT, les autres familles de l'ordre des Rubiales, c'est-à-dire les Caprifoliacées, Valérianiacées, Dipsacacées, Adoxacées et Calycéracées, (EMBERGER, 1960), ne présentent jamais de cérocystes.

Par contre, des cérocystes typiques existent dans la famille des Apocynacées (ordre des Contortales), à la base des feuilles, sous les stipules (*Tabernaemontana*) et sous les sépales. Il en est de même chez les Asclepiadacées (*Calotropis*).

A.-J. MIA (1960) mentionne et figure des cérocystes chez *Rauwolfia vomitoria* Afzl. : « Chaque

primordium foliaire est associé avec des glandes axillaires persistantes, qui sont fixées à la base de la surface adaxiale du pétiole ».

Dans les genres *Tabernaemontana*, *Alstonia*, *Tabernanthe*, *Voacanga*, *Callichilia*, etc. les bourgeons sont continuellement scellés par un bouchon de cire, analogue à ceux qui ont été décrits par CHEVALIER chez *Gardenia*, *Coffea*, *Tricalysia*.

g) Hypothèse concernant la nature morphologique du cérocyste

Le problème de la véritable nature des cérocystes est un problème ardu. VAROSSIEAU (1940) et MOENS (1963) les qualifient simplement de « glandes » ; pour CHEVALIER et CHESNAIS (1942), ce sont des « nectaires extra-floraux ». PARÈS et RUAT (1953) sont les premières à poser le problème de la valeur morphologique des cérocystes : pour eux, ces organes font partie du trichôme, ce sont des poils différenciés à fonction sécrétrice. C'est également l'opinion de R. NOZERAN (1957).

L'assimilation du cérocyste à un élément du trichôme nous semble abusive. En effet, si cet organe ressemble à un poil par sa forme et ses dimensions, son origine n'est pas exclusivement épidermique, puisque sa structure complexe fait intervenir le parenchyme sous-épidermique. De plus, la croissance du cérocyste semble assurée, comme celle d'un axe, par un méristème apical.

A la suite d'une étude portant sur de nombreuses familles tropicales, SCHNELL, CUSSET et QUÉNUM (1963) ont récemment envisagé une homologie possible entre des glandes extra-florales et des lobes foliaires : des primordia identiques, à méristèmes apicaux semblables pourraient se développer normalement en organes foliaires, ou bien subir précocement une « glandularisation » qui vient masquer leur « dignité morphologique » (EMBERGER, 1960).

Seule une étude expérimentale permettra de savoir si les cérocystes, qui sont bien des glandes extra-florales au sens de SCHNELL, CUSSET et QUÉNUM (1963), ont la valeur morphologique d'organes foliaires atrophiés. Dans cette hypothèse, on pourrait concevoir, au point de vue de l'organogenèse, deux directions possibles de différenciation pour les cellules méristématiques de l'ébauche foliaire des Rubiacées :

- Différenciation « assimilatrice » conduisant à la feuille proprement dite.
- Différenciation glandulaire conduisant au cérocyste.

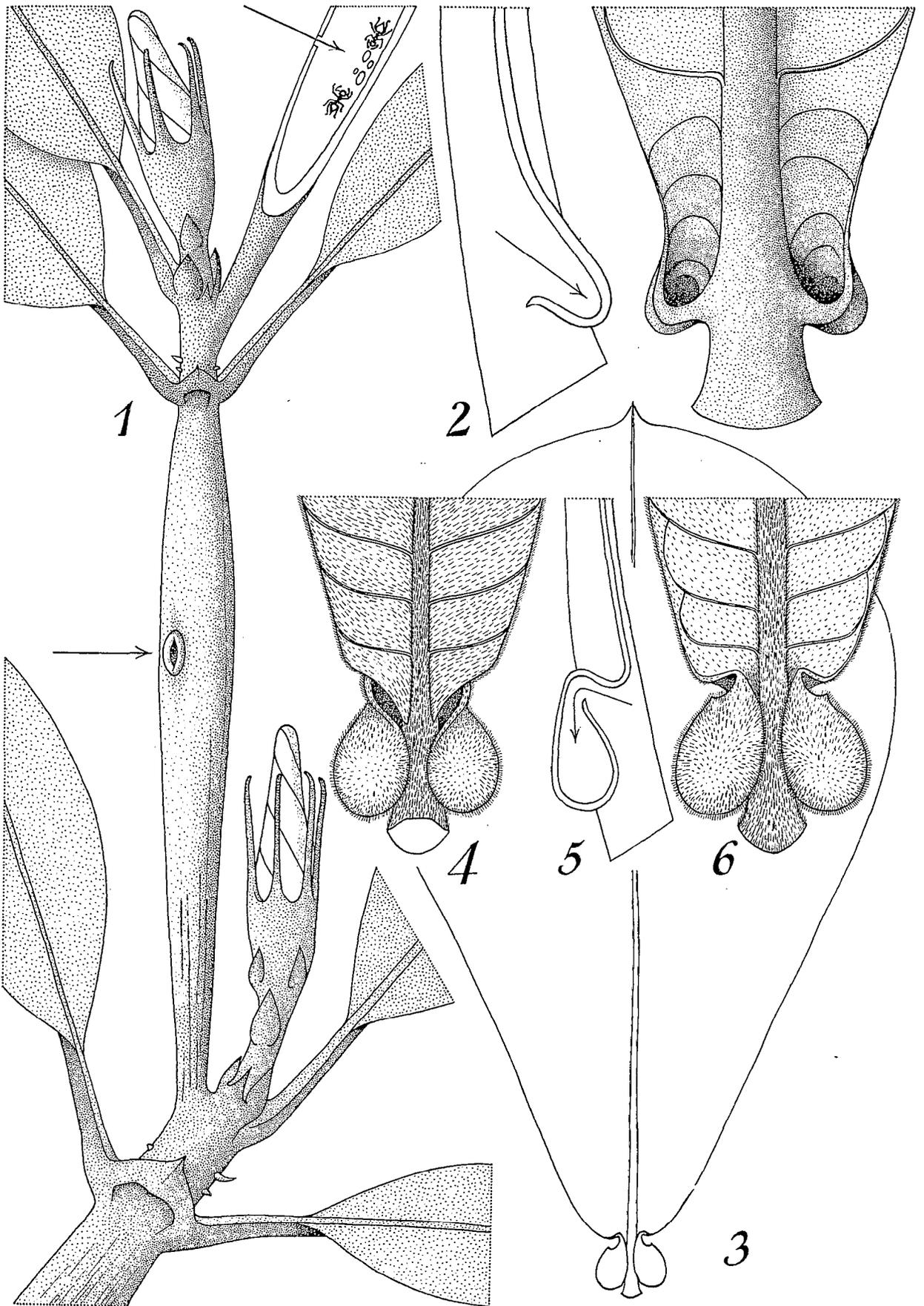
Ce point de vue trouve une première confirmation dans les observations rapportées plus haut : toute la partie apicale d'un sépale ou d'une stipule peut, dans certains cas, être différenciée en un cérocyste.

6. LA MYRMÉCOPHILIE CHEZ LES GARDÉNIÉES

Si elles n'atteignent au même degré de spécialisation que dans la tribu des Psychotriées (*Myrmecodia*, *Hydnophytum*), les structures myrmécophiles sont abondantes chez les Gardéniées. Deux cas sont à considérer, suivant que ces structures intéressent des axes ou des feuilles.

a) Structures myrmécophiles raméales

— Chez *Duroia aquatica* (Aubl.) Brem., les rameaux plagiotropes sont parfois creusés et habités par des fourmis (F. HALLÉ, n° 820, P, Guyane française). Il ne semble pas que ce soit une structure constante.



— Chez *Schumanniphyton magnificum* (K. Sch.) Harms, les entre-nœuds de la partie supérieure du tronc sont parfois creux et habités par des fourmis (N. HALLÉ, n° 6050, P. Gabon). Comme précédemment, il ne semble pas qu'il s'agisse d'une structure constante.

— Chez *Rothmannia macrocarpa* (Hiern) Keay, les entre-nœuds longs des branches plagiotropes sont creux et abritent des fourmis (Pl. 29, fig. 1).

Il s'agit ici d'une structure constante qui a valu à cette plante le nom, aujourd'hui abandonné de *Randia myrmecophila* de Wild. Des structures tout à fait semblables existent chez d'autres Gardéniées africaines ou américaines :

Rothmannia lujae (de Wild) Keay. FOURY, n° 123, P. Cameroun.

Duroia hirsuta (P. & E.) Shum. KRUKOFF, n° 8631, P. Brésil.

b) Structures myrmécophiles foliaires

— Chez *Gardenia imperialis* K. Schum., les feuilles présentent à leur base deux petites oreillettes concaves, visitées par des fourmis qui y installent des cochenilles (Pl. 29, fig. 2). CORNER (1952) signale des structures analogues chez diverses espèces malaises du même genre *Gardenia*.

— Chez *Duroia saccifera* Hook. f., la base du limbe foliaire possède deux oreillettes renflées habitées par les fourmis (Pl. 29, fig. 3 à 6). Ces curieuses structures ont déjà été figurées par MARTIUS (1881-89) et par SCHUMANN (1891). Elles sont à comparer aux poches myrmécophiles des feuilles des Mélastomacées américaines du genre *Tococa*, et de la Sapotacée gabonaise *Delpyodora macrophylla* Pierre (Flore du Gabon-Paris, 1961, p. 137).

— Enfin, les fourmis établissent fréquemment des nids provisoires à base de minuscules débris végétaux sous les stipules de *Bertiera*, dans les bases foliaires de *Schumanniphyton*, dans les tubes calycinaux de diverses espèces de *Gardenia* (CORNER, 1952) et de *Rothmannia* (de WILDEMAN, 1952).

Toutes ces structures myrmécophiles, qu'elles soient raméables ou foliaires, sont utilisées par les fourmis — principalement du genre *Cremastogaster* — pour y élever et y exploiter des cochenilles qui se nourrissent aux dépens des tissus végétaux sous-jacents.

Notons enfin que les seules tribus des Rubiacées qui présentent des structures myrmécophiles nettes sont les Gardéniées, les Vanguériées (*Cuwiera*, *Canthium*), les Psychotriées (*Myrmecodia* et genres voisins), les Naucleées (*Nauclea vanderguchtii*) et les Mussaendées (*Heinsia myrmæcia*).

Pl. 29. — Structures myrmécophiles chez les Gardéniées. 1 Sympode plagiotope chez *Rothmannia macrocarpa* (Hiern) Keay, dans lequel chaque entre-nœud long est aménagé et habité par des fourmis. Longueur de l'entre-nœud: 15 cm. Référence : A. CHEVALIER, n° 27993, P. Congo ; 2 La base du limbe foliaire chez *Gardenia imperialis* K. Schum. Les deux oreillettes, ouvertes à la face inférieure du limbe, ont une profondeur de 1 à 3 mm. ; 3 Feuille de *Duroia saccifera* Hook. f., d'une longueur totale de 28 cm ; 4 à 6 Trois vues de la base du limbe, montrant les ampoules myrmécophiles caractéristiques. Ces ampoules sont ouvertes à la face supérieure du limbe : leurs dimensions moyennes sont 14 mm de hauteur et 7 mm de largeur. Référence : GLAZIOU, n° 8743, P. Brésil.

7. LES NOMBRES CHROMOSOMIQUES

2 N = 22 (nombre de base 11)		
<i>Atractogyne bracteata</i> (Wernham) Hutch. & Dalz.	Afr. trop.	MANGENOT S. & MANGENOT G. (1958).
<i>Bertiera bracteolata</i> Hiern.	Afr. trop.	— —
<i>Euclinia longiflora</i> Salisb.	Afr. trop.	— —
<i>Gardenia nitida</i> Hook.	Afr. trop.	— —
<i>Gardenia intermedia</i>		FAGERLIND F. (1937).
<i>Gardenia jasminoides</i>	Chine, Japon	—
<i>Gardenia spatulifolia</i>	Afr. trop.	—
<i>Gardenia thunbergia</i>	Afr. trop.	—
<i>Gardenia floribunda</i>		DE POUQUES M.-L. (1943).
<i>Leptactina mannii</i>	Afr. trop.	FAGERLIND F. (1937).
<i>Macrosphyra longistyla</i> (D. C.) Hiern.	Afr. trop.	RAGHAVAN & RANGASWAMY (1941).
<i>Massularia acuminata</i> (G. Don) Bullock ex Hoyle	Afr. trop.	MANGENOT S. & MANGENOT G. (1958).
<i>Oxyanthus</i> sp.	Afr. trop.	— —
<i>Oxyanthus formosus</i> Hook. f.	Afr. trop.	— —
<i>Oxyanthus tubiflorus</i> (Andr.) D.C.	Afr. trop.	— —
<i>Rothmannia longiflora</i> Salisb.	Afr. trop.	FAGERLIND (1937).
<i>Rothmannia megalostigma</i> (Wernham) Keay	Afr. trop.	MANGENOT S. & MANGENOT G. (1958). Inéd.
<i>Sherbournia calycina</i> (G. Don) Hua	Afr. trop.	— —
<i>Xeromphis spinosa</i> (Thunb.) Keay	Asie trop.	FAGERLING (1937).
2 N = 24 (nombre de base 12)		
<i>Catesbaea latifolia</i>	Antilles	— —
2 N = 34 (nombre de base 17)		
<i>Posoqueria cookii</i>	Amér. trop.	— —
<i>Posoqueria longiflora</i> Aubl.	Amér. trop.	— —

On voit que les nombres chromosomiques des Gardéniées de l'Ancien Monde sont d'une uniformité parfaite, quel que soit le type biologique considéré. Le nombre de base ($N = 11$) de ces espèces paléotropicales est le nombre de base habituel pour l'ensemble des Rubiacées.

Par contre, les Gardéniées du Nouveau Monde semblent constituer un groupe hétérogène, et bien distinct du précédent, avec des nombres de base variés ($N = 12$, $N = 17$, et d'autres encore sans doute). Il serait intéressant de poursuivre cette étude sur d'autres genres américains.

CHAPITRE IV

L'APPAREIL REPRODUCTEUR DES GARDÉNIÉES

A — Morphologie florale

Schématiquement, la morphologie florale de base est la suivante : les fleurs des Gardéniées sont tétracycliques, pentamères et actinomorphes ; elles sont constituées d'une corolle de 5 pétales à préfloraison spiralée, soudés à leur base en un long tube, de 5 étamines soudées entre les pétales, et de 2 à 5 carpelles multiovulés. L'ovaire est infère, enfoui dans le réceptacle floral que surmonte un calice de 5 sépales ; un disque nectarifère entoure toujours la base du style.

Parmi les caractères généraux des fleurs de Gardéniées, il faut encore noter que ces fleurs sont souvent de très grandes dimensions, ainsi que le montreront les mesures effectuées ci-dessous.

La planche 30 montre cette structure florale de base, typiquement réalisée chez *Rothmannia longiflora* Salisb.

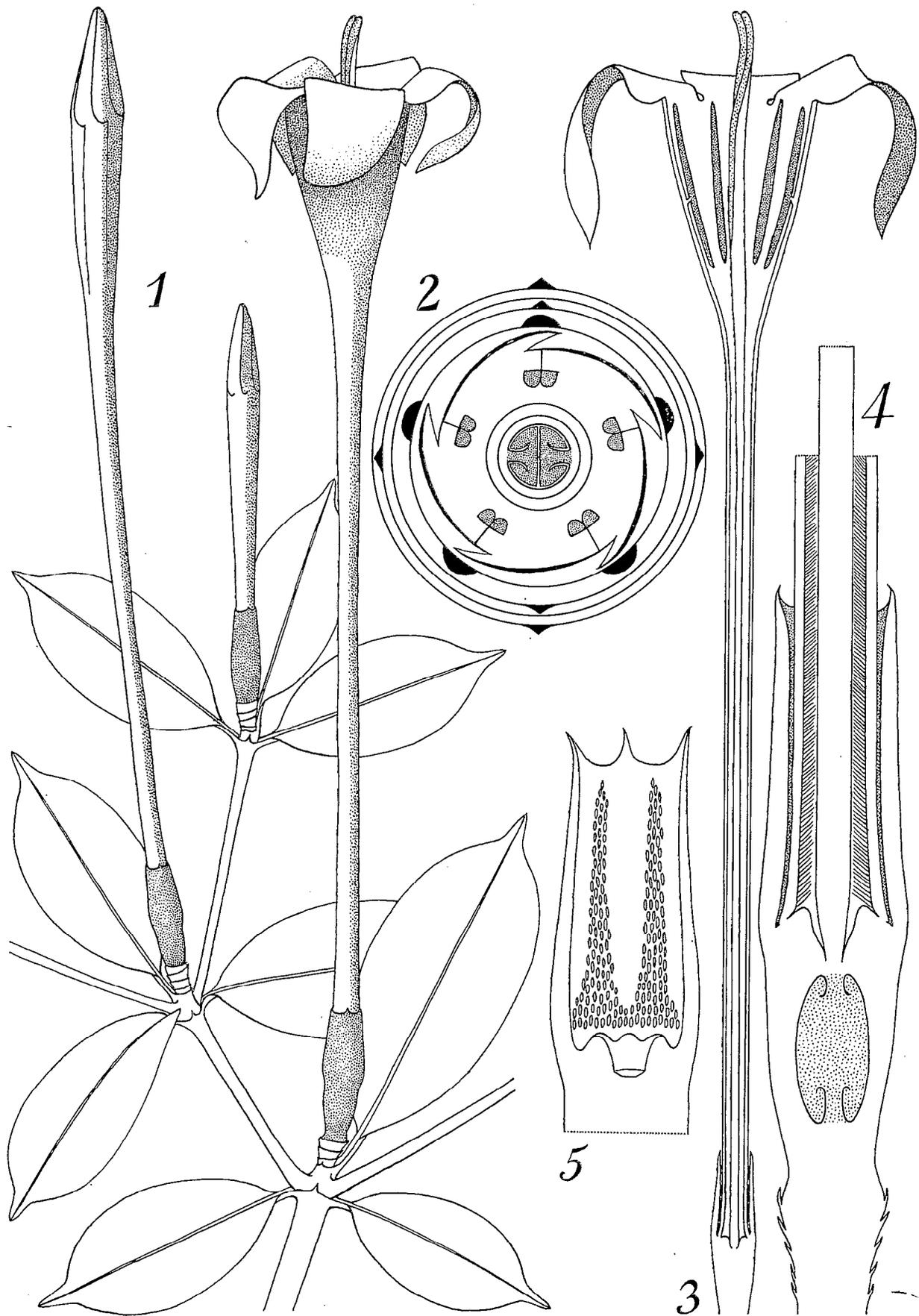
La planche 31 montre, en coupes longitudinales, les fleurs de quelques genres importants de la tribu des Gardéniées, chez lesquels la structure fondamentale définie plus haut se trouve diversement modulée, sans être essentiellement modifiée. Chez d'autres genres, quelques modifications importantes apparaissent : fleurs tétramères, fleurs pléiomères, fleurs sub-zygomorphes, fleurs tricycliques par avortement du gynécée ou de l'androcée, etc.

Pour chacun des cycles constitutifs de la fleur, nous avons pu faire une série de constatations que nous rapportons ici :

1. LE CALICE

Les lobes du calice varient, en formes et en dimensions, d'un genre à l'autre. Ils peuvent être presque nuls, ou triangulaires, lancéolés, filamenteux, cordiformes, spatulés, etc. Leur préfloraison, lorsqu'elle est décelable, est toujours spiralée. Chez certaines espèces, ces lobes se différencient incomplètement : le calice s'ouvre par une fente longitudinale et prend alors l'allure d'une spathe (*Rothmannia hispida*, *Schumanniphyton problematicum*, *Gardenia griffithii*).

Comme chez toutes les Rubiacées, les calices des Gardéniées sont intérieurement pourvus de cérocystes, absolument identiques à ceux qui garnissent la face interne des stipules chez ces plantes. Ceci nous conduit à émettre l'hypothèse d'une nature stipulaire pour les sépales des Rubiacées. Les limbes foliaires correspondant à ces stipules calicinales ne se développent généralement pas ; en particulier, ils n'apparaissent jamais chez les Gardéniées. Mais ils apparaissent chez quelques genres disséminés dans la famille des Rubiacées : *Warszewiczia*, *Mussaenda*, *Pseudo-Mussaenda*, etc. Malgré la modification des tracés vasculaires et l'absence de chlorophylle, au moins lorsqu'ils sont adultes, il est facile de reconnaître la nature foliaire de ces organes.



Par ailleurs, le rôle protecteur des sépales pour les stades jeunes de la fleur est à comparer au rôle protecteur des stipules pour les stades jeunes des axes végétatifs : dans les deux cas, les jeunes organes se trouvent revêtus d'une couche de cérides. Chez certaines espèces, comme *Gardenia imperialis*, la sécrétion des cérocystes du calice est particulièrement abondante, et le bouton floral se trouve recouvert d'une véritable croûte de cérides durcis.

2. LA COROLLE

a) dimensions

On trouvera ci-dessous les dimensions florales moyennes des différentes tribus de Rubiacées de Côte d'Ivoire. Les mesures portent sur la longueur du tube de la corolle à l'anthèse ; lorsque cela a été possible, les moyennes ont été établies sur la totalité des espèces ivoiriennes de chaque tribu :

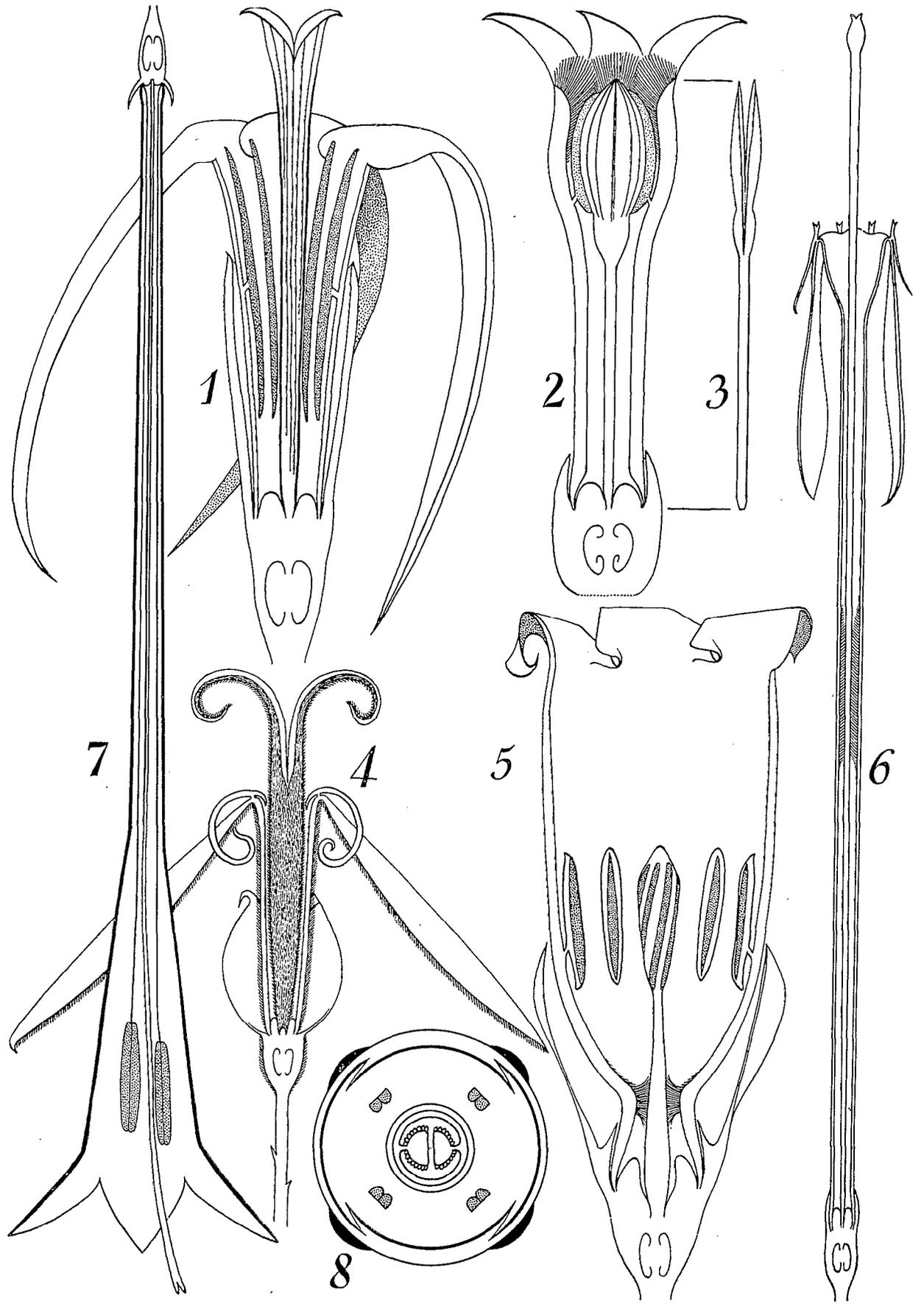
TRIBU	Longueur moyenne du tube de la corolle (mm)
Gardéniées	75,4
Morindées	35
Mussaendées	19,9
Ixorées	13,3
Nauclées	9,8
Hedyotidées	9,4
Psychotriées	6,2
Vanguériées	5,9
Spermacocées.....	3,7
Cinchonées.....	3

Malgré son caractère artificiel, ce relevé permet de dégager un résultat très net, d'ailleurs évident pour le botaniste de terrain : la tribu des Gardéniées se distingue de toutes les autres tribus des Rubiacées par ses très grandes dimensions florales.

Quelques incursions hors d'Afrique, ainsi que l'examen des herbiers du Muséum de Paris, nous ont amenés à penser que ce résultat, établi pour la Côte d'Ivoire, est valable pour l'ensemble des zones tropicales. Les plus grandes fleurs qu'il nous ait été donné de voir sont celles de deux Gardéniées de la Guyane française, *Tocoyena guianensis* K. Sch. et *Posoqueria longiflora* Aubl. dont les corolles atteignent 30 cm de longueur. Des dimensions analogues sont citées par KEAY (1958) pour une espèce africaine, *Rothmannia macrocarpa* (Hiern) Keay.

Le tube corollin de ces fleurs géantes est étroit et cylindrique (*Oxyanthus*, *Tocoyena*, *Posoqueria*) ou évasé en entonnoir à son sommet (*Gardenia*, *Euclinia*, *Rothmannia*, *Pseudogardenia*). Il est presque toujours intérieurement garni d'une pilosité dense, soit sur toute sa longueur, soit au moins sur un court secteur dont le niveau varie d'un genre à l'autre.

Pl. 30. — Morphologie florale typique de la tribu des Gardéniées chez *Rothmannia longiflora* Salisb. 1 Branche plagiotrope portant deux boutons floraux et une fleur ouverte. Lobes de la corolle blancs maculés de taches pourpres. Tube violet sombre ou noir ; 2 Diagramme floral. Noter les feuilles réduites, au nombre de 3 à 5 paires, qui entourent la base du pédoncule ; 3 Coupe longitudinale de la fleur. Longueur du tube de la corolle : 25 cm. Longueur des anthères : 44 mm. Style bifide à son extrémité, long de 28 cm. ; 4 Coupe de l'ovaire infère montrant la cavité ovarienne, le disque nectarifère, et la pilosité interne du tube de la corolle ; 5 Coupe du calice montrant la répartition des cérocystes à la face interne des sépales. Hauteur du tube du calice : 15 mm. Référence : ADIO n° 1770, Côte d'Ivoire.



b) Symétrie florale

Les corolles des Gardéniées sont actinomorphes. Nous ne connaissons que deux exceptions :

— celle de *Gardenia ternifolia* dont les fleurs stériles, produites à contresaison, ont parfois des périanthes incomplets, ce qui leur donne un aspect sub-zygomorphe (page 79).

— celle du genre américain *Posoqueria* dont la fleur est nettement zygomorphe. Mais il s'agit certainement d'une zygomorphie d'acquisition récente, liée à la biologie très particulière de la fleur. Le cas du genre *Posoqueria* sera étudié au chapitre de Biologie florale.

c) Préfloraison

Les lobes de la corolle sont à préfloraison spiralée dextre. Les exceptions sont excessivement rares : KEAY (1958) cite quelques espèces africaines du genre *Rothmannia*, dont la préfloraison est toujours sénestre (*R. hispida* par exemple). Citons aussi les genres américains *Posoqueria* et *Catesbaea* dont la préfloraison est imbriquée.

d) Pléiomérie et méiomérie

Les fleurs de Gardéniées sont presque toujours pentamères, de sorte qu'il est inutile de donner une liste des genres possédant ce type floral. Les exceptions seules nous intéresseront ; le tableau suivant groupe quelques exemples de fleurs pléiomères :

NOM	ORIGINE	Nombre de pièces périanthaires	RÉFÉRENCE OU N° D'HERBIER
<i>Duroia aquatica</i> (Aubl.) Brem.	Surinam	10-12	BREMEKAMP (1934)
<i>Duroia eriopila</i> Linn. f.	Guyanes	6	F. HALLÉ, n° 811, P
<i>Gardenia carinata</i> Wall.	Malaisie	6-9	CORNER (1952)
<i>Gardenia gjellerupii</i> Valetton	Malaisie	6	MENNINGER (1962)
<i>Gardenia griffithii</i> Hook. f.	Malaisie	8-12	CORNER (1952)
<i>Gardenia jovis-tonantis</i> (Welw.) Hiern	Afr. trop.	8-9	DALE & GREENWAY (1961)
<i>Gardenia lutea</i> Fres	Afr. trop.	6-7	— —
<i>Gardenia mutabilis</i>	Malaisie	8	MENNINGER (1962)
<i>Gardenia palustris</i>	Indochine	5-7	— —

Pl. 31. — Quelques exemples de variation de la morphologie florale chez les Gardéniées. 1 Fleur de *Massularia acuminata* (G. Don) Bullock ex Hoyle. Calice tubulaire à lobes réduits (0,5 mm). Corolle à tube court (11 mm), à lobes aigus, roses ou pourpres, longs de 20 mm. Style cannelé, à deux lobes stigmatiques courts. Référence : ADIO, n° 138, Côte d'Ivoire ; 2 Fleur de *Bertiera* sp. Calice réduit, sans lobes visibles. Corolle blanche charnue, tubulaire sur une hauteur de 15 mm ; 3 Le style de la même fleur. L'aplatissement et les fortes cannelures longitudinales de la partie haute du style sont caractéristiques du genre *Bertiera* Aubl. Référence : F. HALLÉ, n° 75, P. Côte d'Ivoire ; 4 Fleur de *Dictyandra arborescens* Welw. Sépales foliacés à préfloraison spiralée. Corolle blanche, à tube court (17 mm). Style cylindrique, hirsute, terminé par deux longues branches stigmatiques. Référence : F. HALLÉ, n° 957, P. Côte d'Ivoire ; 5 Fleur de *Sherbournia bignoniiflora* (Welw.) Hua. Sépales foliacés à préfloraison spiralée. Tube corollin campanulé, pourpre sombre, long de 55 mm. Anthères caduques dès l'anthèse, hautes de 17 mm. Style en massue, cannelé dans sa partie haute, long de 36 mm. Référence : F. HALLÉ, n° 958, P. Côte d'Ivoire ; 6 Fleur d'*Oxyanthus speciosus* D.C. Corolle blanche, teintée de vert, à tube grêle de 35 mm de haut. Style en massue. Référence : ADIO, n° 1635, Côte d'Ivoire ; 7 et 8 Exemple de fleur tétramère chez *Catesbaea spinosa* L. Corolle blanche à lobes imbriqués : tube de 18 cm de longueur. Filets staminaux non soudés à la corolle. Style grêle, bifide au sommet. Référence : SN. P. Cuba.

NOM	ORIGINE	Nombre de pièces périanthaires	RÉFÉRENCE OU N° HERBIER
<i>Gardenia panduriformis</i> Pierre	Indochine	8	PITARD (1933)
<i>Gardenia posoquerioides</i> S. Moore	Afr. trop.	6	DALE & GREENWAY (1961)
<i>Gardenia spatulifolia</i> Stapf. ex Hutch.	Afrique	6-7	MENNINGER (1962)
<i>Gardenia tubifera</i> Wall. in Roxb.	Indochine	6-10	CORNER (1952), PITARD (1933)
<i>Gardenia volkensii</i> K. Sch.	Afr. trop.	8-9	DALE & GREENWAY (1961)
<i>Hillia</i> sp.	Guyanes	6	F. HALLÉ, n° 698, P
<i>Hillia parasitica</i> Jacq.	Guadeloupe	6	L'HERMINIER SN, P
<i>Randia tomentosa</i>	Malaisie	7-10	CORNER (1952)
<i>Rothmannia octomera</i> (Hook) Fagerlind	Afr. équat.	8	KEAY (1958)
<i>Schumanniphyton hirsutum</i> (Hiern) Good	Angola	6-8	L. TOUSSAINT, n° 578, BR
<i>Schumanniphyton magnificum</i> (K. Sch.) Harms	Gabon	8-11	N. HALLÉ, n° 3017, P.
<i>Schumanniphyton problematicum</i> (A.C.) Aubr.	C. d'Ivoire	5-12	A. CHEVALIER (1948)

Ces espèces pléiomères sont presque toutes des arbres de forêt humide. Inversement, la méiomérie caractérise des arbrisseaux xérophytiques (*Catesbaea* et *Phyllacantha*).

3. L'ANDROCÉE ET LE POLLEN

Les filets staminaux sont soudés sur toute leur longueur entre les pétales, de telle sorte que les anthères se trouvent insérées de façon presque sessile dans le tube de la corolle. Les sacs polliniques, volumineux, ont une déhiscence introrse comme dans l'ensemble de la famille.

Cette disposition de l'androcée, réalisée dans la très grande majorité des genres, est représentée de façon typique dans les planches 31 et 30. Des détails d'organisation de niveau générique peuvent apparaître :

— Chez *Dictyandra arborescens* Welw., les sacs polliniques sont cloisonnés transversalement en une série de logettes indépendantes. Ce curieux caractère qui a amené L. EMBERGER (1960) à comparer les anthères de cette espèce à celles des Bennettiales, se retrouve chez une Rubiacée arborescente d'Amérique tropicale, très proche des Gardéniées, *Isertia coccinea* (Aubl.) Gmel. Il se retrouve également chez d'autres familles d'Angiospermes, par exemple les Rhizophoracées et les Sterculiacées.

— Dans le genre *Catesbaea*, les filets staminaux ne sont pas soudés au tube de la corolle (Pl. 31, fig. 7). Cette disposition particulière de l'androcée est à mettre en relation avec le port de la fleur qui n'est pas dressée, mais pendante, le tube corollin dirigé vers le sol.

L'étude du pollen des Gardéniées est particulièrement intéressante. Cette tribu présente en effet les seuls exemples de grains composés (tétrades, polyades) actuellement connus dans la famille des Rubiacées. R. W. J. KEAY (1958), a résumé récemment l'état de nos connaissances sur cette question, et a montré l'existence de trois dispositions différentes réalisant une remarquable série évolutive.

a) Grains simples (Monades)

La très grande majorité des genres possède des grains simples. Ce sont des grains sphériques ou légèrement bréviaxes, tricolporés, fortement ornementés, et dont le contenu fait saillie par les apertures

en trois protubérances caractéristiques, visibles sur le pollen vivant comme sur le pollen « fossilisé ». La figure 1 de la planche 32 montre un grain de ce type chez une Gardéninée américaine, *Duroia eriopila* Linn. f.

b) Tétrades

Les tétrades sont beaucoup plus rares. Elles semblent avoir été découvertes par K. SCHUMANN car elles figurent déjà dans la flore de MARTIUS (1881), à propos d'une Gardéninée brésilienne, *Basanacantha spinosa*. Elles ont été signalées par KEAY (1958), pour dix genres, dont les plus importants sont : *Gardenia*, *Randia*, *Macrosphyra*, *Oxyanthus*, *Euclinia*, *Polycoryne*. A la liste donnée par KEAY, nous ajoutons le genre *Atractogyne* (F. HALLÉ, 1962).

A l'état vivant, ces tétrades, comme également les grains simples, sont agglomérées entre elles par une substance lipidique visqueuse, colorée en orangé vif ou en jaune d'or (*Euclinia*). La figure 2 de la planche 32 montre des tétrades tétraédriques typiques chez *Oxyanthus*.

c) Polyades

Les polyades, enfin, ne sont actuellement connues que chez une seule espèce, *Massularia acuminata* (G. Don) Bullock ex Hoyle, qui est un petit arbre fort répandu dans les sous-bois africains. La découverte de la curieuse organisation pollinique de cette plante semble due à K. SCHUMANN (« Die Natürlichen Pflanzenfamilien », 1897, VI, 4).

Les polyades de *Massularia* sont des amas fusiformes aplatis, d'une longueur moyenne de 500 μ , constitués de 25 à 35 tétrades accolées sans ordre (Pl. 32, fig. 3). La cohésion de l'ensemble paraît due à des soudures au niveau de l'ectexine des grains élémentaires car elle résiste à la méthode classique de fossilisation artificielle (méthode d'Erdtman). L'agitation violente du milieu de montage libère cependant quelques tétrades élémentaires.

Ces tétrades (fig. 4) ont une structure variable : tous les intermédiaires existent entre le type crucié et le type tétraédrique. La taille des grains est également très variable, ainsi que le nombre et la position des pores.

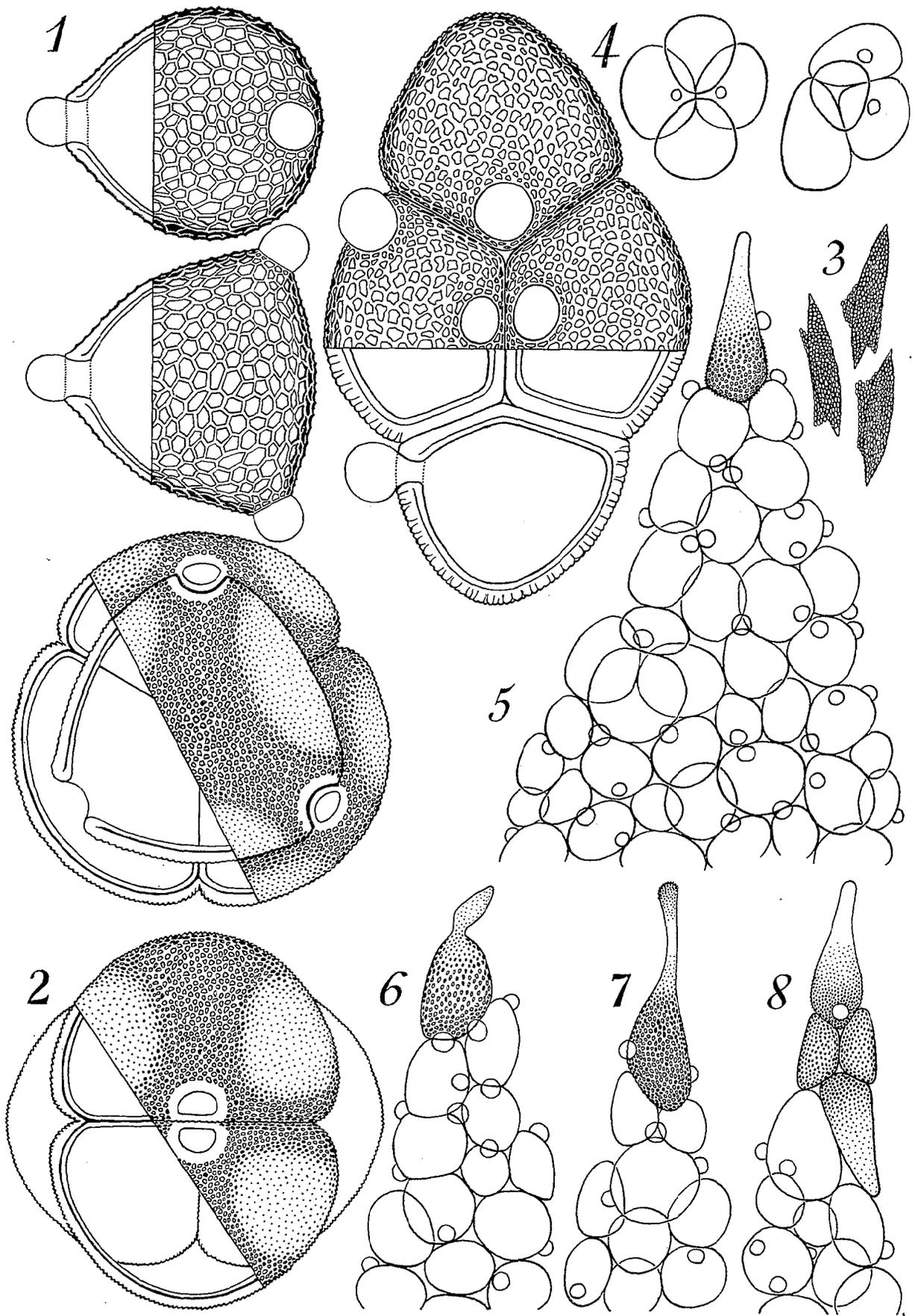
A chacune de ses extrémités, la polyade présente souvent un grain différencié, allongé en fuseau, ou muni d'une protubérance de forme variable (fig. 5 à 7). Plus rarement, c'est toute la tétrade terminale qui se trouve ainsi différencié (fig. 8).

4. LE GYNÉCÉE : ÉTUDE MORPHOLOGIQUE GÉNÉRALE

L'ovaire est enfoui dans un réceptacle floral épais, prolongé vers le bas par un pédoncule court et massif. L'ensemble constitué par le pédoncule floral et l'ovaire infère présente un aspect cylindrique très constant (Pl. 30, fig. 4). Les fleurs des Gardéninées sont, nous l'avons vu, exceptionnellement volumineuses, et ceci est à mettre en relation avec la solidité des pédoncules floraux : ces fleurs lourdes ont des attaches fortes.

L'ovaire infère est surmonté d'un disque nectarifère d'aspect constant : c'est un bourrelet de couleur claire, puissamment vascularisé, entourant étroitement la base du style. La sécrétion nectarienne produite par ce disque s'accumule au fond du tube de la corolle, ou s'y élève par capillarité, grâce à la pilosité interne.

Les planches 30 et 31 montrent quelques exemples de variation dans la forme du style et des stigmates. On remarque que l'extrémité renflée du style est fréquemment marquée de canelures longitudinales, séparées par des crêtes aiguës ; ces canelures sont dues à la pression qu'exercent les anthères sur le sommet du style, dans les stades jeunes de l'ontogenèse florale, et nous examinerons plus loin le rôle



important qu'elles jouent dans la biologie de ces fleurs. Le nombre des stigmates varie de 2 à 8, en corrélation avec le nombre des carpelles.

On retrouve, à ce propos, la pléiomérie qui a été signalée au sujet des lobes de la corolle. Nous avons réuni ici des exemples de Gardéniées à gynécées complexes :

NOM	Nombre de carpelles	RÉFÉRENCES
♀ <i>Duroia aquatica</i> (Aubl.) Brem.	5-6	BREMEKAMP (1934)
<i>Gardenia obtusifolia</i> Roxb.	5	PITARD (1933)
<i>Gardenia panduriformis</i> Pierre	4	PITARD (1933)
<i>Gardenia tubifera</i> Wäll. in Roxb.	5-6	PITARD (1933) & CORNER (1952)
<i>Schumanniophyton magnificum</i> (K. Sch.) Harms	3-4	N. HALLÉ & G. COURS, n° 5950 P
<i>Schumanniophyton problematicum</i> (A. Chev.) Aubr.	3-6	A. CHEVALIER (1948)

On remarquera que ce sont toutes des espèces à corolles pléiomères. Des corrélations significatives existent entre les différents cycles floraux : schématiquement, on peut dire que les Gardéniées pléiomères ont un gynécée complexe à 3 - 6 carpelles, tandis que les Gardéniées pentamères ont un gynécée simplifié à deux carpelles.

a) Anatomie et cytologie de l'ovule

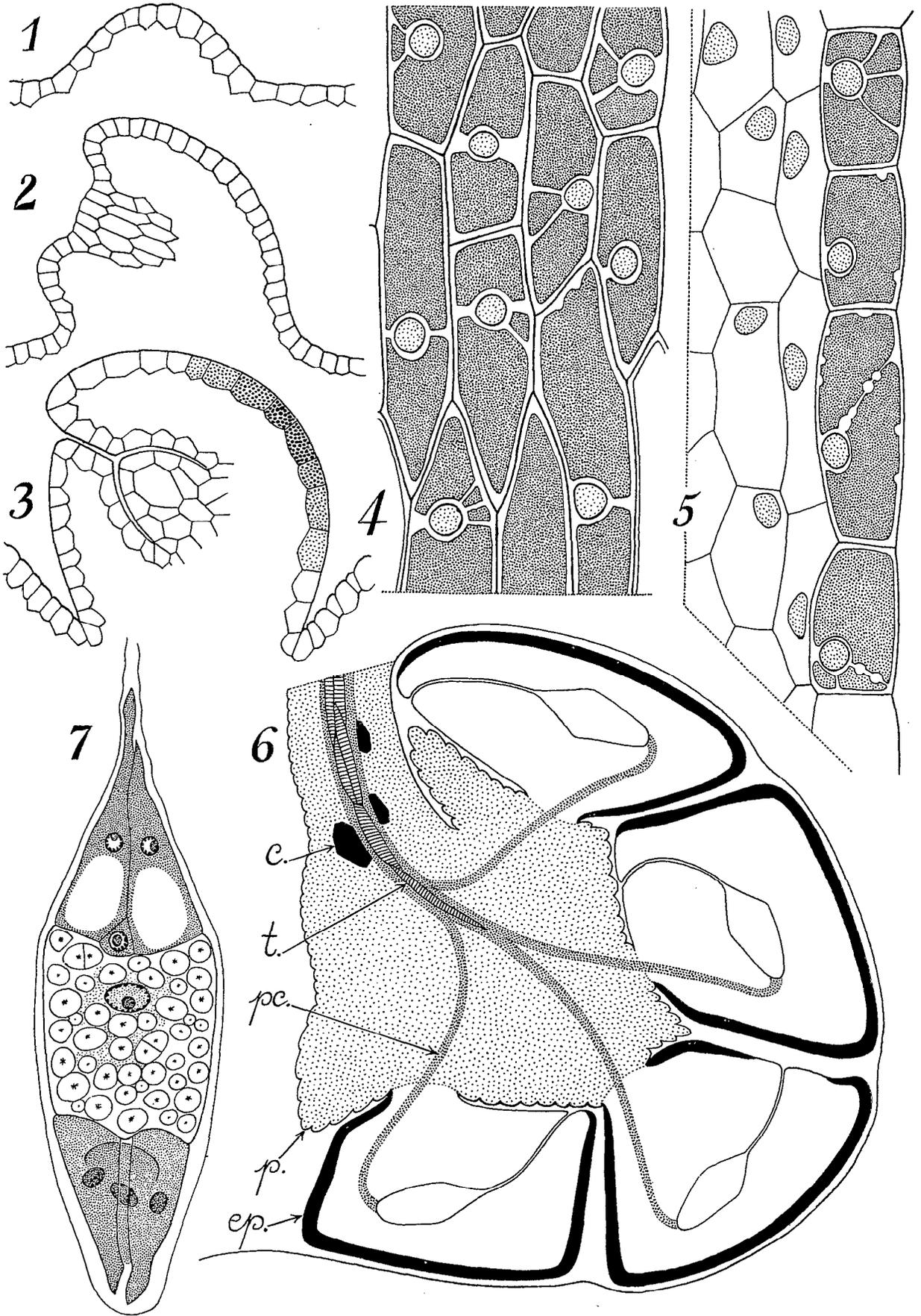
L'ovule des Rubiacées a été étudié pour la première fois, par SCHLEIDEN (1837), mais ce n'est qu'en 1902 que les travaux de LLOYD ont révélé sa véritable structure. FAGERLIND (1937) et MAHESWARI (1950) en ont donné ensuite des descriptions complètes.

Bien que les travaux de ces auteurs aient presque toujours porté sur des espèces originaires de régions tempérées, leurs descriptions sont peu différentes de celle que nous donnons ci-dessous. La famille des Rubiacées semble donc homogène, en ce qui concerne les grands traits de la structure ovulaire.

L'ontogenèse de l'ovule a été étudiée par LLOYD (1899 et 1902) dans la tribu des Galiées. Nous donnons ici une série de figures relatives à la tribu des Gardéniées. L'ébauche ovulaire se présente d'abord comme un hémisphère de cellules indifférenciées à caractère méristématique (Pl. 33, fig. 1).

Le tégument apparaît précocement, sous forme d'un bourrelet annulaire entourant un plateau épidermique qui constitue le nucelle (fig. 2). La croissance du bourrelet tégumentaire est d'emblée dissymétrique, ce qui produit une courbure de l'ébauche ovulaire.

Pl. 32. — Le pollen des Gardéniées. **1** Pollen de *Duroia eriopila* L.f. Grain sphérique de 30 μ de diamètre, dont le contenu fait saillie par trois pores circulaires de 8 μ de diamètre. Forte ornementation réticulée. Référence : F. HALLÉ, n° 811, P. **2** Pollen en tétrades chez *Oxyanthus unilocularis* Hiern. Grande largeur de la tétrade : 74 μ . Grain élémentaire de 44 μ de diamètre. Pores de 5-7 μ de diamètre. Ectexine commune aux quatre grains de la tétrade. Référence : F. HALLÉ, n° 160, P. ; **3** Aspect général des polyades de *Massularia acuminata* (G. Don) Bullock ex Hoyle. Longueur moyenne : 500 μ ; **4** Divers aspects des tétrades élémentaires. Grain de 30 μ de diamètre moyen, dont le contenu fait saillie par des pores variables en nombre et en position. Ectexine propre à chaque grain ; **5** L'extrémité d'une polyade, avec son grain terminal différencié. Les tétrades cruciées prédominent aux extrémités de la polyade, tandis que les tétrades tétraédriques sont les plus nombreuses au centre. **6** et **7** Deux autres grains terminaux différenciés, de 40 et 60 μ de longueur ; **8** Différenciation de toute la tétrade terminale. Référence : F. HALLÉ, n° 39. P. Côte d'Ivoire.



Au stade où le jeune ovule atteint une hauteur de 150 à 180 μ , on constate un étirement des cellules de la zone nucellaire. Par la suite, l'une de ces cellules, future cellule-mère des mégaspores, augmente de volume (fig. 3) et le nucelle prend alors une forme en dôme ; il est complètement recouvert par le tégument à ce stade. L'ovule est presque achevé.

Peu avant la méiose, des vacuoles à tannins apparaissent dans les cellules de l'épiderme ovulaire : leur coloration pourpre (Feulgen) ou noire (hématoxyline) les rend facilement visibles. Ces vacuoles grossissent, confluent, et remplissent presque entièrement les cellules épidermiques de l'ovule mûr (fig. 4 et 5).

L'ovule des Gardéniées (fig. 6) est anatrope. Au sommet d'un funicule très court, ou presque nul, se trouve une tête ovulaire qui se déforme et devient plus ou moins cubique au contact des ovules voisins et de la paroi ovarienne. L'essentiel du volume ovulaire est constitué par le tégument, unique et très épais, dont l'épiderme est chargé de tannins, sauf toutefois autour du micropyle.

Au pôle inférieur de la tête ovulaire, le tégument est percé d'un canal micropylaire très fin, long et sinueux, si difficile à distinguer sur les coupes histologiques qu'il a échappé aux premiers observateurs (en 1837, SCHLEIDEN décrit le tégument unique comme un nucelle, et l'ovule lui-même comme un ovule nu, « nucleus nudus »).

Le canal micropylaire donne directement accès au sac embryonnaire ; en effet, ainsi qu'il est de règle chez les Dicotylédones Gamopétales, le nucelle a totalement disparu lorsque l'ovule est mûr.

Le sac embryonnaire (fig. 7) a une structure classique. Sa seule particularité est d'être, à maturité, littéralement bourré de grains d'amidons (*Gardenia*, *Rothmannia*, *Oxyanthus*, *Euclinia*, etc.).

Les faisceaux vasculaires irriguant le placenta s'arrêtent au voisinage des ovules, sans jamais y entrer : les ovules ne sont donc pas vascularisés. Toutefois, les terminaisons sont prolongées par des zones de tissus denses à caractères méristématiques qui assurent vraisemblablement le transfert de l'eau et des éléments minéraux jusqu'au fond des sacs embryonnaires.

b) *Le placenta : les divers modes de placentation*

Le placenta (Pl. 33, fig. 6) est constitué d'un tissu lâche, à nombreux méats, irrigué, à partir du faisceau cribro-vasculaire médian de la feuille carpellaire, par des massifs de trachéides de plus en plus fins. Ce tissu placentaire est formé de grosses cellules globuleuses, très vacuolisées, dont les noyaux se colorent mal par les techniques cytologiques classiques. De place en place, l'une de ces cellules présente des vacuoles à tannins colorées en pourpre ou en orange vif, par le Feulgen. L'abondance de cellules à tannins dans le placenta des Gardéniées a été soulignée par PERIASAMY et PARAMESWARAN (1962). Ces cellules sont particulièrement nombreuses au voisinage de chacun des massifs de trachéides dont le trajet, ainsi souligné, est alors aisément distinct.

Pl. 33. — Anatomie et cytologie de l'ovule. 1 et 2 Apparition et croissance de l'ébauche ovulaire dans le genre *Schumannio-phyton* ; au stade 2, où l'ébauche s'élève de 165 μ au-dessus du placenta, on constate une première différenciation dans les cellules du nucelle ; 3 Ébauche ovulaire de 200 μ de hauteur, chez *Rothmannia hispida*. Remarquer la fermeture du micropyle, l'individualisation de la cellule mère des mégaspores, et l'apparition des vacuoles à tannins dans les cellules épidermiques du tégument ; 4 et 5 L'épiderme tégumentaire de l'ovule mûr, en plan et en coupe. Les cellules sont remplies de grandes vacuoles tannifères colorées en pourpre (Feulgen). Longueur des cellules épidermiques : 20 à 40 μ ; 6 Secteur placentaire portant quatre ovules mûrs chez *Massularia acuminata*. Dimensions moyennes des ovules : 250 μ de long et 150 μ de large. *ep* : épiderme ovulaire chargé de tannins ; *pc* : procambium ; *c* : grosses cellules à tannins disséminées dans le placenta, le long des tracés vasculaires ; *p* : cellules en papilles de l'épiderme placentaire ; *t* : trachéides ; 7 Le sac embryonnaire de *Rothmannia whitfieldii*, situé au fond du renflement terminal du canal micropylaire. Longueur totale : 100 μ .

Les assises superficielles du placenta sont moins vascularisées, et constituées de cellules plus petites. L'ensemble est recouvert d'un épiderme de cellules allongées en papilles, jouant vraisemblablement un rôle dans la conduction et la nutrition des tubes polliniques.

La tribu des Gardéniées présente, suivant les genres, plusieurs modes de placentation. Le plus rare est la placentation pariétale typique, que nous étudierons tout d'abord.

— *La placentation pariétale*

La figure 1 de la planche 34 montre une coupe transversale dans l'ovaire de *Gardenia imperialis* K. Schum. Cet ovaire est tricarpellé, et à placentas typiquement pariétaux. Les placentas, ainsi que les ovules, sont exactement conformes aux descriptions qui ont été données plus haut. Les ovules, au nombre d'un millier sur chaque placenta, ont une orientation bien définie : tous ont le pôle micropylaire tourné vers le centre de la feuille carpellaire qui les porte ; ceci est une règle générale, vérifiée chez toutes les Rubiacées à carpelles pluriovulées (sous-famille des Cinchonoïdées).

Toutes les espèces du genre *Gardenia* ont une structure ovarienne de ce type. Seul varie le nombre des carpelles, de trois à huit. La figure 2 montre, en coupe transversale, l'ovaire du *Gardenia tubifera* Wall. in Roxb. (Indochine et Malaisie).

La figure 3 de la planche 34 montre un autre cas de placentation pariétale typique, chez *Oxyanthus unilocularis* Hiern. Ici le nombre des placentas s'est réduit à deux ; les ovules sont beaucoup moins nombreux (une trentaine par placenta) et sensiblement plus gros (450 à 480 μ de longueur) que chez *Gardenia imperialis* K. Schum.

La placentation pariétale est exceptionnelle dans le genre *Oxyanthus*. Même chez *O. unilocularis* Hiern, il suffit de pratiquer une coupe transversale dans la partie haute de l'ovaire pour voir apparaître la placentation axile, qui est de règle chez les autres espèces du genre (Pl. 34, fig. 4).

La placentation pariétale existe enfin dans le genre américain *Duroia*. D'après BREMEKAMP (1934), les fleurs ♀ de *Duroia aquatica* (Aubl.) Brem. présentent 5 ou 6 placentas pariétaux.

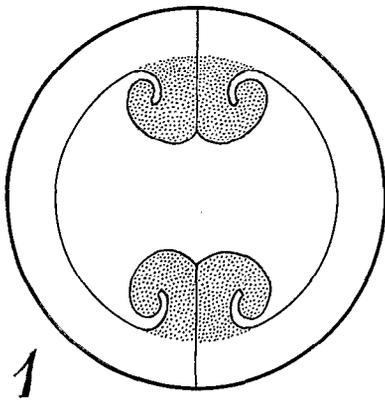
— *La placentation axile typique*

L'exemple de l'*Oxyanthus unilocularis* Hiern, montre comment la placentation axile a pu se réaliser à partir de la placentation pariétale : les placentas viennent s'affronter et se souder dans l'axe de l'ovaire, qui devient ainsi biloculaire (Pl. 35, fig. 1 à 3).

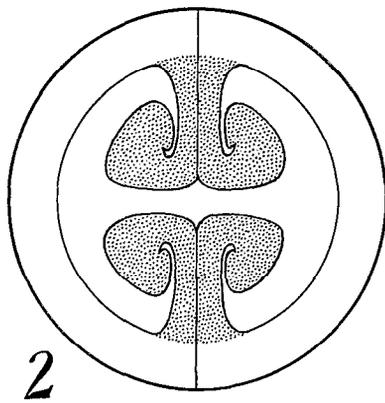
Cet affrontement est dû à un enroulement de la feuille carpellaire sur elle-même, ainsi qu'à une prolifération des tissus placentaires au cours de l'ontogenèse florale ; originellement limitée à la zone pariétale, les placentas deviennent de plus en plus volumineux, jusqu'à emplir entièrement la cavité ovarienne. Les ovules, repoussés contre la paroi carpellaire, et tassés les uns contre les autres, prennent une forme cubique.

Il est important de noter que, dans la placentation axile typique, les ovules se différencient **après** l'affrontement et la soudure des placentas. Dans le cas où les ovules se différencient **avant** l'affrontement des placentas, une partie d'entre eux sont englobés dans la fusion placentaire. On a alors une variante de la placentation axile, qui sera étudiée plus loin.

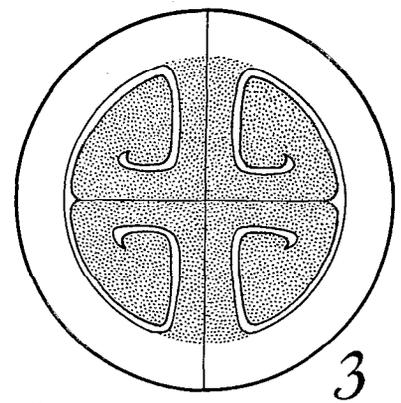
Pl. 34. — La placentation pariétale. 1 Coupe transversale dans l'ovaire infère de *Gardenia imperialis* K. Sch. Diamètre, de l'ovaire infère : 8 mm. Diamètre moyen des ovules : 350 μ . C : canaux longitudinaux parcourant les placentas et empruntés par les tubes polliniques qui descendent du style. Référence : ADIO n° 794 ; 2 Même coupe, dans l'ovaire de *Gardenia tubifera* Wall. in Roxb. Référence : E. J. H. CORNER (1952) ; 3 Placentation pariétale dans la partie basse de l'ovaire chez *Oxyanthus unilocularis* Hiern. Diamètre de l'ovaire infère : 2 mm. Diamètre moyen des ovules : 450 μ ; 4 Modification de la placentation dans la partie haute du même ovaire. Référence : ADIO, n° 1500. Côte d'Ivoire.



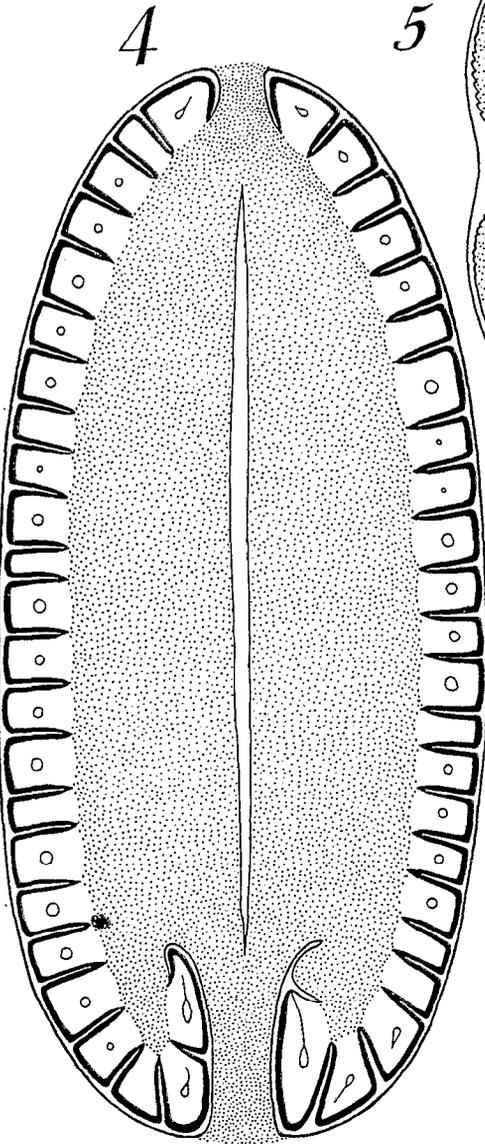
1



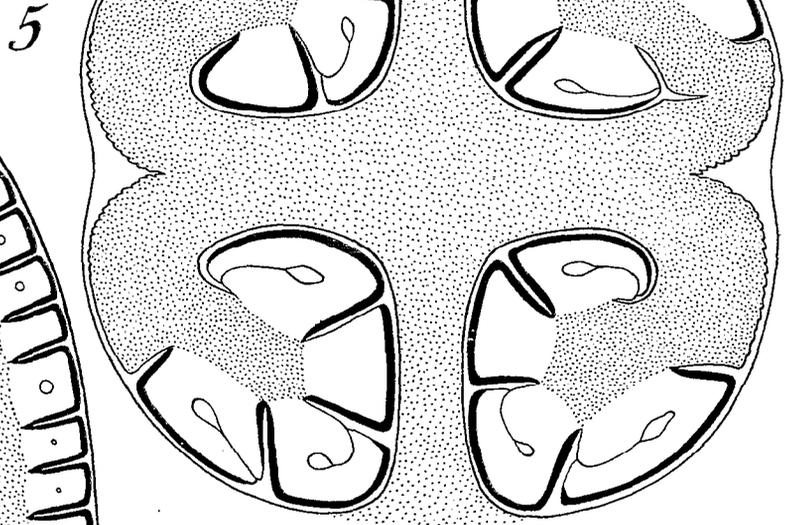
2



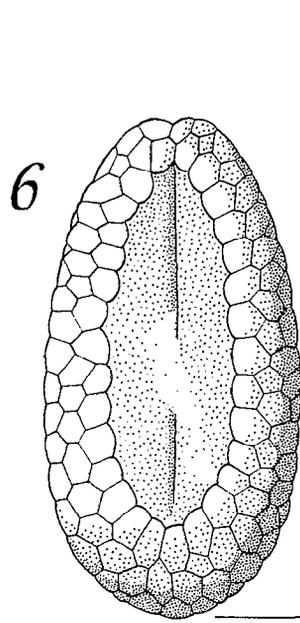
3



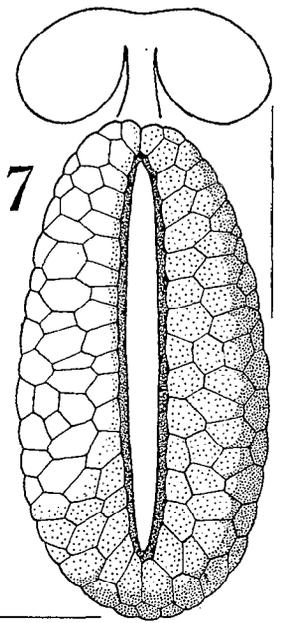
4



5



6



7

La placentation axile typique est très fréquente chez les Gardéniées. La planche 35 en montre des exemples, chez deux espèces africaines (fig. 4 à 6).

Les genres *Leptactina*, *Dictyandra*, *Genipa*, *Hillia*, *Bertiera*, *Posoqueria*, *Catesbaea*, etc. ont des structures ovariennes identiques ou très proches. En dehors des Gardéniées, beaucoup d'autres tribus (Mussaendées, Hedyotidées, Cinchonées, Isertiées, Naucleées) présentent cette placentation axile typique, qui est la structure ovarienne fondamentale des Rubiacées.

— Une variante de la placentation axile : la placentation diffuse

Nous avons vu que le passage de la placentation pariétale à la placentation axile se fait par une prolifération des tissus placentaires, qui conduit à un envahissement de la cavité ovarienne par les placentas.

Un élément de variation très important réside dans le moment de l'apparition des ovules, qui peut intervenir à des stades variés de la prolifération placentaire.

Si la différenciation des ovules intervient lorsque la prolifération placentaire est terminée, les ovules resteront superficiels par rapport au placenta qui les porte : c'est la placentation axile typique (Pl. 35).

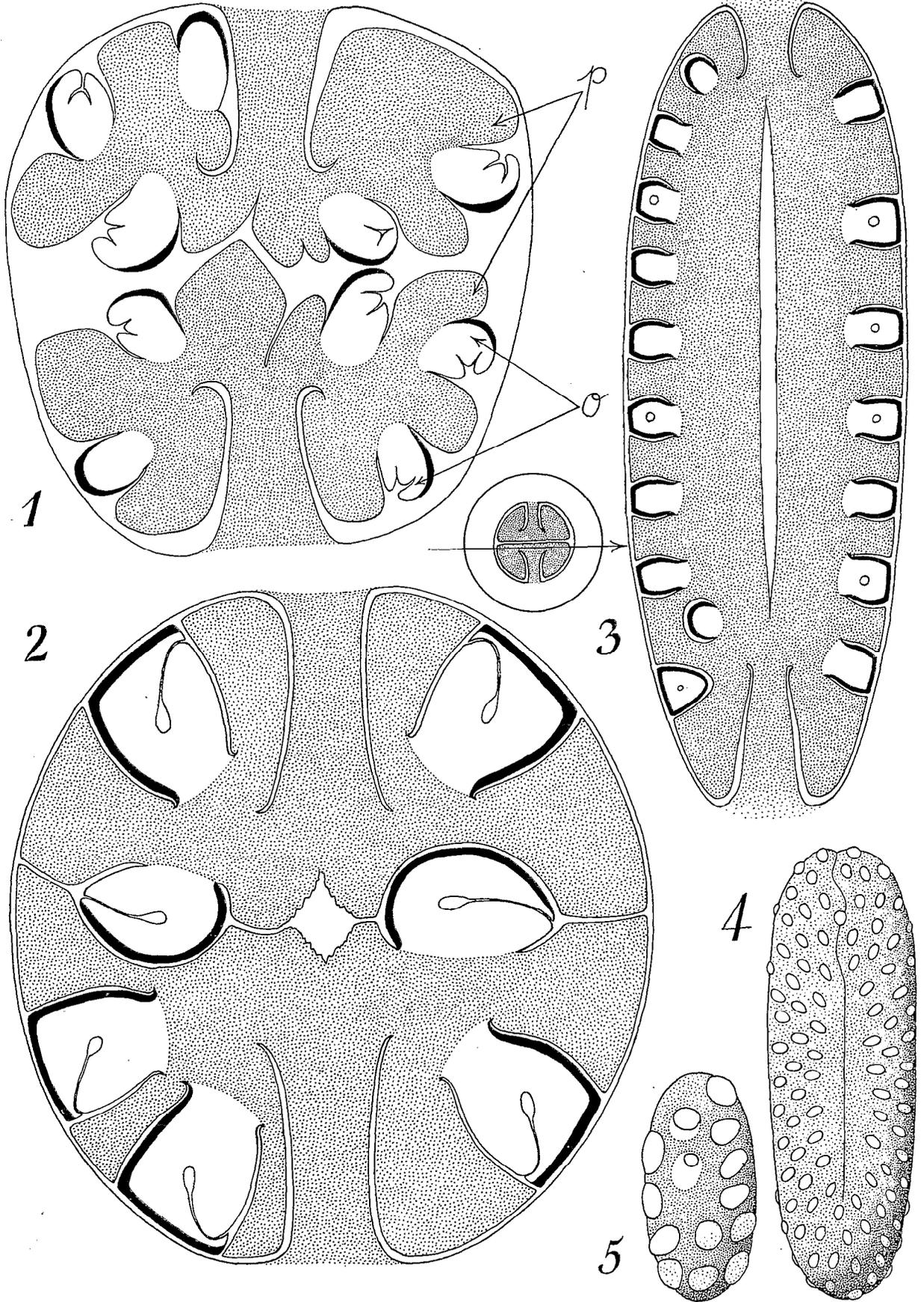
Mais si la différenciation des ovules intervient **pendant** la prolifération des tissus placentaires, c'est la placentation diffuse qui se réalise. Il s'agit d'un mode nouveau de placentation, dont nous pensons qu'il est particulier à la tribu des Gardéniées et que nous allons examiner maintenant :

La figure 1 de la planche 36 montre un stade précoce de l'ontogenèse ovarienne chez *Rothmannia hispida* (K. Sch.) Fagerlind. La prolifération des placentas est en cours et les lobes placentaires tendent à remplir la cavité ovarienne. Les ovules sont déjà en place, et, s'ils sont loin d'avoir atteint leur taille définitive, leurs parties constitutives sont bien reconnaissables : nucelle, tégument, épiderme à vacuoles tannifères.

Les lobes placentaires vont poursuivre leur croissance en même temps que les ébauches ovulaires, de telle sorte qu'à maturité les ovules vont se trouver presque complètement enfouis dans les placentas.

PERIASAMY et PARAMESWARAN (1962) ont récemment décrit cette curieuse structure chez une Gardéniée asiatique, *Randia malabarica* Lamk. En comparant les excroissances placentaires (« extra-ovular outgrowths ») de cette plante avec les formations extraovulaires classiques (arille, caroncule, strophiole), ces deux auteurs concluent qu'il s'agit d'une formation nouvelle, particulière à la famille des Rubiacées. Nous en donnons ici (Pl. 36, fig. 2) une figure relative à une Gardéniée africaine *Rothmannia whitfieldii* (Lindl.) Dandy. Cette figure montre, en coupe transversale, la cavité ovarienne entièrement remplie par les formations placentaires. Les ovules sont peu nombreux, mais très volumineux (350 - 450 μ de diamètre). Deux d'entre eux, qui se sont différenciés sur la surface d'affrontement des placentas, apparaissent enfermés dans des logettes. Les autres sont plus ou moins enfoncés dans le placenta, avec lequel ils communiquent par une large zone de soudure où il est difficile de reconnaître un funicule. A maturité,

Pl. 35. — La placentation axile. 1 à 3 Schéma de la transformation d'une placentation pariétale en placentation axile, par enroulement des carpelles et prolifération des placentas ; 4 Coupe longitudinale d'un ovaire à placentation axile typique, chez *Atractogyne bracteata* (Wernh.) Hutch. & Dalz. ; hauteur de la cavité ovarienne : 2 mm. Epaisseur moyenne des ovules : 90 μ . Référence : F. HALLÉ, n° 244, P. ; 5 Coupe transversale de l'ovaire de *Massularia acuminata* (G. Don) Bullock ex Hoyle. Largeur des cavités ovariennes : 1 mm. Longueur moyenne des ovules : 200 μ ; 6 Masse ovulaire en vue dorsale, montrant la zone placentaire sans ovule caractéristique du genre *Massularia* ; 7 La même masse ovulaire en vue ventrale, montrant l'insertion sur la cloison intercarpellaire. Hauteur : 2,5 mm. Référence : F. HALLÉ, n° 911, P. Côte d'Ivoire.



ces ovules ne sont plus véritablement anatropes : nous pouvons les qualifier d'« hémitropes » (MAHESWARY, 1950) ou d'« hémi-anatropes » (PERIASAMY et PARAMESWARAN, 1962).

Comme dans les exemples étudiés précédemment, ils ont tous le pôle micropylaire tourné vers le centre de la feuille carpellaire qui les porte.

La placentation diffuse est fréquente chez les Gardéniées, et spécialement chez les genres centraux de la tribu. Elle est actuellement connue chez les espèces suivantes :

NOM	ORIGINE	RÉFÉRENCE OU N° D'HERBIER
<i>Aidia genipaeiflora</i> (D.C.) Dandy	Guinée-Cameroun	ADIO, n° 1192
<i>Didymosalpynx</i> sp.	Gabon	N. HALLÉ, n° 3459, P.
<i>Euclinia longiflora</i> Salisb.	de la Sierra Leone à l'Ouganda	ADIO, n° 1000
<i>Euclinia squamifera</i> (Good) Keay	Cameroun	ZENKER, n° 4367, P.
<i>Macrosphyra longistyla</i> Hook. f.	du Sénégal à l'Ouganda	F. HALLÉ, n° 949, P.
<i>Polycoryne fernandensis</i> (Hiern) Keay	de la Sierra Leone au Gabon	ADIO, n° 912
<i>Randia malabarica</i> Lamk.	Indes	PERIASAMY et PARAMESWARAN (1962)
<i>Randia ruiziana</i> D.C.	Guyanes, Brésil	F. HALLÉ, n° 531, P.
<i>Rothmannia hispida</i> (K. Schum.)	de la Guinée au Congo	F. HALLÉ, n° 175, P.
<i>Rothmannia longiflora</i> Salisb.	de la Guinée à l'Ouganda	ADIO, n° 1770
<i>Rothmannia whitfieldii</i> (Lindl.) Dandy	de la Casamance au Kenya	ADIO, n° 524
<i>Sherbournia</i> sp.	Gabon	N. HALLÉ, n° 1416, P.
<i>Tocoyena guianensis</i> K. Schum.	Guyanes, Brésil	F. HALLÉ, n° 797, P.

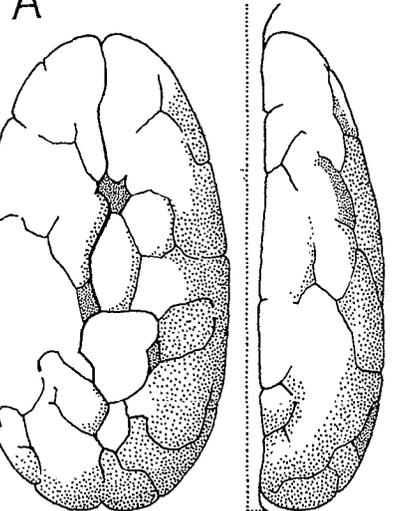
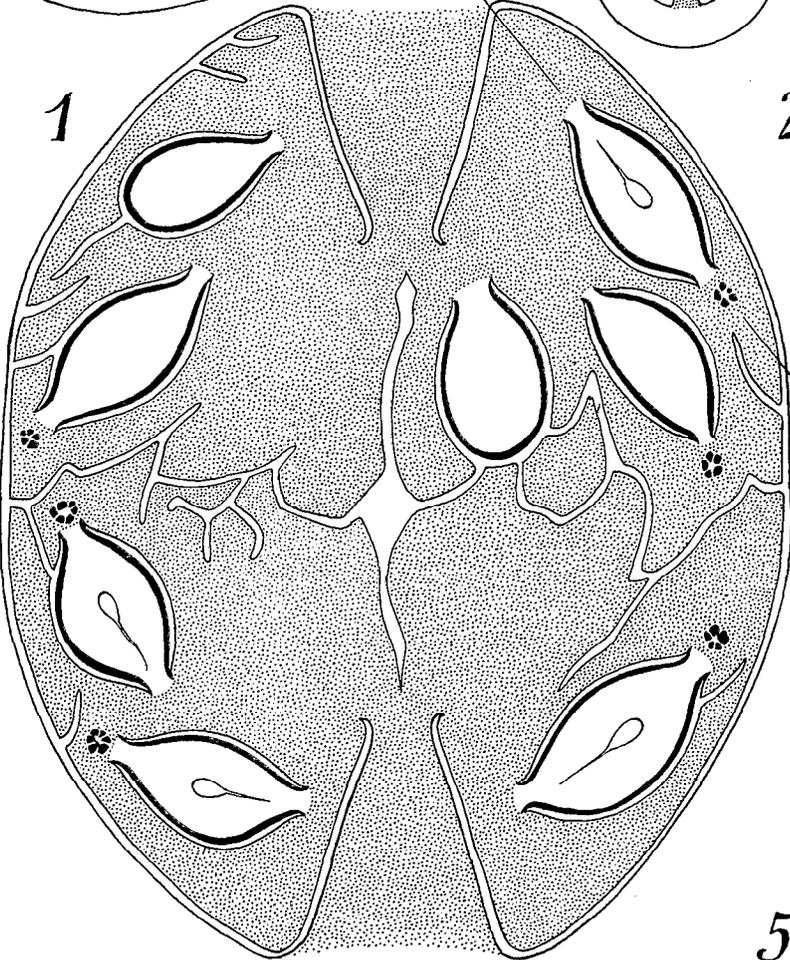
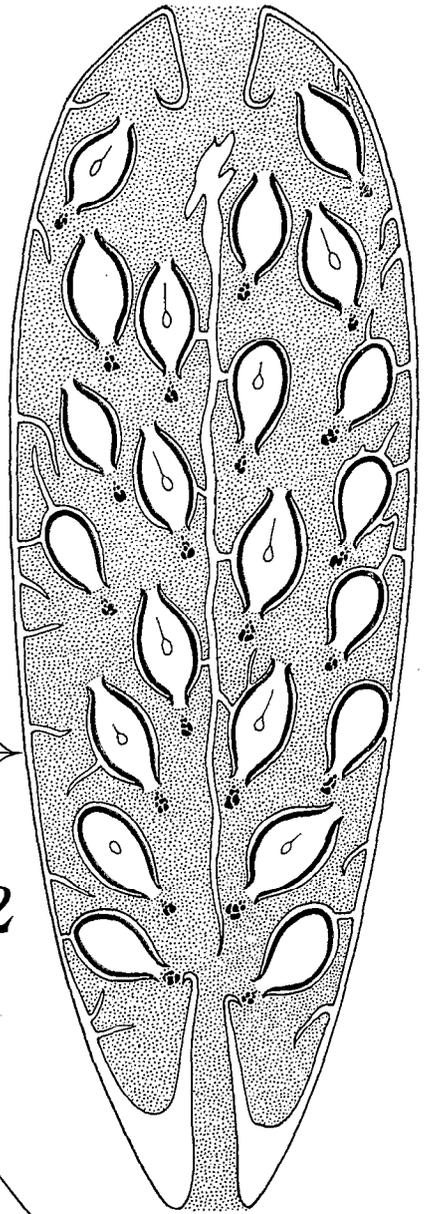
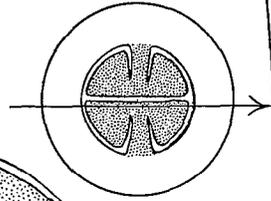
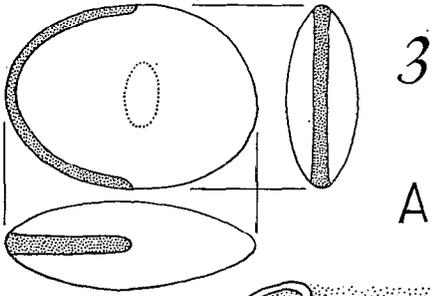
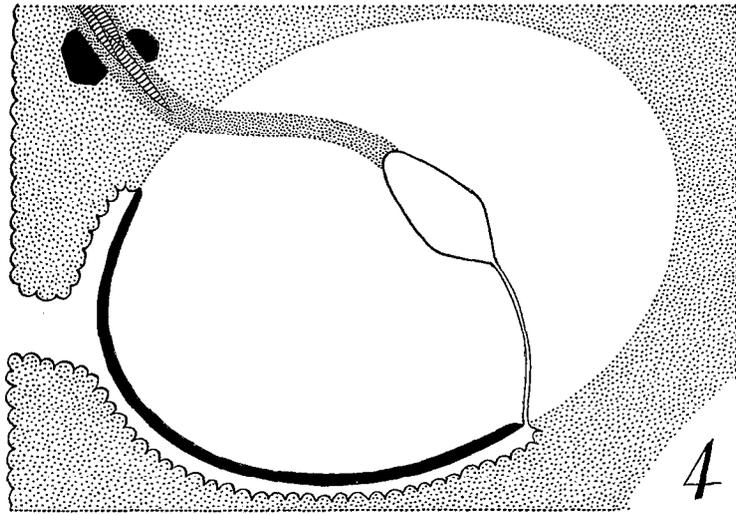
Toutes ces espèces ont des structures ovariennes semblables, aux détails près, à celle qui a été décrite ci-dessus, chez *Rothmannia whitfieldii* (Lindl.) Dandy. Seuls *Euclinia longiflora* Salisb. et *Euclinia squamifera* (Good) Keay, bien qu'ayant également une placentation diffuse, diffèrent de l'exemple précédent par quelques détails qu'illustre la planche 37.

Dans le genre *Euclinia*, comme dans le genre *Rothmannia*, les ébauches ovulaires se différencient précocement, pendant la prolifération des tissus placentaires.

Mais la croissance du placenta est, ici, beaucoup plus rapide que celle des ébauches ovulaires : comme une véritable culture de tissu, dont il a par ailleurs le caractère indifférencié, le placenta d'*Euclinia* envahit progressivement toute la cavité ovarienne, en contournant les ovules qui font obstacle à sa progression.

La figure 1 de la planche 37 montre la coupe transversale d'un ovaire mûr chez *Euclinia longiflora* Salisb. On remarque la curieuse position des ovules, tous enfermés dans des logettes placentaires. Ces

Pl. 36. — La placentation diffuse. 1 Coupe transversale dans l'ovaire du bouton floral de *Rothmannia hispida* (K. Schum.) Fagerlind. *p* : lobes placentaires en croissance. *o* : ébauches ovulaires, hautes de 165 μ à ce stade. Référence : ADIO n° 2531 ; 2 Coupe transversale de l'ovaire mûr chez *Rothmannia whitfieldii* (Lindl.) Dandy. Diamètre de la cavité ovarienne : 2 mm. Hauteur moyenne des ovules : 350 μ ; 3 Coupe longitudinale du même ovaire, suivant le plan indiqué dans le schéma. Hauteur de la cavité ovarienne : 10 mm. Référence : ADIO, n° 524 ; 4 Masse ovulaire de *Rothmannia longiflora* Salisb. en vue dorsale. Les ovules sont enfouis dans le placenta, et à peine visibles en surface. Hauteur : 8 mm. Référence : ADIO, n° 1770 ; 5 Masse ovulaire de *Polycoryne fernandensis* (Hiern) Keay. Hauteur : 4 mm. Référence : ADIO, n° 912. Côte d'Ivoire.



logettes ne sont pas closes car elles représentent, en fait, les renflements terminaux de profondes invaginations qui traversent les placentas ; mais les tractus par lesquels elles communiquent avec la cavité générale de l'ovaire sont fins et sinueux, de sorte qu'ils apparaissent rarement de façon claire sur les coupes histologiques.

L'ensemble des logettes et des tractus est intérieurement tapissé du même épiderme à hautes cellules en papilles qui recouvre tous les tissus placentaires.

L'ovule d'*Euclinia* présente, avec la paroi de sa logette placentaire un mode d'insertion complexe, qui rend délicate l'interprétation des coupes.

Sur la coupe transversale (fig. 1), chaque ovule semble être inséré, à la paroi de la logette placentaire, en deux points diamétralement opposés. Mais cette même figure se retrouve sur la coupe longitudinale de l'ovaire (fig. 2), ce qui conduit à mettre en doute la réalité de deux insertions distinctes.

Le véritable mode d'insertion de l'ovule ne peut apparaître clairement que sur des coupes pratiquées suivant un plan longitudinal diagonal, par exemple *AA'*, ou encore sur des dissections de matériel vivant.

Les résultats de ces deux techniques combinées sont groupés dans les figures 3 et 4 de la planche 37.

L'ovule a la forme d'une lentille dont le sac embryonnaire occupe sensiblement le centre. L'insertion au placenta se présente sous forme d'une zone de suture linéaire entourant l'équateur de l'ovule, sur la moitié ou les deux-tiers de sa longueur, ainsi que le montre la figure 4, où l'ovule est coupé suivant son plan équatorial. Au niveau de la suture, le tissu ovulaire à petites cellules denses se distingue aisément du tissu placentaire dont les grosses cellules sphériques sont séparées par de nombreux méats.

La vascularisation placentaire longe la ligne de suture sans entrer dans l'ovule lui-même. Grâce aux cellules à tannins qui l'accompagnent, elle est visible près de chaque coupe transversale d'ovule (fig. 1 et 2).

L'ovule d'*Euclinia* est exceptionnellement volumineux (500 μ de diamètre et 250 μ d'épaisseur en moyenne). Il se distingue aussi par l'absence de vacuoles tannifères dans ses cellules épidermiques.

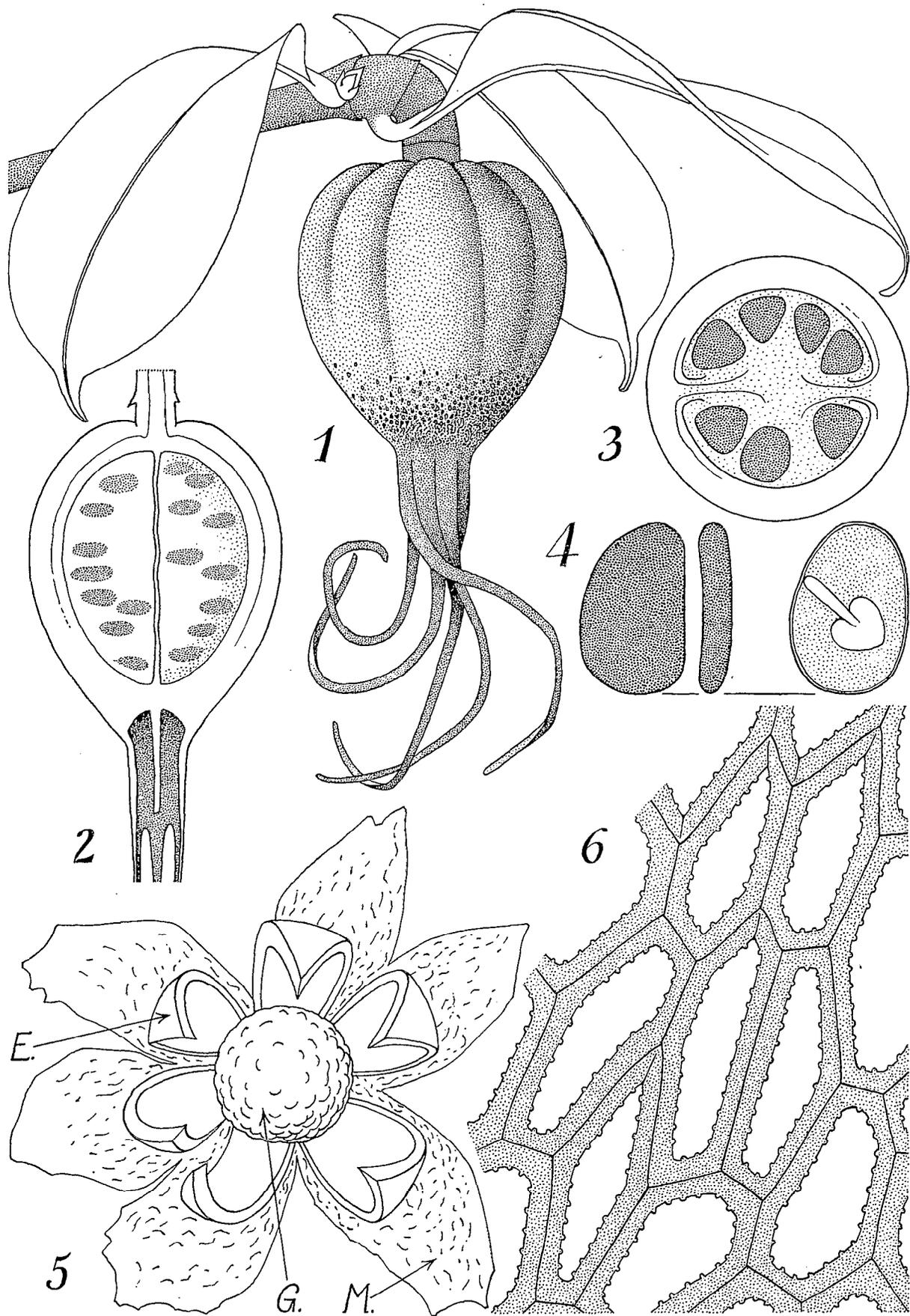
Nous avons trouvé une organisation ovarienne et ovulaire identique chez la deuxième espèce du genre, *Euclinia squamifera* (Good) Keay, qui nous est connue par l'herbier du Muséum de Paris (ZENKER, n° 4367, P.).

c) Le trajet des tubes polliniques

En examinant des coupes cytologiques d'ovaires, il n'est pas rare de rencontrer des amas colorés en vert par le Feulgen, qui représentent les débris des tubes polliniques. La dissection d'ovaires fécondés permet également de se faire une idée du trajet qu'effectuent les tubes polliniques à l'intérieur du gynécée.

Nous avons pu faire quelques observations à ce sujet, principalement chez *Gardenia imperialis* K. Schum. : les tubes polliniques traversent le tissu bulliforme des stigmates et du style, puis s'engagent

Pl. 37. — La placentation diffuse ; cas du genre *Euclinia*. 1 Coupe transversale de l'ovaire mûr chez *Euclinia longiflora* Salisb. Diamètre de la cavité ovarienne : 3 mm. Dimensions moyennes des ovules : 500 μ de diamètre et 250 μ d'épaisseur ; 2 Coupe longitudinale du même ovaire suivant le plan indiqué dans le schéma. La vascularisation placentaire correspondant à chaque ovule est indiquée par un groupe de cellules tannifères (en noir). Hauteur de la cavité ovarienne : 7 mm ; 3 Représentation schématisée de l'ovule d'*Euclinia*. La bande grise indique la ligne d'insertion dans la logette placentaire ; 4 L'ovule d'*Euclinia* coupé suivant son plan équatorial *AA'*. Ovule elliptique de 540 μ de grand diamètre ; 5 Masse ovulaire d'*Euclinia longiflora* Salisb. Les ovules ne sont pas visibles en surface ; on voit seulement les orifices des tractus placentaires qui donnent accès aux ovules. Référence : F. HALLÉ, n° 347, P, et ADIO, n° 1000. Côte d'Ivoire.



dans les trois canaux longitudinaux qui parcourent les placentas (Pl. 34, fig. 1). De là, ils se dispersent latéralement sur toute la surface des placentas, et arrivent jusqu'aux ovules.

Chez les genres à placentation axile ou diffuse, les tubes polliniques envahissent l'ovaire en empruntant la fente ou la zone de tissu lâche qui sépare les placentas affrontés.

Nous n'avons jamais trouvé de traces polliniques dans le tissu placentaire lui-même, et il ne semble pas que les tubes pénètrent dans la masse du placenta. Quelle que soit la complexité de ce placenta, la morphologie ovarienne est telle que les tubes polliniques peuvent toujours arriver jusqu'aux ovules en rampant sur l'épiderme placentaire. Les cellules de cet épiderme sont différenciées en papilles et jouent vraisemblablement un rôle dans la conduction des tubes.

Le tube pollinique pénètre dans l'ovule par le micropyle. Son diamètre étant bien supérieur à celui du canal micropylaire, ce dernier se trouve dilaté, et devient alors nettement visible, ce qui permet de réfuter catégoriquement l'hypothèse de l'« ovule nu » formulée par SCHLEIDEN (1837).

Nous n'avons pas pu observer les phénomènes caryologiques qui accompagnent la fécondation.

B — Les fruits et les graines

Chez les genres marginaux de la tribu des Gardéniées, les fruits peuvent être des baies typiques diversement colorées (*Bertiera*, voir N. HALLÉ 1963) ou bien des capsules sèches (*Hillia*). Plus intéressants sont les fruits des genres centraux de la tribu, que nous étudierons ici particulièrement. La planche 38 leur est consacrée.

Les fruits des Gardéniées du groupe central sont des baies atypiques dont nous donnerons une idée fort exacte en les comparant aux « cabosses » des cacaoyers : ils en ont l'aspect et la structure.

Les « cabosses » des Gardéniées sont sphériques ou ovoïdes, lisses ou diversement marquées de sillons ou de côtes longitudinales. Les pédoncules floraux qui les portent sont considérablement épaissis et lignifiés. Les lobes du calice sont persistants à la partie supérieure.

Le « péricarpe » est épais et charnu, coriace, généralement non stratifié (certaines espèces du genre *Gardenia* possèdent cependant un « endocarpe »⁽¹⁾ osseux). A maturité, il est souvent de couleur terne, gris ou brun, parfois marqué de lenticelles, ou recouvert d'un rhytidôme (*Schumanniohyton*, *Rothmannia*). Ailleurs il est jaune d'or, orangé, ou rouge violacé, et attire des oiseaux et de petits mammifères qui disséminent les graines.

(1) Nous employons ici, pour simplifier, la terminologie habituellement adoptée dans l'étude des fruits (péri-, épi-, méso-, et endocarpe). Mais il convient de noter que cette terminologie est ambiguë lorsqu'il s'agit de fruits qui dérivent d'un ovaire infère. En effet, l'enveloppe de ces fruits comporte une strate externe qui dérive du réceptacle floral, et qui est morphologiquement de nature axiale.

Pl. 38. — Les fruits et les graines. 1 Le fruit de *Rothmannia whitfieldii* (Lindl.) Dandy. Diamètre : 5 cm. Longueur des lobes du calice : 5 à 7 cm. Péricarpe recouvert d'une couche grisâtre de rhytidôme ; 2 Fruit décortiqué longitudinalement. Les graines sont visibles par transparence à travers le parenchyme placentaire ; 3 Coupe transversale du fruit ; 4 La graine débarrassée de son enveloppe placentaire. Hauteur : 10 mm. Épaisseur : 2 mm. Tégument séminal brun doré ; 5 Déhiscence du fruit de *Gardenia tubifera* Wall. in Roxb. *G* : graines englobées dans le parenchyme placentaire rouge vif. *E* : endocarpe sclérifié. *M* : mésocarpe charnu, rouge orangé. Figure imitée de CORNER (1952, p. 538). 6 Le tégument séminal unistratifié de *Schumanniohyton problematicum* (A. Chev.) Aubr. Longueur moyenne des cellules : 300 μ . Référence : F. HALLÉ, n° 227, P. Côte d'Ivoire.

Les fruits des Gardéniées sont volumineux et lourds, au moins chez les genres centraux de la tribu. Leur diamètre habituel est 5-7 cm environ. Les plus gros semblent être ceux de certaines espèces centrafricaines de *Rothmannia*, *R. megalostigma* (Wernh.) Keay, *R. macrocarpa* (Hiern) Keay, *R. lujae* (de Wild) Keay, qui atteignent 15-20 cm de diamètre.

Ce sont, de très loin, les plus gros fruits que l'on puisse rencontrer chez les Rubiacées. Seules quelques Naucleées et Morindées ont des fruits comparables ; mais il s'agit alors de syncarpes, dont les méricarpes élémentaires sont minuscules.

La lenteur du développement des fruits constitue une caractéristique fort importante de la tribu des Gardéniées. Dans de nombreux genres centraux de la tribu, la croissance et la maturation des fruits s'effectuent en 6 à 12 mois. D'après KEAY (1958), le développement du fruit de *Rothmannia lujae* (de Wild) Keay requiert « plusieurs années » ; à maturité c'est une lourde cabosse sphérique de 20 cm de diamètre, marquée de 5 crêtes longitudinales qui correspondent aux faisceaux vasculaires des sépales ; le « péri-carpe », d'un brun terreux, est fortement lignifié. Sans que l'on puisse parler d'une cauliflorie véritable, il est habituel de voir, chez ces plantes, des fruits encore immatures sur des parties âgées et défeuillées des branches plagiotropes (*Schumanniphyton*, *Rothmannia*, *Genipa*).

Chez les genres centraux de la tribu, ceux dont le fruit est une cabosse, la fécondation provoque une reprise du développement des placentas, qui viennent entourer et enfouir les graines. A maturité, la cavité du fruit se trouve remplie par un parenchyme placentaire extrêmement lâche, généralement blanc ou crème, parfois jaune orangé (*Schumanniphyton* ; N. HALLÉ, n° 2461, P.) ou rouge vif (*Gardenia*, *Randia* ; CORNER, 1952 et 1953). Chez certains genres (*Polycoryne*, *Randia*, *Euclinia*, *Duroia*), le placenta se décompose à la maturité du fruit, et se change en une pulpe mucilagineuse semi-liquide, de couleur noire ou brune, répandant une forte odeur de fermentation alcoolique.

Le parenchyme placentaire du fruit des Gardéniées protège les graines contre la dessiccation, et assure l'attraction des animaux frugivores. Chez la plupart des espèces, le fruit étant indéhiscent, cette fonction vexillaire du placenta est discrète. Mais elle se manifeste de façon évidente chez les quelques Gardéniées dont le fruit est déhiscent.

Nous empruntons à E.-J.-H. CORNER la figure 5 de la planche 38, et la description du fruit de certaines espèces malaises du genre *Gardenia* (Wayside trees of Malaya, 1952, p. 538) : « Une particularité de quelques Gardéniées arborescentes est la déhiscence de leurs fruits. Lorsqu'il est presque mûr, le fruit est rond ou oblong, vert ou jaunâtre, et surmonté par le tube du calice. L'enveloppe interne du fruit, épaisse et ligneuse, se fend alors en 6 ou 8 valves qui se renversent vers l'extérieur ; l'écorce se déchire en autant de lambeaux et toute l'enveloppe du fruit s'ouvre largement, telle une étrange fleur charnue, exposant sa surface interne rouge orangée, et la masse écarlate des graines. Les oiseaux et les écureuils attirés par ces couleurs gaies, mangent les graines et les dispersent ». D'après l'auteur, c'est là un exemple de transfert de la fonction arillaire au placenta : sans en avoir la nature morphologique, le placenta des Gardéniées aurait ainsi la signification biologique d'une arille.

Les graines des Gardéniées, comme leurs fruits, sont les plus volumineuses que l'on puisse trouver chez les Rubiacées. Elles sont généralement lenticulaires, parfois aussi presque sphériques ; leur diamètre est de 5 à 7 mm en moyenne ; il atteint 12 mm chez *Euclinia longiflora* et *Rothmannia hispida*, 17 mm chez *Posoqueria longiflora*, 20 mm chez *Polycoryne fernandensis*.

L'embryon est couché dans un albumen abondant, translucide et mou. Le tégument séminal dérive exclusivement de l'épiderme de l'ovule et comporte une seule assise de cellules dont la figure 6 de la planche 38 montre la structure habituelle : les parois radiales des cellules tégumentaires sont fortement épaissies, pigmentées et diversement ornementées, tandis que leurs parois tangentielles restent fines et transparentes.

Les graines ont une longévité faible. Elles ne supportent pas la dessiccation, ce qui s'explique aisément, du fait de la minceur et de la fragilité de leur tégument. Sorties du fruit, et débarrassées de leur

placenta protecteur, ces graines vivent au maximum un mois (*Schumanniphyton*, *Massularia*, *Rothmannia*).

La germination est facile et rapide ; elle s'effectue en 10 à 20 jours environ, parfois en un mois pour quelques graines particulièrement grosses. Nous avons observé, chez *Schumanniphyton problematicum* (A. Chev.) Aubr., des graines germées dans le fruit, sur l'arbre ; cela semble être une anomalie exceptionnelle.

Les fruits des Gardéniées peuvent présenter une utilité pratique : le péricarpe est fréquemment consommé chez divers genres de l'Ancien et du Nouveau Monde (*Atractogyne*, *Gardenia*, *Posoqueria*, *Euclinia*, *Rothmannia*, *Genipa*, *Sherbournia*, etc.). Le tissu placentaire est parfois consommé également ; il sert aussi à préparer des teintures. En Afrique tropicale (DALZIEL, 1937 ; IRVINE, 1961), les fruits de divers *Gardenia* de savane fournissent un cosmétique noir ; ceux du *Rothmannia whitfieldii* (Lindl.) Dandy donnent une teinture bleue sombre, utilisable comme encre pour les tatouages. A la Guyane, les Indiens tirent du fruit de *Genipa* une teinture noire qu'ils utilisent pour la décoration faciale, en surimposition sur le fond rouge du Roucou (*Bixa orellana* L.). En Afrique occidentale, les endocarpes hémisphériques osseux du *Gardenia imperialis* K. Sch. sont utilisés comme cuillers (DALZIEL, 1937).

C — Biologie florale

Pour l'immense majorité des groupes ligneux tropicaux, les travaux concernant la biologie de la reproduction sexuée sont très en retard sur les études taxonomiques.

Parce qu'ils exigent des observations prolongées effectuées sur le terrain, ces travaux ne peuvent être menés à bien, ni par les taxonomistes travaillant sur des herbiers, ni par les collecteurs qui passent hâtivement et doivent se contenter de prendre quelques notes rapides concernant la couleur et le parfum des fleurs, la position des inflorescences sur les arbres, les insectes visiteurs, etc.

Il paraît évident, cependant, que la connaissance précise des mécanismes de la sexualité, outre son intérêt quant à la biologie générale des plantes, doit apporter de précieux renseignements quant à leur phylogénèse.

Les Rubiacées en montrent un bon exemple ; après avoir tenté, pendant plus d'un siècle, de classer ces plantes d'après des critères morphologiques, les botanistes font appel de plus en plus à des caractères biologiques. Dès 1934, BREMEKAMP propose de réunir en une même sous-famille (Ixoroidées) tous les genres possédant un « mécanisme de piston » comparable à celui des Composées. En 1958, BAKER montre que l'auto-incompatibilité est une constante de certaines tribus et que, d'une façon générale, les diverses tribus sont homogènes quant aux principaux mécanismes floraux.

Tout porte à croire que les classifications ultérieures seront d'autant plus satisfaisantes et valables qu'elles feront une place plus grande aux faits biologiques, et particulièrement aux caractères de la reproduction sexuée.

En ce qui concerne plus particulièrement la tribu des Gardéniées, les travaux de Biologie florale sont rares. Trois auteurs seulement ont étudié les mécanismes floraux de façon approfondie ; Fritz MULLER (1866) qui a découvert le fonctionnement de l'appareil staminal du genre néotropical *Posoqueria*, M.-W. BURCK (1884) qui a mis en évidence la protandrie et la dioécie chez plusieurs Gardéniées javanaises, enfin, C.-E.-B. BREMEKAMP (1934) qui a décrit le « mécanisme ixoroïde ».

A l'aide de ces travaux déjà anciens, et d'observations personnelles, nous avons tenté de présenter, de façon aussi complète que possible, ce que l'on sait actuellement de la biologie florale des Gardéniées.

1. L'AUTOFERTILITÉ

Il semble que l'autofertilité soit fréquente, sinon même constante, au moins chez les genres centraux de la tribu.

M.-W. BURCK (1884) considère *Gardenia citriodora* Hrt. comme une espèce autofertile. Cultivée au Jardin Botanique de Buitenzorg-Bogor, à Java, cette plante est constamment couverte de nombreux fruits. Or le pied est parfaitement isolé. *Gardenia resinifera* Krth., également cultivé à Bogor, se comporte de même. En l'absence d'indications concernant la possibilité d'une hybridation éventuelle entre ces deux espèces, on peut admettre avec BURCK, qu'elles sont autofertiles.

H.-G. BAKER (1958), travaillant au Ghana, arrive aux mêmes conclusions que BURCK. Il considère les deux espèces ghanéennes, *Gardenia ternifolia* Schum. & Thonn., et *Gardenia nitida* Hook, comme « certainement autofertiles ». Il en est de même probablement, ajoute-t-il, pour beaucoup d'autres espèces de la même tribu.

Personnellement, nous avons observé des grains de pollen germés dans le bouton floral chez *Duroia eriopila* Linn. f. (F. HALLÉ, n° 811, P.). Nous avons également noté des fructifications régulières sur deux espèces de *Rothmannia* cultivées isolément au Jardin Botanique d'Adiopodoumé (*R. hispida* et *R. whitfieldii*). On verra plus loin que le mécanisme floral de ces plantes favorise singulièrement l'autofécondation, puisque les anthères libèrent leur pollen sur les stigmates.

2. MÉCANISMES ET STRUCTURES S'OPPOSANT A L'AUTOFÉCONDATION

L'autofertilité n'implique nullement l'autofécondation. Celle-ci peut évidemment se produire, mais elle garde un caractère accidentel : les Gardéniées présentent une série de mécanismes et de structures florales qui ont pour effet de favoriser la fécondation croisée, parfois même, de l'assurer de façon stricte.

a) Attraction d'animaux vecteurs du pollen

Chez la majorité des genres, ce sont les insectes qui assurent le transport du pollen. Les fleurs des Gardéniées présentent tous les attributs des fleurs entomogames typiques, décrites par P. JAEGER (1959) : elles sont de grandes dimensions, souvent vivement colorées et extrêmement odorantes ; elles sécrètent du nectar, et leurs grains de pollen, fortement ornementés, sont agglomérés par une substance visqueuse lipidique qui les rend parfaitement aptes à être véhiculés par les insectes. Aussi, l'entomogamie est-elle fréquente.

Les insectes visiteurs sont rarement identifiés par les auteurs anciens ; toutefois, MULLER (1866) et BURCK (1884) mentionnent des Sphynx. A propos de *Rothmannia longiflora* Salisb., BURCK fait remarquer que très peu d'insectes ont une trompe suffisamment longue pour atteindre le disque nectarifère, au fond du tube de la corolle ; mais la sécrétion nectarienne est fort abondante et s'élève par capillarité, grâce à la pilosité interne, jusqu'à mi-hauteur du tube de la corolle. Des insectes à pièces buccales relativement courtes peuvent ainsi visiter les fleurs de façon efficace. Cette remarque est valable pour les autres genres à très longues corolles (*Oxyanthus*, *Gardenia*, *Tocoyena*, *Posoqueria*) qui sont visitées principalement par des lépidoptères.

Nous donnons ci-dessous la liste des espèces reconnues entomogames :

<i>Posoqueria fragrans</i>	Amérique tropicale, F. MULLER (1866)
<i>Gardenia resinifera</i> Krth.	Asie tropicale M.-W. BURCK (1884)
<i>Gardenia curvata</i> T. & B.	— — —
<i>Randia</i> aff <i>longispina</i> de Candolle	— — —
<i>Xeromphis spinosa</i> (Thunb.) Keay	— — —

<i>Oxyanthus hirsutus</i>	Afrique tropicale	M.-W. BURCK (1884)
<i>Rothmannia longiflora</i> Salisb	—	—
<i>Rothmannia whitfieldii</i> (Lindl.) Dandy	—	P. JAEGER (1959)
<i>Oxyanthus unilocularis</i> Hiern.	—	—
<i>Euclinia longiflora</i> Salisb.	—	E.-J.-H. CORNER (1953)
<i>Randia stenopetala</i>	Malaisie	—
<i>Randia tomentosa</i> , etc.	—	—

L'ornithogamie existe également, chez certains genres d'Amérique tropicale. Verne GRANT (1948) cite huit genres de Gardéniées américaines dont les fleurs sont pollinisées par les Colibris : *Amajoua*, *Bertiera*, *Duroia*, *Hillia*, *Posoqueria*, *Randia*, *Tocoyena* et *Pentagonia*.

Enfin chez certaines espèces africaines à grandes fleurs nocturnes (*Euclinia*, *Rothmannia*), il est possible que les chauve-souris assurent la pollinisation, mais nous n'avons pas pu le vérifier.

b) La protandrie

La protandrie est l'un des mécanismes classiques par lesquels la fécondation croisée se trouve assurée chez les espèces à fleurs hermaphrodites. Tout en présentant à la fois des organes ♂ et des organes ♀, une fleur peut cependant être strictement unisexuée, si les deux organes sont fonctionnels successivement et non pas simultanément. Ainsi, dans la fleur protandre, l'androcée libère le pollen avant la maturité du gynécée.

La protandrie existe chez les Gardéniées, mais sous une forme très particulière, qui a été décrite pour la première fois par BURCK (1884), chez *Gardenia resinifera* Krth., à Java. Nous l'avons retrouvée chez *Randia ruiziana* D.C.

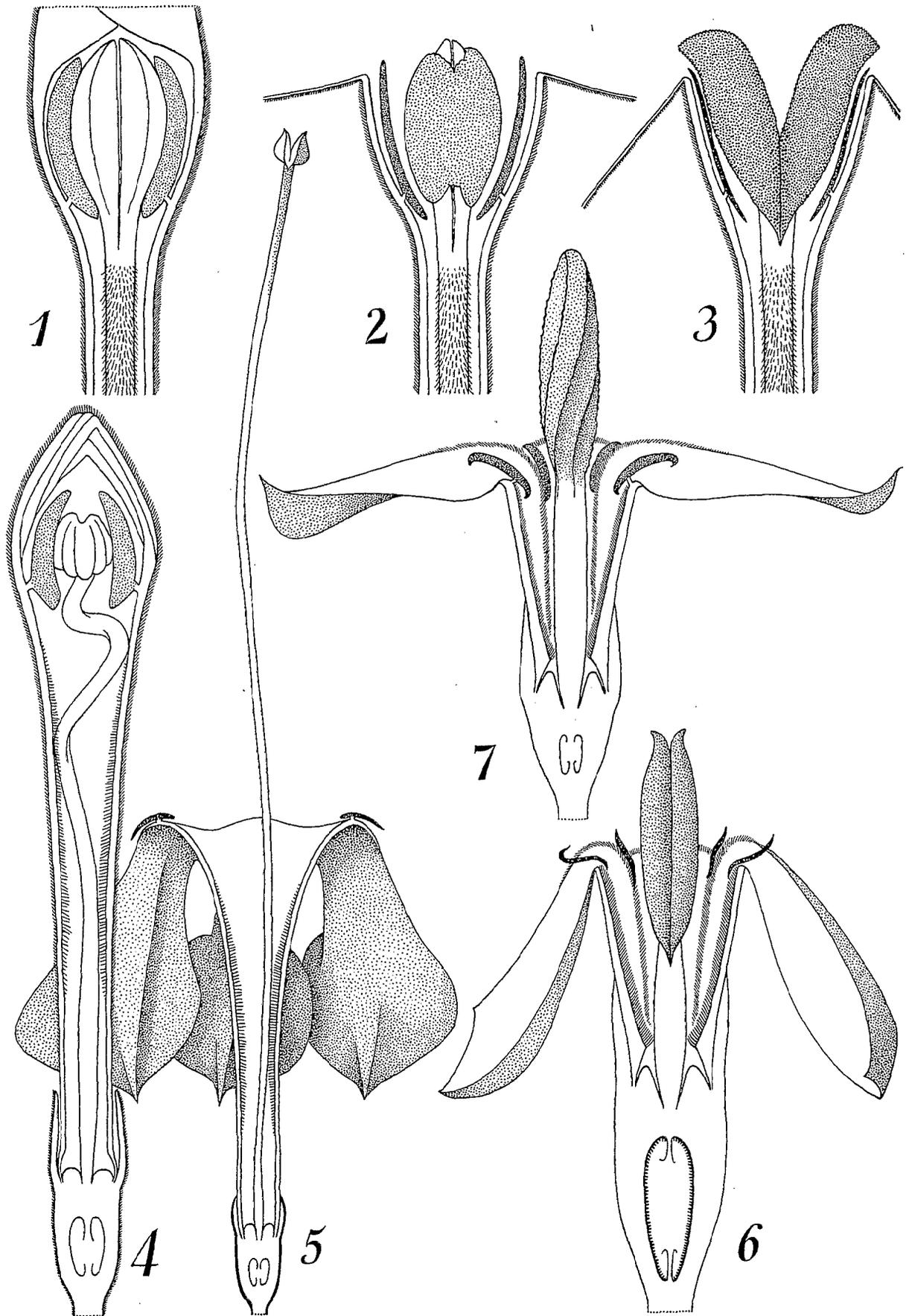
Les figures 1, 2 et 3 de la planche 39 se rapportent à cette dernière espèce. Voir aussi les photos des pl. IV et V.

Dans le bouton floral (fig. 1), les cinq anthères sont accolées au sommet renflé du style. Ce dernier se trouve marqué de dix cannelures longitudinales qui correspondent aux empreintes des dix sacs polliniques. Un peu avant l'ouverture de la fleur, les anthères entrent en déhiscence puis se flétrissent. Le pollen se trouve ainsi libéré sous forme d'un manchon entourant l'extrémité du style.

A l'anthèse (fig. 2), la fleur est biologiquement ♂ ; les insectes visiteurs dispersent le pollen. Enfin, les deux surfaces stigmatiques deviennent fonctionnelles et s'écartent l'une de l'autre. La fleur est alors biologiquement ♀ et la fécondation croisée peut avoir lieu. On note la ressemblance de ce mode particulier de protandrie avec un mécanisme d'autofécondation. Il est possible que celle-ci puisse effectivement se produire, si le pollen n'est pas entièrement éliminé lorsque la fleur entre dans le stade ♀. A ce stade, la corolle est marquée par le passage de nombreux insectes visiteurs ; elle commence à se flétrir et à s'affaïsser.

Plusieurs botanistes ont noté des changements importants dans la coloration de la fleur entre le stade ♂ (début d'anthèse) et le stade ♀ (fin d'anthèse). D'après CORNER (1952), les fleurs de *Xeromphis spinosa* (Thunb.) Keay et de *Randia tomentosa* sont d'abord d'un blanc crème. L'anthèse dure 7 à 8 jours, pendant lesquels les fleurs virent progressivement au jaune-orangé brillant. En Malaisie également, HOLTUM (1953) note les mêmes changements chez *Gardenia carinata* Wall. Personnellement, nous avons noté que les fleurs de *Genipa americana* L. passent progressivement du blanc pur (stade ♂) au jaune d'or (stade ♀).

De très nombreux genres présentent un fonctionnement floral identique à celui de *Randia ruiziana* D.C. ; toutefois, plusieurs variantes existent dans le mécanisme qui assure la fixation de la masse pollinique



sur le sommet du style : chez *Bertiera*, *Atractogyne*, *Massularia*, le pollen est retenu simplement par un système de crêtes et de sillons longitudinaux plus ou moins profonds. Chez *Dictyandra*, c'est la pilosité du style qui intervient. Chez *Randia*, *Polycoryne*, *Tocoyena*, le pollen est aggloméré par une sécrétion visqueuse provenant de l'assise épidermique de la partie supérieure du style.

c) *Une forme améliorée de la protandrie : le mécanisme ixoroïde*

La protandrie typique, décrite ci-dessus, constitue de loin le plus fréquent des différents mécanismes qui ont pour effet d'assurer la fécondation croisée chez les Gardéniées.

Quelques genres présentent également une forme améliorée de la protandrie, le « mécanisme ixoroïde ». La première description en a été donnée par BURCK (1884), pour deux genres asiatiques, *Scyphostachys* et *Eriostoma*. Par la suite, BREMEKAMP (1934, 1952, 1954), puis VERDCOURT (1958) et BAKER (1958) ont effectué, principalement dans la tribu des Ixorées, de nombreuses observations sur ce mode particulier de dispersion du pollen, qui est actuellement bien reconnu. Nous nous limiterons donc à en donner deux figures, se rapportant à l'espèce *Macrosphyra longistyla* Hook. f.

Dans le bouton floral, juste avant l'anthèse, les étamines sont appuyées contre le sommet du style, et y déposent leur contenu (PL. 39, fig. 4). Lors de l'ouverture de la fleur, le style s'allonge de façon considérable, doublant ou triplant sa longueur (fig. 5) ; la masse pollinique se trouve portée à 5 ou 6 cm au-dessus du tube de la corolle, ce qui rend la dispersion du pollen beaucoup plus facile que chez *Randia*. Le mécanisme ixoroïde constitue ainsi un perfectionnement par rapport à la protandrie classique. On le retrouve dans la tribu, voisine, des Ixorées.

Il faut remarquer enfin la ressemblance de ce mécanisme ixoroïde avec le mécanisme de piston des Composées. L'ordre des Rubiales, et celui des Campanales, ont réalisé de façon convergente un même mécanisme floral.

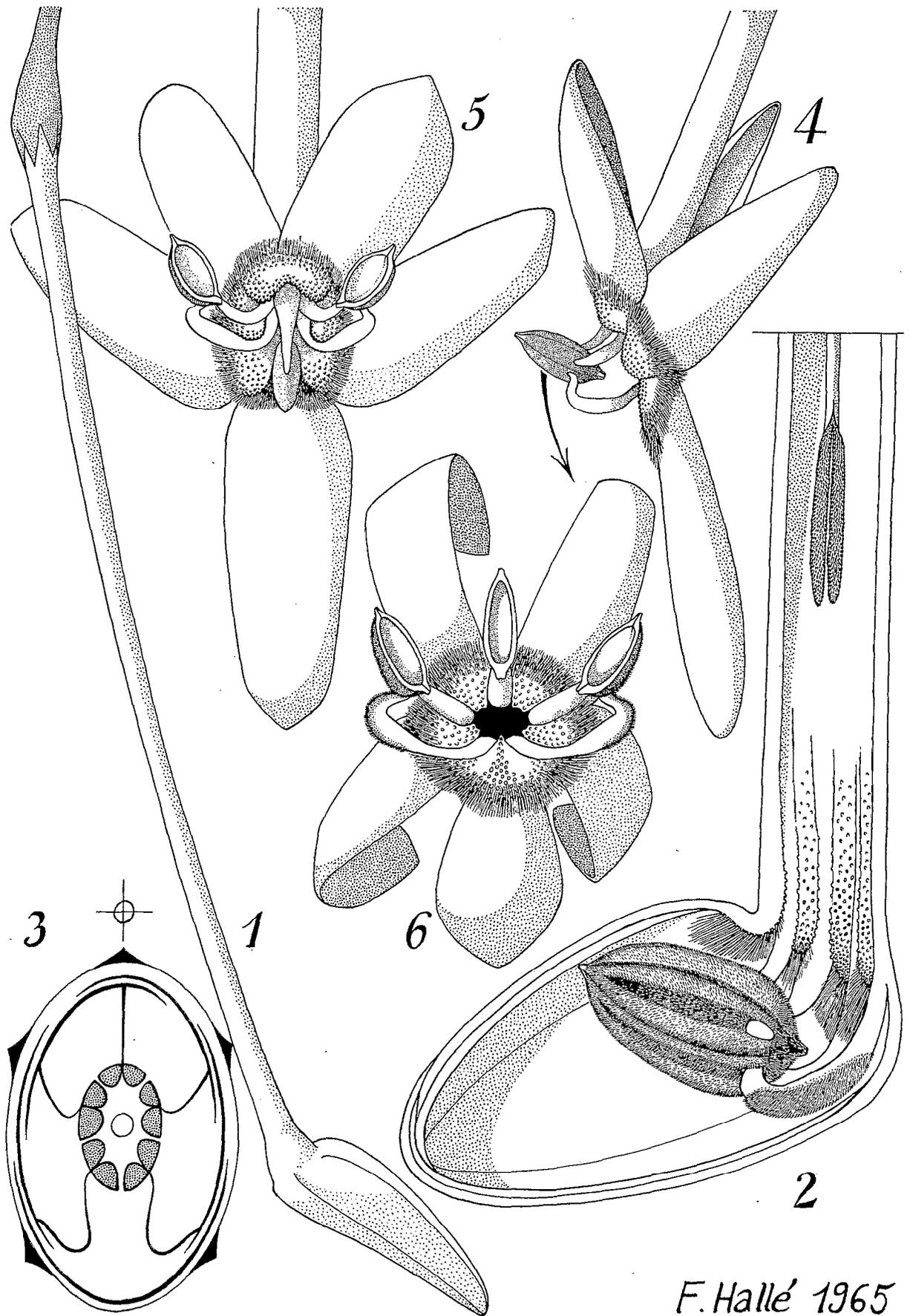
d) *L'unisexualité florale*

BURCK (1884) et K. SCHUMANN (1897) ont montré l'existence de fleurs unisexuées dans 13 genres de Gardéniées dont les plus importants sont *Gardenia* et *Randia* en Malaisie, *Duroia* et *Basanacantha* en Amérique tropicale.

Dans la majorité des cas, les fleurs ♂ et ♀ sont groupées sur des pieds différents (dioécie), et l'auto-fécondation se trouve alors strictement empêchée. Le petit genre africain *Atractogyne* L. Pierre nous a montré aussi des fleurs ♂ et ♀ groupées sur le même pied (monécie) et des fleurs ♂ groupées avec des fleurs ♀ (andromonécie). Ce genre semble être le seul, parmi les Gardéniées africaines, à présenter des fleurs unisexuées.

Chez les Gardéniées dioïques, il est fréquent que la structure de l'inflorescence soit différente d'un

PL. 39. — Protandrie, mécanisme ixoroïde, dioécie. 1 à 3 Le mécanisme particulier de la protandrie des Gardéniées, chez *Randia ruiziana* D.C. Explications dans le texte. Voir aussi les photographies de la pl. IV. Référence : F. HALLÉ, n° 531, P. ; 4 Coupe longitudinale du bouton floral de *Macrosphyra longistyla* Hook. f. peu avant l'anthèse. Les étamines se vident sur le sommet renflé du style. Le style lui-même poursuit sa croissance et s'enroule en spirale dans le tube de la corolle. Hauteur totale du bouton floral : 50 mm. ; 5 La même fleur après l'anthèse. Le style s'est déroulé et mesure alors jusqu'à 10 cm de longueur. Hauteur du tube de la corolle : 40 mm. Référence : F. HALLÉ, n° 949, P. ; 6 Fleur ♀ de *Genipa americana* L. Lobes stigmatiques largement épanouis, de 13 mm de longueur. Ovaire renflé, contenant deux masses ovulaires hautes de 9 mm, couvertes d'un millier d'ovules chacune. Anthères stériles ; 7 La fleur ♂ de la même espèce. Les lobes stigmatiques sont aussi volumineux que dans la fleur ♀, mais ils restent accolés et fonctionnent comme organes dispensateurs du pollen. Placentas de 3,5 mm de hauteur, ne différenciant pas d'ovules. Référence : F. HALLÉ, n° 547, P. Guyane française.



F. Hallé 1965

sexe à l'autre. Dans les genres *Genipa* et *Duroia*, par exemple, les inflorescences ♂ comportent de nombreuses fleurs, tandis que les fleurs ♀ sont groupées par deux ou trois, parfois même solitaires.

La planche 39 montre les fleurs de *Genipa americana* L. Cette espèce n'est pas considérée comme dioïque par PULLE (1934) dans la flore du Surinam, ce qui est vraisemblablement dû à la très grande similitude d'aspect extérieur entre les deux types floraux.

e) *La projection du pollen : cas du genre Posoqueria Aubl.*

Ce genre comprend 10 espèces d'arbustes, répandues dans les forêts d'Amérique tropicale (Vénézuéla, Brésil, Guyanes, Antilles), dont trois au moins présentent un mécanisme très remarquable d'éjaculation élastique du pollen.

Une description complète du phénomène a été donnée, dès 1866, par Fritz MULLER, chez *Posoqueria fragrans*. Nous avons pu faire des observations analogues chez *Posoqueria longiflora* Aubl. et *Posoqueria latifolia* (Rudge) Roem. et Schult., et relever une série d'images, groupées dans la planche 40.

La figure 1 montre le bouton floral de *Posoqueria longiflora*. Dans la figure 2, on voit, coupée longitudinalement, la partie apicale du bouton floral de *P. latifolia*. On remarque l'accolement des cinq anthères, ainsi que la zygomorphie, qui intéresse les lobes de la corolle et l'androcée. La figure 4 montre, au début de l'anthèse, les cinq anthères toujours accolées.

Leurs croissances très inégales a conféré aux filets staminaux des tensions et des torsions internes. Mais les anthères accolées sont retenues les unes aux autres par l'intrication de poils épidermiques fortement ornements, de telle sorte que ces tensions internes ne peuvent s'exprimer ; l'ensemble de l'androcée est ainsi en équilibre instable.

A l'intérieur des anthères accolées, les loges polliniques sont déjà ouvertes et le pollen forme une masse unique. Lorsque l'insecte — un sphynx d'après F. MULLER — vient heurter les anthères, l'équilibre se trouve brutalement rompu. Instantanément, les quatre étamines latérales se renversent en arrière, tandis que la petite étamine médiane, à filet court, se rabat vers l'avant en obturant le tube de la corolle (fig. 5). Ce mouvement est si violent que la masse pollinique, sous forme d'une petite sphère cohérente de 2 mm de diamètre, se trouve projetée sur l'insecte. Fritz MULLER a pu mesurer une vitesse initiale de projection de 3 m à la seconde.

A ce stade, la petite étamine rabattue rend totalement impossible l'autopollinisation : la fleur est biologiquement ♂.

Vers la fin de l'anthèse, les filets staminaux perdent leur turgescence ; la petite étamine médiane se renverse en arrière, dégageant l'orifice du tube de la corolle (fig. 6). Tout le pollen a disparu, les stigmates sont accessibles aux insectes : la fleur est biologiquement ♀.

Pl. 40. — La biologie florale du genre *Posoqueria* Aubl. ; 1 Le bouton floral, représenté dans sa position habituelle ; tube corollin de 3 mm de diamètre et de 27 cm de longueur ; 5 lobes imbriqués, d'un blanc pur ; 2 Coupe longitudinale du sommet d'un bouton floral. Les cinq anthères accolées forment un ensemble ovoïde de 9 mm de hauteur, dont la cohésion est due à une pilosité dense et raide entourant chaque anthère ; 3 Diagramme floral ; 4 Juste après l'ouverture de la fleur, les anthères restent accolées comme dans le bouton. Si un insecte les heurte, l'étamine médiane, à filet court, se rabat brutalement dans le sens indiqué par la flèche, et la masse pollinique est projetée vers le bas ; 5 La fleur, vue de face, après la projection du pollen. L'étamine médiane obture le tube de la corolle ; 6 Fleur âgée, peu avant la chute de la corolle. A ce stade, les stigmates sont accessibles. Références : 1 et 6, *Posoqueria longiflora* Aubl. F. HALLÉ, n° 536, P. 2 à 5, *Posoqueria latifolia* (Rudge) R. & S. F. HALLÉ, n° 537, P. Rivière Mana, Guyane française.

CONCLUSION

ESSAI PHYLOGÉNÉTIQUE

Au cours de l'enquête que nous menons, depuis 1960, sur la morphologie et la biologie des Rubiacées tropicales, nous avons acquis peu à peu la conviction que les Gardéniées étaient les plus primitives des Rubiacées actuelles, et que cette tribu nous transmettait, plus fidèlement qu'aucune autre, l'image du groupe originel où se sont manifestées pour la première fois les structures caractéristiques définissant la famille des Rubiacées.

Nous voudrions tenter de démontrer ici ce caractère archaïque de la tribu des Gardéniées, et mettre en évidence quelques mécanismes évolutifs qui ont permis l'apparition et la différenciation des autres tribus. Malgré le caractère subjectif et conjectural de toute phylogenèse non étayée par des preuves paléontologiques, nous pensons qu'il est légitime d'exposer ces vues, dans la mesure où elles peuvent servir à une meilleure compréhension de la famille des Rubiacées.

Au surplus, nous n'avons pas tant le projet de « convaincre » que celui de consigner, aussi fidèlement que possible, notre conception personnelle du groupe que nous avons étudié.

Les arguments sont nombreux, qui viennent démontrer le caractère primitif des Gardéniées. Nous citerons ici les plus importants qui ont trait à la géographie et à l'écologie de ces plantes, à leurs types biologiques, à leur morphologie végétative et aux modalités de leur reproduction sexuée.

1. — PHYTOGÉOGRAPHIE ET ÉCOLOGIE

Les Gardéniées ont une répartition géographique et une écologie de plantes reliques : elles sont exclusivement limitées à la zone intertropicale et même, si l'on excepte quelques formes xérophytiques vivant dans les savanes ou les bush littoraux — à la zone intertropicale humide.

WILLIS (1949) a mis en évidence la présence de Gardéniées endémiques dans presque toutes les îles et archipels tropicaux. Compte tenu des faibles moyens de dispersion et de la faible longévité des graines, c'est l'indice d'une implantation extrêmement ancienne dans le milieu tropical. A l'aide d'arguments tirés de leur répartition actuelle, WILLIS considère d'ailleurs les Rubiacées, dans leur ensemble, comme l'une des plus anciennes familles d'Angiospermes tropicales.

A l'intérieur même des tropiques humides, les Gardéniées se présentent comme remarquablement dépourvues de facultés compétitives : si l'on excepte quelques espèces évoluées, d'ailleurs atypiques (genres marginaux), elles habitent les formations végétales intactes et elles sont rapidement éliminées lorsqu'intervient une dégradation anthropique quelque peu profonde. La tribu ne comporte que relativement peu d'espèces héliophiles, et aucune rudérale.

Limité aux zones tropicales où il a pris naissance, et dont il ne peut sortir, ce groupe primitif a lui-même donné naissance à une série de tribus plus compétitives et à écologie plus souple. Sortant de la forêt tropicale humide, ces groupes évolués ont réussi à s'implanter dans des milieux où la compétition interspécifique est beaucoup plus sévère, où les conditions écologiques sont beaucoup plus rudes, dans les formations végétales dégradées (Mussaendées), dans les zones tropicales arides (Oldenlandiées), puis dans les zones tempérées et jusque dans les régions les plus froides du globe (Spermacocées, Anthospermées, Rubiées).

2. — LES TYPES BIOLOGIQUES

Les Gardéniées sont toutes des plantes ligneuses, parfois de grandes tailles et à cycles biologiques longs. A l'exception du genre *Hillia*, qui est composé de chaméphytes, les Gardéniées sont toutes des phanérophytes, au sens de RAUNKIAER (1934). A partir de ces formes ligneuses ancestrales, les Rubiacées ont différencié, d'une tribu à l'autre, une magnifique série de types biologiques de plus en plus réduits, mais de mieux en mieux adaptés aux conditions écologiques extratropicales, des méso- et des nano-phanérophytes, des chaméphytes ligneux ou herbacés, enfin des thérophytes à cycles de plus en plus courts (plusieurs espèces d'*Oldenlandia* différencient des inflorescences aux aisselles des toutes premières feuilles de la plantule).

Nous voudrions revenir ici sur le problème (déjà évoqué dans la première partie, chapitre 3) de la véritable position systématique du genre *Hillia* et de son admission éventuelle dans la tribu des Gardéniées. Ce genre, nous l'avons vu, se distingue de toutes les autres Gardéniées, par la réduction de son appareil végétatif, et par la présence, dans ses tissus, d'oxalate de calcium cristallisé sous forme de raphides.

B. VERDCOURT (1958) a proposé récemment, une classification nouvelle et très originale de la famille des Rubiacées, fondée sur la présence ou l'absence de raphides d'oxalate de calcium dans les tissus parenchymateux (feuilles, fleurs, fruits, ...).

L'étude de ce caractère l'a conduit à distinguer trois sous-familles :

Raphides présents :	Sous-famille des Rubioïdées (18 tribus)
	} Sous-famille des Cinchonoidées (11 tribus)
Raphides absents :	
	} Sous-famille des Guettardoidées (1 tribu)

Le problème évoqué plus haut se présente ainsi ; la tribu des Gardéniées, qui est dépourvue de raphides, prend place dans la sous-famille des Cinchonoidées. Par contre, le genre *Hillia*, qui possède des raphides abondants, doit, selon la conception de B. VERDCOURT, se situer dans la sous-famille des Rubioïdées. Nous sommes en désaccord avec ce point de vue, puisque nous considérons les *Hillia* comme appartenant à la tribu des Gardéniées.

Il y a donc ici une contradiction, mais nous pensons pouvoir l'expliquer en analysant les résultats de VERDCOURT. Il est intéressant, en particulier, d'étudier comment se répartissent les divers types biologiques dans la classification de cet auteur.

Sur les 18 tribus qui composent la sous-famille des Rubioïdées, 9 sont presque exclusivement composées d'herbes, 8 autres sont partiellement herbacées et partiellement arbustives, 2 enfin comportent, outre les formes herbacées et arbustives, quelques rares formes arborescentes de tailles modestes (Morindées, Psychotriées). Le contraste est frappant entre ces Rubioïdées et l'ensemble des deux sous-familles dépourvues de raphides (Cinchonoidées, Guettardoidées). Sur les 12 tribus qui composent cet ensemble, 10 sont exclusivement composées de formes ligneuses arborescentes, parfois de très grandes tailles. Deux tribus seulement (Rondeletiées, Mussaendées) comportent quelques rares formes herbacées.

Si l'on fait abstraction de ces types biologiques exceptionnels, les résultats obtenus par VERDCOURT, peuvent, d'après nous, se schématiser de la façon suivante :

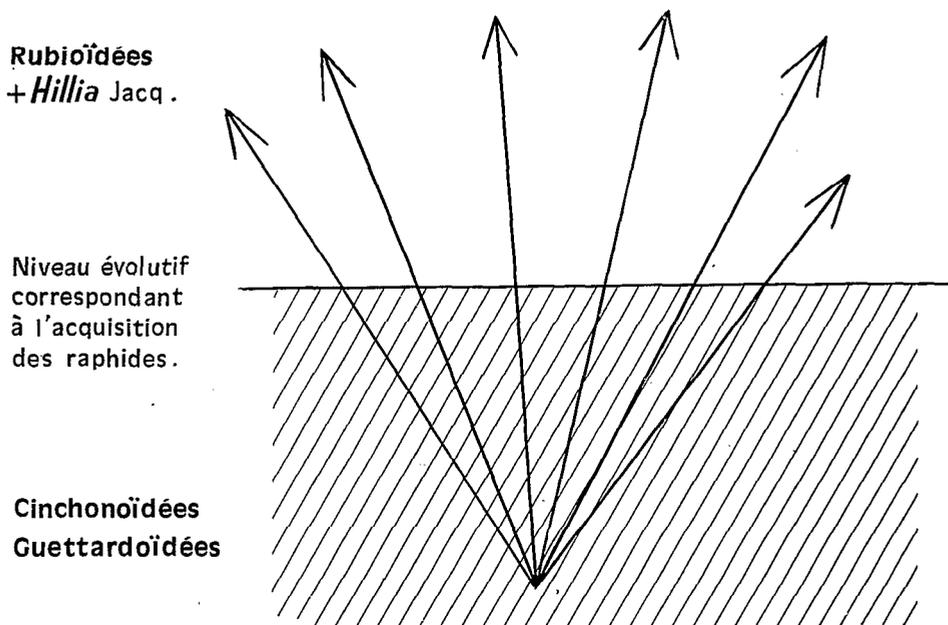
— Sont dépourvues de raphides les Rubiacées ligneuses, à appareils végétatifs volumineux et à cycles biologiques longs. Les espèces de ces groupes sont exclusivement confinées dans la zone intertropicale.

— Sont pourvues de raphides, inversement, les Rubiacées à appareils végétatifs de tailles réduites, généralement herbacées et à cycles biologiques courts. Quelques tribus de ce groupe ont différencié des plantes annuelles et ont pu s'implanter hors de la zone intertropicale.

En termes plus généraux, on pourrait dire encore : **les Rubiacées à appareils végétatifs primitifs sont dépourvues de raphides, tandis que les Rubiacées à appareils végétatifs évolués en sont pourvues.** Ce résultat est d'un grand intérêt théorique, et il va nous permettre, en particulier, de résoudre le problème posé par le genre *Hillia*. Il n'est pas exclu, en effet, que dans une tribu primitive où prédominent les formes arborescentes, un genre se soit adapté à un mode de vie particulier qui entraîne, par sélection, la réduction de l'appareil végétatif (épiphytisme par exemple).

Dans un cas semblable, on comprend que ce genre soit le seul de sa tribu à posséder des raphides ; tel semble bien être le cas du genre *Hillia* dans la tribu des Gardéniées.

Le caractère « présence ou absence de raphides » a certainement une importance réelle pour la systématique des Rubiacées, et les travaux de B. VERDCOURT ont fait progresser nos connaissances de façon évidente et indiscutable. Il semble cependant que cet auteur n'a pas assez mis en évidence la signification phylétique du caractère étudié et qu'il a été conduit de ce fait, à scinder la famille en unités « horizontales » et non pas en unités naturelles. Le schéma suivant rend compte de cette situation :



On voit que les sous-familles de VERDCOURT groupent des genres qui se trouvent au même niveau évolutif, mais qui n'ont pas toujours, entre eux, de parenté réelle.

Les sous-familles naturelles, matérialisées ici par les flèches, groupent au contraire des genres de niveaux évolutifs variés, mais véritablement apparentés entre eux.

La « commodité » de la systématique, sur laquelle VERDCOURT insiste beaucoup dans son ouvrage, ne nous paraît pas constituer un but. Les sous-familles naturelles de notre schéma sont « malcommodes » puisqu'elles sont hétérogènes, mais l'essentiel est qu'elles correspondent à la réalité.

Pour en finir avec le cas du genre *Hillia*, disons que nous ne savons rien sur le lien qui semble unir le port herbacé avec la cristallisation de l'oxalate de calcium C_2O_4Ca sous la forme de faisceaux de raphides. (Les Rubiacées arborescentes possèdent très souvent de l'oxalate de calcium, mais il cristallise en sphérules épineuses ou en macles de formes variables). Il y a là un problème de physiologie de l'excrétion végétale qui n'est pas résolu, et qu'il serait intéressant de reprendre dans d'autres familles d'Angiospermes.

3. — LA MORPHOLOGIE DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF

A — Le degré de ramification

Certaines Gardéniées arborescentes, exclusivement limitées aux forêts denses intertropicales américaines (*Pentagonia*, *Duroia*) ou africaines (*Schumanniphyton*, *Rothmannia*) présentent une structure végétative extrêmement simple, comportant, à l'apex d'un tronc vertical, un puissant méristème qui élabore lentement de très grandes feuilles. Pendant les premières années de sa vie, l'arbre ne possède ainsi qu'un seul méristème caulinaire fonctionnel, en position apicale. Des branches latérales peuvent apparaître ensuite, mais elles ne peuvent se libérer de l'influence prépondérante du méristème apical ; elles n'ont qu'un développement limité, parfois même un comportement de feuilles ; leurs méristèmes édificateurs s'épuisent rapidement, en différenciant des structures florales terminales.

Une telle organisation végétative est manifestement très proche de l'état « monocaule » (COTTON, 1944 ; CORNER, 1949). Fréquent chez les végétaux arborescents fossiles (*Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Thamnopteris*, *Psaronius*, *Protocyathea*, *Lyginopteris*, etc.), cet état monocaule subsiste encore dans la nature actuelle, chez quelques groupes tropicaux certainement primitifs (Cyathacées, Cycadacées). On le retrouve, très dispersé, dans la plupart des grandes familles d'Angiospermes, toujours en pays tropical, et généralement dans la « rain-forest » (Palmacées, Liliacées, Amaryllidacées, Moracées, Flacourtiacées, Caricacées, Ochnacées, Sterculiacées, Euphorbiacées, Simaroubacées, Méliacées, Sapindacées, Connaracées, Caesalpiniées, Lecythidacées, Cactacées, Araliacées, Théophrastacées, Borriginacées, Rubiacées, Loganiacées, Lobeliacées et Composées). En accord avec la « Théorie du Durian » de E.-J.-H. CORNER (1949), nous pensons que la différenciation des principales familles d'Angiospermes a pu se faire dans une flore ligneuse tropicale où l'architecture monocaule était prépondérante, et que le botaniste qui rencontre cette architecture dans la flore actuelle peut légitimement l'interpréter comme une marque de très grande ancienneté.

B — Les dimensions et les formes des feuilles

D'après CORNER (1949), la taille et la complexité des limbes foliaires sont toujours en raison inverse du degré de ramification, de telle sorte que des feuilles de très grandes dimensions, et des limbes de formes complexes, caractérisent les arbres monocauls.

Notre étude des Gardéniées apporte une confirmation à cette manière de voir. Cette tribu présente en effet les seuls exemples d'arbres monocauls ou sub-monocauls de la famille des Rubiacées : or, elle présente également les plus grandes dimensions foliaires, et les seuls cas de lobation des limbes connus dans cette famille.

A l'intérieur même de la tribu, les plus grandes feuilles caractérisent les genres les plus proches encore de l'état monocaule ; et l'accroissement de la ramification va de pair avec la diminution des dimensions foliaires (cf. *Xeromphis*, *Randia*, *Catesbaea*, *Phyllacantha*, et les autres genres buissonnants et microphylles).

De même, les indices les plus nets de lobation foliaire se trouvent chez les genres dont le port est primitif, et ces indices s'estompent à mesure que se multiplient les ramifications. Ceci nous amène à penser, avec E.-J.-H. CORNER (1954), que la feuille simple habituelle des Rubiacées dérive d'une feuille pennée. Les traces de la lobation ancestrale sont encore décelables chez les Gardéniées, mais, dans les tribus plus évoluées, l'intégrité des limbes foliaires est devenue rigoureusement constante.

Remarquons enfin que la lobation ancestrale s'est maintenue chez les autres familles de l'ordre des Rubiales : Valerianacées, Caprifoliacées, Dipsacacées et Adoxacées. Seules les Loganiacées ont perdu ce caractère aussi complètement que les Rubiacées.

4. — LA MORPHOLOGIE ET LA BIOLOGIE DES FLEURS

Les fleurs des Gardéniées sont, nous l'avons vu, exceptionnellement **volumineuses** ; elles sont fréquemment **pléiomères** et présentent, en outre, au moins certaines d'entre elles, une **placentation pariétale** typique.

Compte tenu de ce que nous avons pu voir chez les autres Rubiacées, il nous paraît hors de doute que ces trois caractères doivent être considérés comme extrêmement primitifs. Ils n'existent en effet que chez ces espèces ligneuses et tropicales, alors que les autres tribus, et surtout celles qui ont pu sortir des régions chaudes et humides, ont différencié des fleurs beaucoup plus réduites, pentamères, tétramères ou trimères, bicarpellées, à placentation typiquement axile.

L'étude de la biologie florale conduit à la même conclusion : la reproduction sexuée des Gardéniées est remarquablement peu efficace, comme celle de beaucoup d'autres groupes ligneux tropicaux. Une volumineuse inflorescence d'*Oxyanthus* ou de *Posoqueria*, comportant plusieurs dizaines de fleurs, donne bien rarement plus d'un ou deux fruits. Nous en déduisons que les mécanismes floraux de ces plantes sont primitifs par rapport à ceux des autres Rubiacées (1).

A partir des structures florales primitives observées chez les genres centraux des Gardéniées, l'évolution de la fleur chez les Rubiacées s'est faite, pensons-nous, suivant deux directions :

A — Perfectionnement des mécanismes floraux jusqu'à l'acquisition de l'hétérostylie qui représente un niveau évolutif d'importance capitale.

B — Simplification du gynécée jusqu'à l'acquisition d'un ovaire à deux carpelles uniovulés. Cette simplification s'est effectuée chez des Rubiacées pré-hétérostylées, aussi bien que chez des Rubiacées hétérostylées.

Ces deux directions évolutives ont conféré à la famille des Rubiacées sa structure interne, que nous envisageons de la façon suivante :

— Certaines tribus (Naucleées, Condaminiées) ont conservé en même temps le gynécée complexe

(1) Toutefois, chez plusieurs espèces africaines (*Massularia*, *Schumanniphyton*), l'inefficacité de la reproduction sexuée est compensée par une abondante reproduction asexuée par drageons. Ces derniers apparaissent sur les racines plagiotropes superficielles ; ils ont une morphologie de plantules, et leur aspect d'ensemble est tout à fait celui d'un semis.

des Gardéniées, et des mécanismes floraux qui, tout en étant très différenciés (capitules à floraisons synchrones, fleurs protogynes, etc.) restent en deçà du niveau évolutif que représente l'acquisition de l'hétérostylie. Comme les Gardéniées elles-mêmes, ces tribus sont typiquement tropicales et arborescentes.

— D'autres tribus, tout en restant pré-hétérostylées, ont acquis un gynécée simple à deux carpelles uniovulés (Ixorées, Coffées, Vanguériées, Morindées). Comme les précédentes, ces tribus sont encore typiquement tropicales et arborescentes, mais présentent toutefois une tendance manifeste à la réduction de l'appareil végétatif et du cycle biologique.

— Tout en conservant le gynécée complexe des groupes ancestraux, certaines tribus ont acquis l'hétérostylie (Isertiées, Cinchonées, Mussaendées, Oldenlandiées). Les appareils végétatifs sont de plus en plus réduits et le port herbacé, presque généralisé chez les Oldenlandiées, permet à plusieurs espèces de cette tribu, de s'implanter hors des tropiques.

— Enfin, quelques tribus (Psychotriées, Spermacocées, Rubiées) combinent l'hétérostylie avec le gynécée simple et biovulé. C'est là un groupe en pleine évolution actuelle, auquel sa souplesse écologique, et les aptitudes compétitives que confère une reproduction sexuée particulièrement efficace, ont donné accès à toutes les zones climatiques du globe.

Adiopodoumé, janvier 1966

BIBLIOGRAPHIE

- ADJANOHOUN (E.) – 1957 – Etude cytologique et genèse des galles bactériennes des Rubiacées africaines du genre *Psychotria*. C.R. Acad. Sci., t. 245, pp. 576-578.
- AUBREVILLE (A.) – 1950 – Flore forestière Soudano-Guinéenne. Soc. Ed. géogr. mar. col., Paris, 550 p.
- – 1959 – La flore forestière de la Côte d'Ivoire. 2^e éd., CTFT, Nogent-sur-Marne, 3 vol., 372+344+335 p.
- ASSEMIEN (P.) – 1965 – Observation de grains de pollen en tétrades chez *Macrosphyra longistyla*. Da *Webbia* 19, pp. 855-856.
- BAILLON (H.) – 1879 – Histoire des plantes. VII, Hachette, Paris, 546 p.
- BAKER (H.G.) – 1958 – Studies in the reproductive biology of West African Rubiaceae. W. Afr. Sci. Ass., IV, 1, pp. 9-24.
- BEILLE (L.) – 1935 – Précis de Botanique Pharmaceutique.
- BREMEKAMP (C.E.B.) – 1934 – a) A monograph of the genus *Pavetta*. Fedde - Repert. spec. nov. regn. veg., XXXVII, pp. 1-208.
- BREMEKAMP (C.E.B.) – 1934 – b) Notes on the Rubiaceae of Surinam. Rec. Trav. bot. Néerl., XXXI, pp. 248-308.
- – 1952 – The african species of *Oldenlandia* L. sensu HIERN et K. SCHUMAN. Verh. Kl. Nederl. Akad., XLVIII, 2, pp. 1-297.
- – 1954 – Les sous-familles et les tribus des Rubiacées. Congr. int. Botanique, 8, Paris, IV, pp. 113-114.
- BURCK (M.W.) – 1883 – Sur l'organisation florale chez quelques Rubiacées. Ann. Jard. bot. Buitenz., III, pp. 105-119.
- – 1884 – Sur l'organisation florale chez quelques Rubiacées. Ann. Jard. bot. Buitenz., IV, pp. 12-87.
- CACHAN (P.) ; DUVAL (J.) – 1963 – Variations microclimatiques verticales et saisonnières dans la forêt sempervirente de Basse Côte d'Ivoire. Ann. Fac. Sci., Dakar, 8, pp. 5-87.
- CHADEFAUD (M.) ; EMBERGER (L.) – 1960 – Traité de botanique systématique. Les végétaux vasculaires. Masson, Paris, 2 t. en 3 vol., 1019+1540 p.
- CHEVALIER (A.) ; CHESNAIS (F.) – 1942 – Le système sécréteur de diverses Rubiacées et spécialement des espèces du genre *Coffea*. C.R. Acad. Sci., CCXIV, pp. 593-596.
- FAGERLIND (F.) – 1943 – Die Sprossfolge in der Gattung *Randia* und Ihre Bedeutung für die Revision der Gattung. Ark. Bot., XXX A, 7, pp. 1-57.
- FOSBERG (F.R.) – 1937 – Some Rubiaceae of Southeastern Polynesia. Occ. Pap. Bernice P. Bishop Mus. XV, 20, pp. 213-226.
- GRANT (V.) – 1949 – Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms-Evolution. III, pp. 82-97.
- HALLÉ (N.) – 1960 – Sur les *Bertiera* (Rubiaceae) d'Afrique. Nouveauté taxonomique et études de quelques caractères de la fleur et du fruit. Notulae Systematicae, XVI, 3-4, pp. 280-292.
- – 1963 – Espèces africaines nouvelles de *Bertiera*. Adansonia, III, pp. 294-306.
- – 1964 – La théorie de Durian, ou l'origine de l'arbre moderne. Adaptation française de l'œuvre de CORNER (1949). Adansonia, III, 3, pp. 422-445 et IV, 1, pp. 156-184.
- HALLÉ (F.) – 1961 – Contribution à l'étude biologique et taxonomique des *Mussaendeae* (Rubiaceae) d'Afrique tropicale. Adansonia, I, 2, pp. 266-298.
- – 1962 – Biologie et position taxonomique du genre *Atractogyne* L. Pierre (Rubiaceae). Adansonia, II, 2, pp. 309-321.
- – 1962 – Un type d'organisation remarquable : *Schumanniphyton problematicum* (A. Chev.) Aubr. (Rubiaceae-Gardeniae) C.R. Acad. Sci., CCLIV, pp. 4333-4335.
- HIERN (W.P.) – 1877 – On the peculiarities and distribution of Rubiaceae in Tropical Africa. J. Linn. Soc. Bot., XVI, pp. 248-280.
- HOLTUM (R.E.) – 1961 – Plant life in Malaya. Longmans, London, 254 p., 51 fig.

- HUA (H.) – 1902 – Le genre *Sherbournia* Don. (*Amaralia* Welw.). Etude historique et critique d'un genre de la flore tropicale africaine. Bull. Soc. Hist. Nat., Autun, pp. 3-16.
- HUTCHINSON (J.) ; DALZIEL (J.M.) – 1963 – Flora of West Tropical Africa. 2nd ed. Crown Agents for oversea Governments & Administrations, London, 2 part. en 3 vol., 828+544 p.
- IRVINE (F.R.) – 1961 – Woody plants of Ghana with special reference to their uses. Oxford University Press, Londres, 868 p.
- JAEGER (P.) – 1959 – La vie étrange des fleurs. Coll. Horizons de France. Paris, 190 p.
- KEAY (R.W.J.) – 1958 – *Randia* and *Gardenia* in West Africa. Bull. Jard. bot. Etat, Bruxelles, XXVIII, 1, pp. 15-72.
- KOTSCHY (T.) ; PEYRITSCH (J.) – 1867 – Plantes tinnéennes. C. Gerold Fils, Vienne, X, 54 p.
- LEMÉE (A.) – 1943 – Dictionnaire descriptif et synonymique des genres de plantes phanérogames. Vol. VIII b. Impr. Commerciale et administrative, Brest, XII, 1107 p.
- LEBRUN (J.) – 1941 – Recherches morphologiques et systématiques sur les caféiers du Congo. INEAC, Bruxelles, 183 p.
- LLOYD (F.E.) – 1899-1902 – The comparative embryology of the Rubiaceae. Mem. Torrey bot. Club., VIII, pp. 1-112.
- MAHESWARI (P.) – 1950 – An introduction to the embryology of Angiosperms. McGraw Hill Book Co, New York, Toronto, Londres, 453 p.
- MANGENOT (G.) – 1957 – *Atractogyne bracteata* Hutch. et Dalz. Icones Pl. Afr., IV, 78.
— – 1965 – *Schumanniophyton problematicum* (A. Chev.) Aubr. Icones Pl. Afr., VII, 165.
- MANGENOT (S.) ; MANGENOT (G.) – 1957 – Nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones et Monocotylédones d'Afrique Occidentale. Bull. Jard. bot. Etat, Bruxelles, XXVII, 4, pp. 639-654.
— — – 1958 – Deuxième liste de nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones et Monocotylédones d'Afrique occidentale. Bull. Jard. bot. Etat, Bruxelles, XXVIII, 4, pp. 316-329.
- MARCHAND (L.) – 1864 – Recherches organographiques et organogénétiques sur *Coffea arabica* L. Paris, J.B. Baillière et Fils, 48 p.
- MASSART (J.) – 1923 – Recherches expérimentales sur la spécialisation et l'orientation des tiges dorsiventrals. Mém. Acad. r. belge Sci., T. 5, pp. 1-50.
- MENNINGER (E.A.) – 1962 – Flowering trees of the world, for tropics and warm climates. Hearthsides press incorporated, New York, 336 p.
- METCALFE (C.R.) ; CHALK (L.) – 1950 – Anatomy of the Dycotyledons. Clarendon Press, Oxford, 1500 p.
- MIA (A.J.) – 1960 – Structure of the shoot apex of *Rauwolfia vomitoria*. Bot. Gaz., CXXII, 2, pp. 121-124.
- MOENS (P.) – 1963 – Les bourgeons végétatifs et génératifs de *Coffea canephora* Pierre. Etude morphologique et morphogénétique. La cellule, LXIII, 2, pp. 165-244.
- MULLER (F.) – 1866 – Über die Befruchtung der *Martha* (*Posoqueria* ?) *fragans*. Bot. Ztg., XXIII, 17, pp. 129-133.
- NOZERAN (R.) – 1955 – Contribution à l'étude de quelques structures florales. Essai de morphologie florale comparée. Ann. Sci. nat. Bot., 2^e série, XVI, 1, pp. 1-224.
— – 1957 – Sur la structure des épines et des bourgeons dormants d'*Anthocleista nobilis* G. Don. Naturalia Monspel., VIII, pp. 161-175.
- PARES (Y.) ; RUAT (J.) – 1953 – Observations sur le trichome des Rubiacées et les Loganiacées. Naturalia Monspel., pp. 127-133.
- PERIASAMY (K.) ; PARAMESWARAN (N.) – 1962 – Extra-ovular outgrowths in the Rubiaceae. Curr. Sci., XXXI, 7, pp. 300-301.
- PETIT (E.) – 1961 – Quelques espèces nouvelles ou mal connues du groupe *Randia-Gardenia* (Rubiaceae) au Congo. Bull. Jard. bot. Etat, Bruxelles, XXXI, 1, pp. 1-13.
— – 1962 – Notes sur les genres *Aidia*, *Atractogyne*, *Aulacocalyx*, etc. Bull. Jard. bot. Etat, Bruxelles, 32, pp. 173-198.
— – 1964 – Le mode de ramification chez certaines Rubiacées, et sa signification pour la systématique. Bull. Jard. bot. Etat, Bruxelles, XXXIV, 4, pp. 527-535.
- PITARD (J.) – 1922-1933 – Les Rubiacées. in : LECOMTE (H.) et HUMBERT (H.), Flore générale de l'Indochine, III. Masson puis Museum, Paris, 20, 442 p.
- POUCQUES (M.L. de) – 1943 – Recherches caryologiques sur les Rubiales. Thèse. Nancy. Impr. A. Lesot, Paris, 111 p.
- POTTER (M.C.) – 1891 – Observations on the protections of buds in the Tropics. J. Linn. Soc. Bot., XXVIII, pp. 343-352.
- PULLE (Dr A.) – 1934 – Flora of Surinam (Dutch Guyana). Vol. IV : Rubiaceae-Ericaceae-Campanulaceae. Koninklijke vereeniging indisch Institut, Amsterdam, pp. 113-304.

- RAGHAVAN (T.S.) ; RANGASWAMY (K.) – 1941 – Cité par DARLINGTON, sans titre. J. Indian bot. Soc., XX, 341.
- RAUNKIAER (C.) – 1934 – The life-forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford, 632 p.
- RICHARD (A.) – 1829 – Mémoire sur la famille des Rubiacées. Impr. J. Tastu, Paris, IV, 224 p.
- RICHARDS (P.W.) – 1952 – The tropical rain-forest. Cambridge University Press, Cambridge, 450 p.
- RILEY (H.P.) – 1963 – Families of flowering plants of Southern Africa. University of Kentucky Press, Kentucky, 269 p.
- ROBYNS (W.) – 1928 – Tentamen Monographiae Vangueriae. Bull. Jard. bot. Etat, Bruxelles, XI, pp. 1-359.
- SCHLEIDEN – 1837 – Einige Blicke auf die Entwicklungsgeschichte des vegetabilischen Organismus bei den Phanerogamen. Wiegmann's Archiv., III, pp. 289-414.
- SCHNELL (R.) – 1960 – Note sur le genre *Cephaelis* et le problème de l'évolution parallèle chez les Rubiacées. Bull. Jard. bot. Etat, Bruxelles, XXX, 3, pp. 357-376.
- SCHNELL (R.) ; CUSSET (G.) ; QUENUM (M.) – 1963 – Contribution à l'étude des glandes extra-florales chez quelques groupes de plantes tropicales. Rev. gén. bot., LXX, pp. 269-342.
- SCHUMANN (K.) – 1881 – Rubiaceae in : MARTIUS (C.F.P. de), EICHLER (A.G.) et URBAN (I.). Flora brasiliensis, T. 6, partie 6. Monarchii et Lipsiae, apud F. FLEISHER, 446 p.
- – 1897 – Rubiaceae in : Die Natürlichen Pflanzenfamilien begr. A. ENGLER und K. PRANTL, IV, 4, Duncken & Humblot, Berlin, pp. 1-56.
- TAYLOR (G.) – 1930 – The genera *Chalazocarpus* and *Schumanniohyton*. J. Bot., LXVIII, 341.
- VAROSSIEAU (W.W.) – 1940 – On the development of the stem and the formation of leaves in *Coffea* species. Ann. Jard. bot. Buitenz., 50, pp. 115-198.
- VELENOWSKY (J.) – 1905-1913 – Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Fr. Riunac, Prague, 4 vol. 1216+224 p.
- VERDCOURT (B.) – 1958 – Remarks on the classification of the Rubiaceae. Bull. Jard. bot. Etat, Bruxelles, XXVIII, 3, pp. 209-281.
- VON FABER (F.C.) – 1912 – Das erbliche Zusammenleben von Bakterien und tropischen Pflanzen. Jb. wiss. Bot., LI, 3, pp. 285-375.
- VU VAN CUONG (F.S.C.) – 1960 – Les associations d'hydrophytes dans les environs de Saïgon. Ann. Fac. Sci. Saïgon, pp. 283-336.
- WILDEMAN (E. de) – 1932 – La myrmécophilie du *Randia eetveldeana* de Wild. et Dur. (Rubiacées). Bull. Acad. r. Belge, Cl. Sci., 5^e série, XVIII, 1, pp. 52-58.
- WILLIS (J.C.) – 1949 – The birth and spread of plants. Boissiera, 8, 561 p.

INDEX DES NOMS DE PLANTES VASCULAIRES CITÉS DANS LE TEXTE

A			
Achras	57-71	Brassica	29
Acrostichum	24	Brenania	12
Adansonia	44	Brenania brieyi	25-90
Adina	90	» rhomboideifolia	25
Adoxacées	98-137		
Aeonium	29	C	
Agave	29	Cactacées	136
Agelaea	35	Caesalpiniées	136
Aglaiia	29	Callichilia	99
Aidia	19-69-73-88	Calochone	18
Aidia genipiflora	22-23-119	Calotropis	98
Aloe	29	Calyceracées	98
Alstonia	27-99	Canarium	77
Amajoua	127	Canthium	77-79-101
Amaryllidacées	136	Canthium subcordatum	35
Androsiphonia adenostegia	35	Capparidacées	35
Annonacées	77	Caprifoliacées	98-137
Anthocleista	98	Caricacées	136
Anthospermées	134	Carlemannia griffithii	94
Apocynacées	27-98	Castanola	35
Araliacées	44-136	Castilloa elastica	35
Aralidium	93	Castesbaea	19-24-25-89
Asclepiadacées	98		108-137
Assidora problematica	63	Castesbaea latifolia	102
Atractogyne	19-21-26-71	» parvifolia	83-90
	75-87-95-109-129	» spinosa	83
Atractogyne bracteata	71-88-102	Cecropia	44
Aulacocalyx	19-88	Chalazocarpus hirsutus	63
» caudata	22	Chlamydocola	44
» laxiflora	22	Chrysophyllum	71
Avicennia	24	Cinchonées	84-90-105
			117-138
		Cinchonoïdées	115-134
		Coffea	77-98
		Coffea arabica	94
		» liberica	90
		Coffées	138
		Combretacées	71
		Composées	84-129-136
		Condaminées	137
		Connaracées	33-136
		Connarus	35
		Contortales	98
		Cussonia	44
		Cuviera	79-101
B			
Basanacantha	18-79-129		
Basanacantha spinosa	109		
Bertholletia	77		
Bertiera	19-22-25-26		
	57-77-87-123		
Bertiera bracteolata	22-102		
» racemosa	22-75-90		
» subsessilis	24		
Bixa orellana	125		
Bombacacées	44-77		
Borraginacées	136		

Cyatheacées	136
Cycadacées	136

D

Delpyodora macrophylla	101
Dictyandra	19-79-117
Dictyandra arborescens	22-108
Didiereacées	83
Didymosalpynx	18-79-119
Didymosalpynx abbeokutae	22-23
Dipsacacées	98-137
Durio	77
Duroia	18-21-87-89-93
	124-129-136
Duroia aquatica	25-43-90-99
» eriopila	25-107-109-126
» hirsuta	101
» saccifera	90-93-101

E

Echeveria	29
Echium	29
Eriostoma	129
Espeletia	29
Erythrina	33
Euadenia trifoliolata	35
Euclinia	18-21-89
	109-113-124-127
Euclinia longiflora	102-119-124-127
» squamifera	119-121
Euphorbiacées	35-71-77-136

F

Fadogia	90
Fadogiella	79
Feretia canthioides	24
Ficus theophrastoïdes	29
Flacourtiacées	136

G

Gaertnera	77
Galiées	111
Gardenia	18-57-89-93-124
Gardenia aqualla	23
» carinata	107-127
» citriodora	126
» erubescens	23
» floribunda	102
» gjellerupii	107
» imperialis	22-23-97-101
	105-115-121
» intermedia	102
» jasminoïdes	102
» jovis-tonantis	107
» lucida	24
» lutea	107
» mutabilis	107
» nitida	102-126
» obtusifolia	111

Gardenia palustris	107
» panduriformis	108-111
» posoquerioides	108
» resinifera	126
» sokotensis	23
» ternifolia	23-79-90-107-126
» thunbergia	81-93-102
» tinneae	22-26
» triacantha	23
» tubifera	25-108-111-115
» volkensii	108
Genipa	22-93-125
Genipa americana	23-90-93-127-131
Glossocalyx longicuspis	35
Guettardoïdées	134
Gunnera	29

H

Hedyotidées	94-105-117
Heinsia myrmoecia	101
Hevea	33
Hevea brasiliensis	35
Hillia	19-21-26-84
	89-123-134
Hillia parasitica	108
» tubiflora	83
Hillières	84
Hydnophytum	99
Hymenopogon	84

I

Isertia coccinea	108
Isertiées	117-138
Ixorées	18-24-27-43
	77-90-105-129-138

L

Lecythidacées	77-136
Lepidodendron	136
Leptactina	19-26-87
Leptactina densiflora	22
» mannii	102
Liliacées	136
Lobeliacées	136
Loganiacées	98-136-137
Lignopteris	136

M

Macrosphyra	18-26-87-109
Macrosphyra brachystylis	23
» longistyla	22-102-119-129
Malvacées	60
Massularia	18-22-66-69-88-137
Massularia acuminata	22-66-90-102-109
Melastomacées	101
Meliacées	29-136
Meynia	79
Microdesmis	77
Mitragyna ciliata	90
Monimiacées	35

Moracées	35-44-136
Morelia	19-69-88
Morelia senegalensis	23
Morinda	88
Morinda citrifolia	69
» elliptica	69
» lucida	69
Morindées	27-105-124-134-138
Mussaenda	103
Mussaendées	18-77-84-101
	105-117-134-138
Musanga	44
Myrianthus	44
Myrica	97
Myrmecodia	79-84-99

N

Nuclea trillesii	90
» vanderguchtii	101
Naucleés	90-101-105
	117-124-137
Nipa	24

O

Ochnacées	136
Oldenlandia	134
Oldenlandiées	134-138
Oligocodon	18
Oxyanthus	18-22-88-102
	109-113-126-137
Oxyanthus formosus	102
» hirsutus	127
» speciosus	222
» tubiflorus	102
» unilocularis	22-23-90-115-127

P

Pachyra	44
Palaquium	71
Palmacées	136
Papilionées-Phaseolées	33
Passifloracées	35
Paucinystalia	90
Pauridiantha	77
Pentagonia	18-43-94-136
Pentagonia gigantifolia	27-43-90
» gymnopoda	90-94
» macrophylla	90-94
» magnifica	90
» pinnatifida	90-94
» pubescens	90
» sommel-smithii	90
» spathicalyx	90
» tinajita	90-94
» wendlandii	94
Phyllacantha	19-24-26-83
	108-137
Phyllacantha grisebachiana	83
Phyllanthus mimosoides	35
Polycoryne	18-87-98-109-124
Polycoryne fernandensis	22-119-124

Porterandia	18
Posoqueria	18-21-26-117
	126-131-137
Posoqueria cookii	102
» fragrans	126
» latifolia	131
» longiflora	102-105-124-131
Protocyathea	136
Psaronius	136
Pseudogardenia	18-21-105
Pseudomussaenda	103
Psychotria	84
Psychotriées	17-61-77-79
	84-99-105-134-138
Puya	29

Q

Quercus	93
---------	----

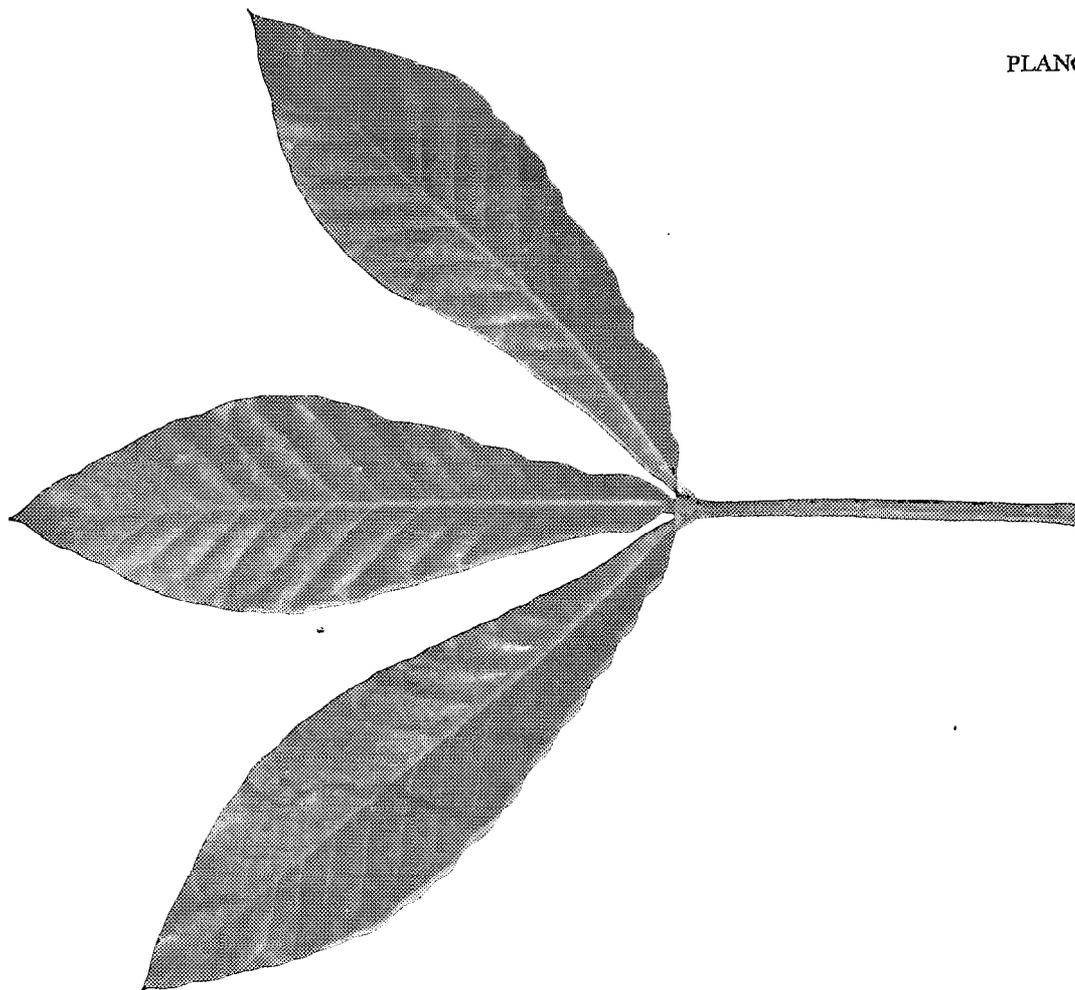
R

Randia	18-22-27-69
	79-88-124-137
Randia anisophylla	69
» exaltata	25-69
» formosa	24
» haoensis	24
» immanifolia	63
» longispina	126
» macrophylla	90
» malabarica	117-119
» mitis	24-83
» myrmecophila	101
» ruiziana	119-127
» scortechinii	69
» spinosa	90
» stenopetala	90-127
» tomentosa	108-127
Rauwolfia vomitoria	98
Rhizophora	24
Rhizophoracées	108
Rondeletiées	134
Rothmannia	19-21-53-57
	67-69-73-87-136
Rothmannia hispida	69-103-117-119-124
» longiflora	69-71-102
	105-119-126
» lujae	101-124
» macrocarpa	70-71-88-101-105-124
» megalostigma	23-90-102-124
» octomera	108
» whitfieldii	117-119-125
Rubiales	98-129-137
Rubiées	134-138
Rubioïdées	134
Rytigynia	79

S

Sapotacées	71-101
Sapindacées	136
Schefflera	44
Schradera	84

PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES



Le rameau phyllomorphique de *Schumanniophyton magnificentum* (K. Sch.) Harms.
Référence : N. HALLÉ, n° 2 330, P. Gabon.

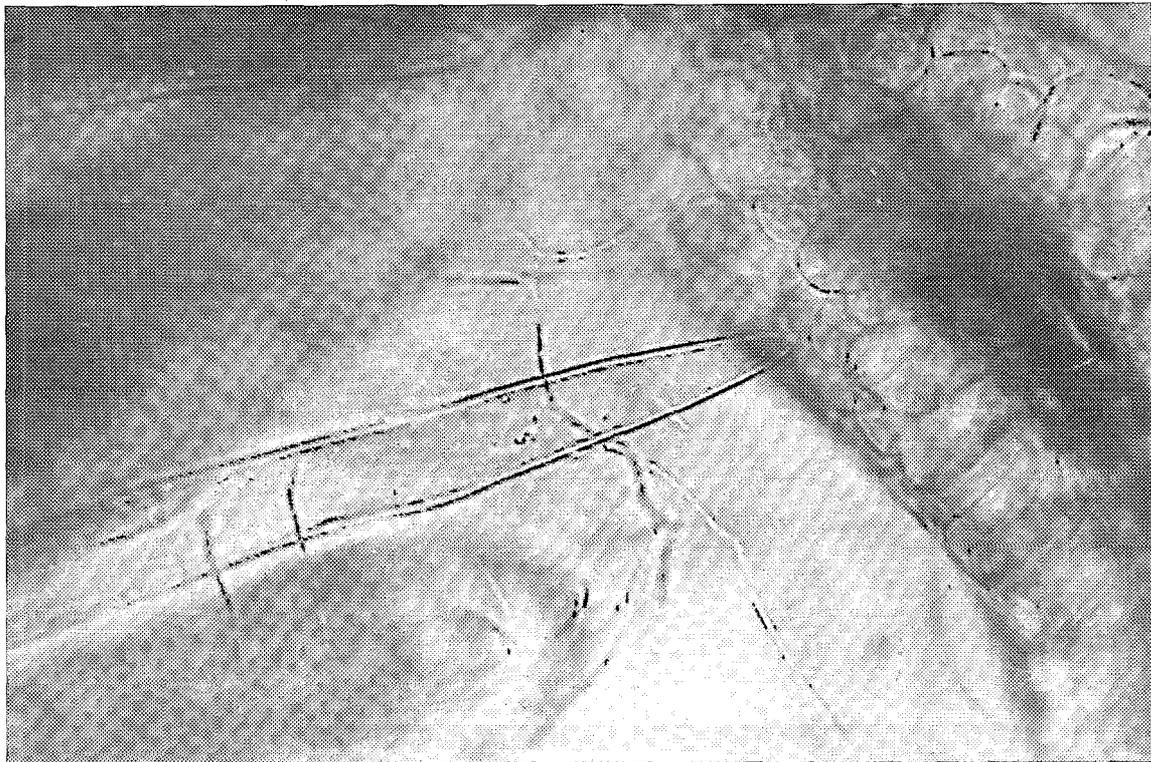
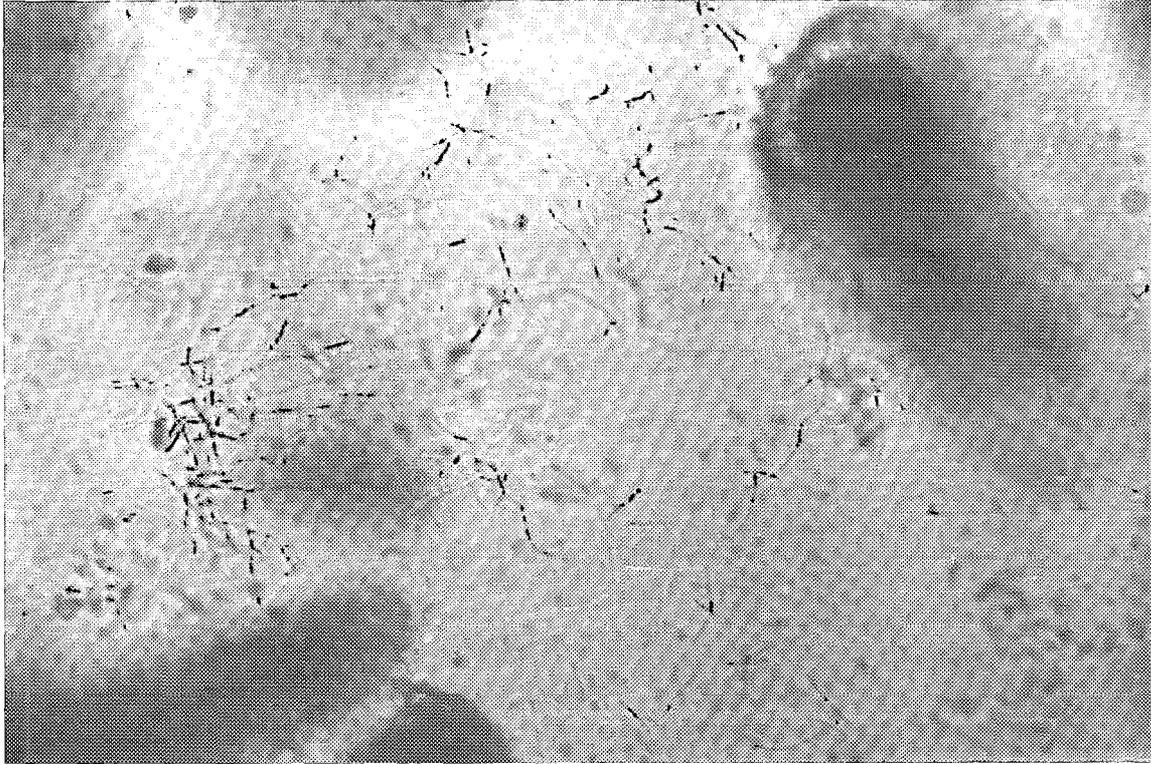


Ramification dichasiale de la branche plagiotrope chez *Rothmannia macrocarpa* (Hiern) Keay.
Référence : N. HALLÉ, n° 759, P. Gabon.

PLANCHE II

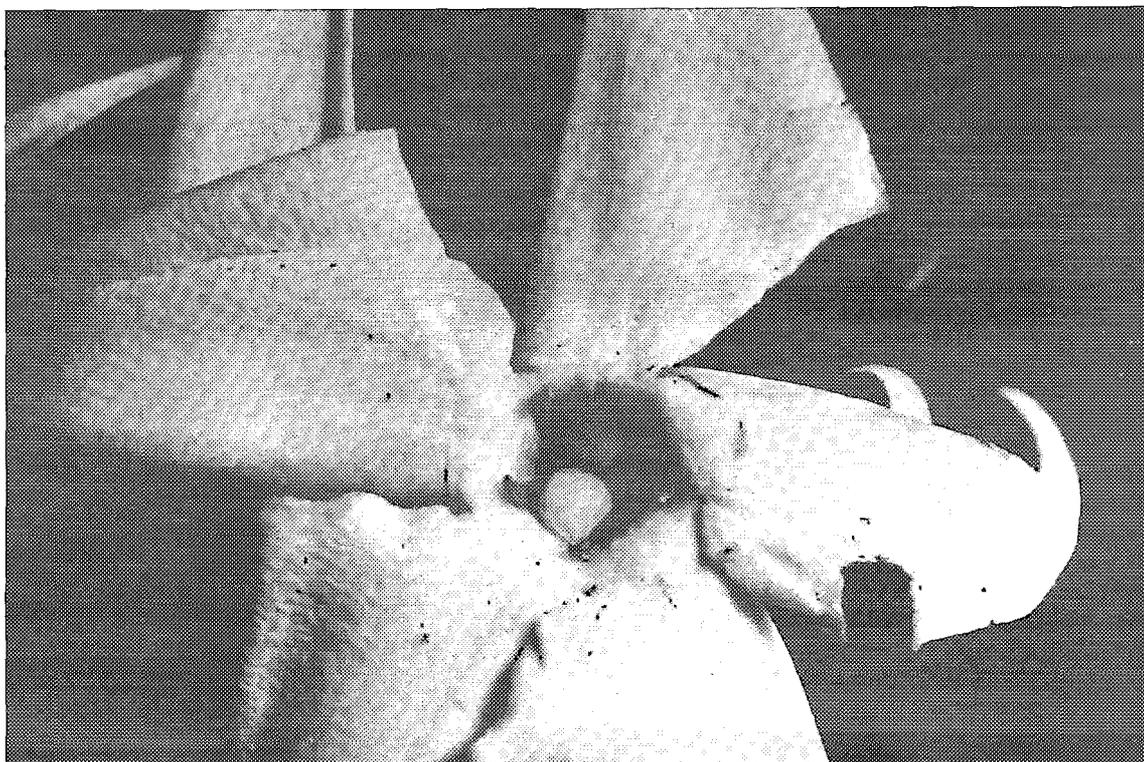
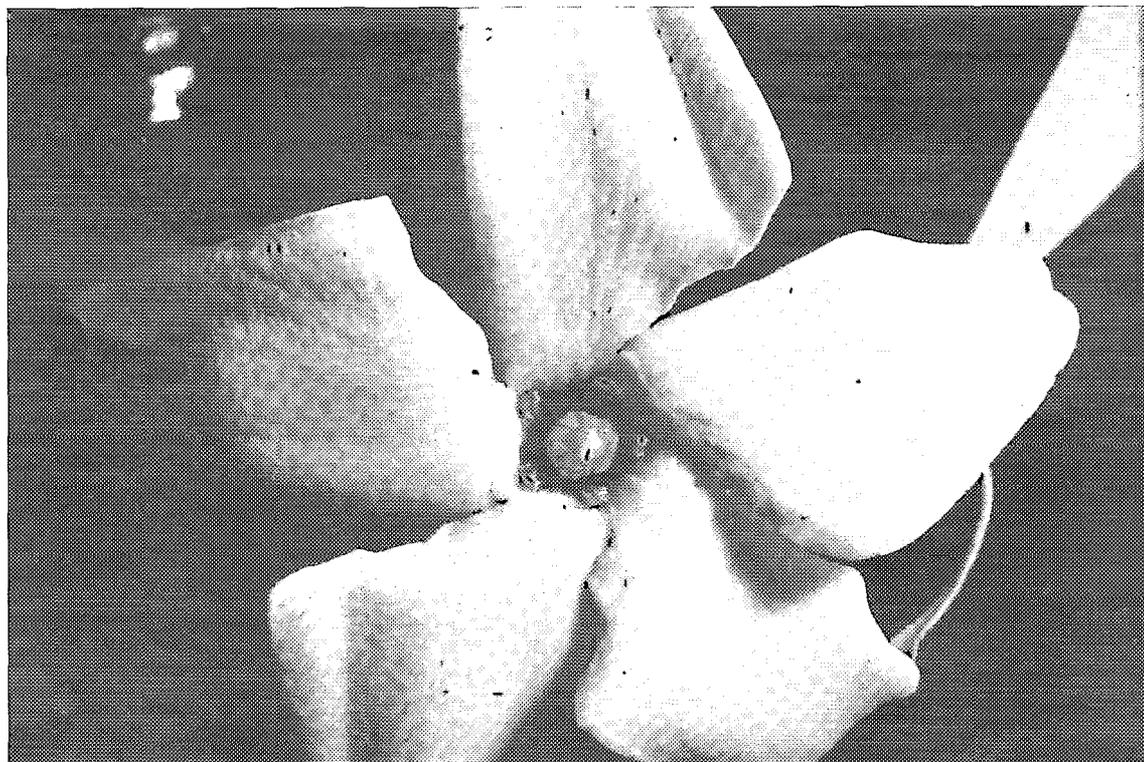


Présence d'épiphytes accidentelles autour du fruit, sur un rameau phyllomorphique âgé de *S. magnificentum*.
Référence : N. HALLÉ et G. COURS, n° 5 950, P. Gabon.



Deux vues microscopiques du champignon endophyte de *Schumanniohyton problematicum* (A. Chev.) Aubr.
à l'intérieur du capuchon stipulaire. Diamètre moyen des hyphes = 1 μ .
Référence : F. HALLÉ, n° 227, P. Côte d'Ivoire.

PLANCHE IV



La protandrie chez *Randia ruiziana* D.C.
En haut : stade ♂ ; en bas : stade ♀
Référence : F. HALLÉ, n° 531, P. Guyane française.



La protandrie chez *Tocoyena* sp.
En haut : stade ♂ ; en bas : stade ♀
Référence : F. HALLÉ, n° 501, P. Guyane française.

IV. MÉMOIRES O.R.S.T.O.M.
(format rogné : 21 × 27, couverture grise)

N ^{os}	
1. KOEHLIN (J.). — 1961 — <i>La végétation des savanes dans le sud de la République du Congo-Brazzaville</i> . 310 p. + carte 1/1 000 000 (noir)	45 F
2. PIAS (J.). — 1963 — <i>Les sols du Moyen et Bas Logone, du Bas-Chari, des régions riveraines du Lac Tchad et du Bahr-el-Ghazal</i> . 438 p. + 15 cartes 1/1 000 000, 1/200 000 et 1/100 000 (couleur)	200 F
3. x LÉVÊQUE (A.). — 1962 — <i>Mémoire explicatif de la carte des sols de Terres Basses de Guyane française</i> . 88 p. + carte 1/100 000, 2 coupures (couleur)	65 F
3. xx HIEZ (G.), DUBREUIL (P.). — 1964 — <i>Les régimes hydrologiques en Guyane française</i> . 120 p. + carte 1/1 000 000 (noir)	70 F
3. xxx HURAUULT (J.). — 1965 — <i>La vie matérielle des Noirs réfugiés Boni et des Indiens Wayana du Haut-Maroni (Guyane française). Agriculture, Économie et Habitat</i> . 142 p.	65 F
3. xxxx LÉVÊQUE (A.). — <i>Les sols ferrallitiques de Guyane française</i>	s. presse
4. BLACHE (J.), MITON (F.). — 1963 — Tome I. <i>Première contribution à la connaissance de la pêche dans le bassin hydrographique Logone-Chari-Lac Tchad</i> . 144 p.	
BLACHE (J.). — 1964 — Tome II. <i>Les poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo Kebbi. Étude systématique et biologique</i> . 485 p., 147 pl. Les deux volumes (1)	75 F
5. COUTY (Ph.). — 1964 — <i>Le commerce du poisson dans le Nord-Cameroun</i> . 225 p.	63 F
6. RODIER (J.). — 1964 — <i>Régimes hydrologiques de l'Afrique Noire à l'ouest du Congo</i> . 18 × 27, 137 p. (1).	55 F
7. ADJANOHOON (E.). — 1964 — <i>Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte d'Ivoire centrale</i> . 250 p.	90 F
8. CABOT (J.). — 1965 — <i>Le bassin du Moyen Logone</i> . 327 p.	100 F
9. MOURARET (M.). — 1965 — <i>Contribution à l'étude de l'activité des enzymes du sol : L'asparaginase</i> . 112 p.	50 F
10. AUBRAT (J.). — 1966 — <i>Ondes T dans la mer des Antilles</i> . 192 p.	60 F
11. GUILCHER (A.), BERTHOIS (L.), LE CALVEZ (Y.), BATTISTINI (R.), CROSNIER (A.). — 1965 — <i>Les récifs coralliens et le lagon de l'île Mayotte (Archipel des Comores, Océan Indien)</i> . 211 p.	100 F
12. VEYRET (Y.). — 1965 — <i>Embryogénie comparée et blastogénie chez les Orchidaceae-Monandreae</i> . 106 p.	60 F
13. DELVIGNE (J.). — 1965 — <i>Pédogenèse en zone tropicale. La formation des minéraux secondaires en milieu ferrallitique</i> . 178 p. (2)	55 F
14. DOUCET (J.). — 1965 — <i>Contribution à l'étude anatomique, histologique et histochimique des Pentastomes (Pentastomida)</i> . 150 p.	60 F
15. STAUCH (A.). — 1966 — <i>Le bassin camerounais de la Bénoué et sa pêche</i> . VIII-152 p.	56 F
16. QUANTIN (P.). — 1965 — <i>Les sols de la République Centrafricaine</i> . 114 p.	30 F
17. LE BERRE (R.). — 1966 — <i>Contribution à l'étude biologique et écologique de Simulium damnosum Théobald, 1903 (diptera, simuliidae)</i> . 206 p.	50 F
18. DEBRAY (M. M.). — 1966 — <i>Contribution à l'étude du genre Epinetrum (Ménispermacées) de Côte d'Ivoire</i> . 76 p.	25 F

19. MARTIN (D.). — 1966 — *Études pédologiques dans le Centre Cameroun, Nanga-Eboko à Bertoua*. XLVI-92 p. + carte pédologique 1/50 000, 1/200 000 et 1/5 000, 11 coupures (couleur) + 2 cartes 1/400 000 + carte pédologique 1/200 000 (couleur). (3).

20. GUILLAUMET (J. L.). — *Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally, Côte d'Ivoire*.

21. ROBINEAU (C.). — *Société et économie d'Anjouan (Océan Indien)*.

22. HALLÉ (F.). — *Étude biologique et morphologique de la tribu des Gardeniées (Rubiaceae)*.

V. INITIATIONS/DOCUMENTATIONS TECHNIQUES
(format rogné : 21 × 27, couverture verte)

Hors Série.

— HOUPEAU (J. L.), LHOSTE (J.). — 1961 — <i>Inventaire des appareils français pour l'épandage des pesticides</i> . 530 p. multigr. Les cinq volumes.	40 F
N ^{os}	
1. BASCOULERGUE (P.). — 1962 — <i>Notions d'hygiène alimentaire adaptées au Sud-Cameroun</i> . 31 p.	6 F
2. BASCOULERGUE (P.). — 1963 — <i>Notions d'hygiène alimentaire adaptées au Nord-Cameroun</i> . 44 p.	6 F
3. BACHELIER (G.). — 1963 — <i>La vie animale dans les sols</i> . 18 × 26, 280 p.	16 F
4. SÉGALEN (P.). — 1964 — <i>Le fer dans les sols</i> . 150 p. (1).	21 F
5. DELÉTANG (J.), RUELLAN (A.). — <i>Les phénomènes d'échange des cations et des anions dans les sols</i>	s. presse

VI. L'HOMME D'OUTRE-MER
(volume broché : 13 × 22) (4)

1. DESCHAMPS (H.). — 1959 — <i>Les migrations intestinales à Madagascar</i> . 284 p.	19,50 F
2. BOUTILLIER (J. L.). — 1960 — <i>Bongouanou, Côte d'Ivoire</i> . 224 p. (épuisé).	
3. CONDOMINAS (G.). — 1960 — <i>Fokon'olona et collectivités rurales en Imerina</i> . 236 p.	19 F
4. TARDITS (C.). — 1960 — <i>Les Bamiléké de l'Ouest-Cameroun</i> . 136 p.	15 F
5. LE ROUVREUR (J.). — 1962 — <i>Sahariens et Sahéliens du Tchad</i> . 468 p.	60 F
6. DESCHAMPS (H.). — 1962 — <i>Traditions orales et archives au Gabon</i> . 176 p. (épuisé).	
7. OTTINO (P.). — 1963 — <i>Les économies paysannes malgaches du Bas-Mangoky</i> . 376 p.	65 F
8. KOUASSIGAN (G. A.). — 1966 — <i>L'homme et la terre. Droits fonciers coutumiers et droit de propriété en Afrique occidentale</i> . 284 p.	30 F

VII. OUVRAGES HORS COLLECTION OU EN DÉPOT

— ROCHE (M.). — 1963 — <i>Hydrologie de surface</i> . 18 × 27, 432 p. (1)	75 F
---	------

VIII. CARTES THÉMATIQUES

Cartes imprimées en couleurs ou en noir, avec ou sans notice, à petites, moyennes et grandes échelles, concernant:

— l'Afrique du Nord, l'Afrique de l'ouest, l'Afrique centrale et équatoriale, Madagascar, la Nouvelle-Calédonie, Saint-Pierre et Miquelon, la Guyane française...

Dans l'une ou plusieurs des matières suivantes :

- | | |
|--|-------------------------|
| — Géophysique, | — Botanique, |
| — Géologie, | — Entomologie médicale, |
| — Hydrologie, | — Sciences humaines. |
| — Pédologie et utilisation des terres, | |

(1) En vente chez Gauthier-Villars, 55, quai des Grands-Augustins. Paris VI^e.
 (2) En vente chez Dunod, 92, rue Bonaparte. Paris VI^e.
 (3) Ce volume ne peut être obtenu que par des organismes scientifiques ou des chercheurs contre paiement des frais d'expédition.
 (4) En vente chez Berger-Levrault, 5, rue Auguste-Comte. Paris VI^e.

O.R.S.T.O.M.

Direction générale :

24, rue Bayard, PARIS-8^e

Service Central de Documentation :

70-74, route d'Aulnay - 93 - BONDY

IMP. M. BON - VESOUL
O. R. S. T. O. M. Editeur
D.L. éditeur : 3^e trim. 1967
D. L. imp. 1403 - IV - 67