

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE BIOLOGIQUE
ET TAXONOMIQUE DES MUSSAENDEAE (RUBIACEAE)
D'AFRIQUE TROPICALE**

par Francis HALLÉ

I. INTRODUCTION

La tribu des *Mussaendeae* comprend environ 60 genres, répandus dans toutes les régions intertropicales du globe. Sur ces 60 genres, 4 seulement sont véritablement importants du point de vue de la richesse spécifique : il s'agit des genres *Mussaenda*, *Sabicea*, *Urophyllum* et *Pauridiantha* qui comportent respectivement environ 150, 110, 60 et 24 espèces. Tous les autres genres de la tribu ont au maximum 20 espèces, une quarantaine étant même mono- ou bi-spécifiques.

L'Afrique Tropicale présente 8 genres de *Mussaendeae* qui sont :

MUSSAENDA	53 espèces en Afrique Tropicale.		
SABICEA	81	—	—
PAURIDIANTHA	24	—	—
STIPULARIA	5	—	—
PSEUDOMUSSAENDA	4	—	—
ECPOMA	genre monospécifique d'Afrique Tropicale.		
TEMNOPTERYX	genre monospécifique — —		
PENTALONCHA	genre monospécifique ¹ — —		

La présence des trois premiers genres (*Mussaenda*, *Sabicea*, *Pauridiantha*) et l'abondance de leur représentation, permet de penser qu'une étude des *Mussaendeae* peut légitimement être menée sur les seuls représentants africains de cette tribu.

LIMITES DE LA TRIBU DES MUSSAENDEAE

A la liste donnée ci-dessus nous ajoutons aujourd'hui deux genres :

HEINSIA	7 espèces, toutes d'Afrique Tropicale.
SACOSPERMA	2 espèces, d'Afrique Tropicale.

1. A cette liste viennent s'ajouter, au moins provisoirement, les genres *Pampleiantha*, *Stelecantha*, *Commitheca*, *Poecilocalyx*, *Rhipidiantha* et *Empogona* : ces petits genres, tous mono- ou bispécifiques, résultent du démembrement du genre *Urophyllum* par Bremekamp (1941) et leurs affinités sont encore imprécises.

Le genre *Heinsia*, placé par Hutchinson et Dalziel dans la tribu hétérogène des *Hamelieae*, avait déjà été rapproché du genre *Mussaenda* par B. Verdcourt, en 1958. Cette opinion nous paraît tout à fait légitime et nous l'appuyons par plusieurs arguments nouveaux. Des figures montreront d'autre part la ressemblance frappante de *Heinsia* et de *Mussaenda*.

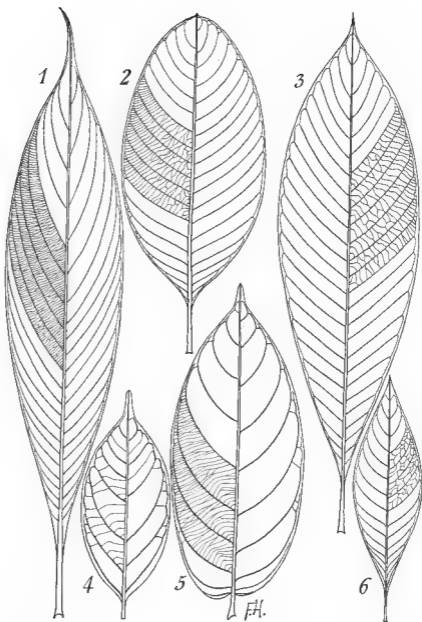
Le genre *Sacosperma*, créé par G. Taylor (1944) et placé par C. E. B. Bremekamp dans la tribu des *Hedyotideae*, près du genre *Oldenlandia*, présente de nombreux caractères qui l'apparentent à la tribu des *Mussaendeae* et nous n'hésitons pas à l'ajouter à cette tribu.

Toutefois le genre *Sacosperma* présente effectivement des caractères d'*Hedyotideae*: ainsi, la structure de l'inflorescence et l'aspect du calice l'apparentent nettement au genre *Otomeria*. C'est pourquoi la véritable place de ce genre est manifestement intermédiaire entre *Hedyotideae* et *Mussaendeae*. C. E. B. Bremekamp s'est lui-même heurté à de telles difficultés pour déterminer la place réelle des *Coccocypselum* d'Amérique Tropicale, qui sont apparentés à la fois aux *Mussaendeae* et aux *Hedyotideae*. En 1940, puis en 1948, il a même suggéré la fusion de ces deux tribus. Par la suite (1952) il a abandonné cette idée, mais il n'en reste pas moins qu'il s'agit certainement de deux tribus affines, reliées entre elles par plusieurs genres intermédiaires, en particulier *Sacosperma*.

Le genre *Pseudomussaenda* Wernham (1916) est également un intermédiaire caractéristique entre la tribu des *Mussaendeae* et celle des *Hedyotideae*. Par un certain nombre de caractères (fruit sec capsulaire, préfloraison valvaire indupliquée, nombres chromosomiques élevés, etc...) ce genre s'apparente très nettement aux *Hedyotideae* typiques. Nous le maintenons dans la tribu des *Mussaendeae*, tout en admettant qu'il doit y occuper une place excentrique. Nous considérons en tout cas que le genre *Pseudomussaenda*, malgré la similitude des noms, n'a aucune parenté spécialement directe avec le genre *Mussaenda*. S'ils ont été confondus jusqu'à une date relativement récente c'est qu'il s'agit, très probablement d'un cas remarquable de convergence. Les *Pseudomussaenda* ne sont nullement des *Mussaenda* à fruits secs; en réalité ce sont des *Hedyotideae* qui, ayant pris un port d'arbuste sarmenteux, et ayant développé considérablement un des lobes de leur calice, ressemblent aux *Mussaenda* de façon extraordinaire.

Il suffit d'ailleurs de comparer les nombres chromosomiques pour comprendre qu'il s'agit bien d'une convergence et non pas d'une stricte parenté: le nombre diploïde de chromosomes est de 22 dans toutes les espèces de *Mussaenda* chez lesquelles la numération a été effectuée; il est de 70 chez *Pseudomussaenda stenocarpa* (Hiern.) Petit.

Nous conservons le nom générique de *Stipularia*, créé par P. de Beauvois en 1805. *Stipularia* et *Sabicea* sont incontestablement deux genres très voisins, mais nous sommes en désaccord avec Hepper (1958) qui prétend les confondre. Même s'ils ne diffèrent pas par les caractères des



Pl. I. — Les Feuilles : 1, *Tennopteryx sericea* Hook f., (A. Chev. 26463) : limbe 30×7 cm. — 2, *Stipularia africana* P. de Beauv. (F. Hallé 68) : limbe 25×10 cm. — 3, *Pauridiantha hirtella* (Benth.) Brem. (F. Hallé 163) : limbe 30×9 cm. — 4, *Heinsia pulchella* K. Schum. (F. Hallé 172) : limbe 7×3 cm. — 5, *Mussaenda isertiana* D. C. (F. Hallé 84) : limbe 16×7 cm. — 6, *Sacosperma paniculatum* G. Tayl. (F. Hallé 109) : limbe 11×4 cm. — Remarque : les pilosités n'ont pas été représentées afin de simplifier le dessin.

bractées, comme l'avait pensé P. de Beauvois, ces deux genres diffèrent nettement par leur port, leur écologie, et par leur biologie. Nous parlerons plus loin de la biologie très curieuse du *Stipularia africana* P. de Beauv.

Le genre *Pauridiantha* a été créé par Hooker fils en 1873 pour une plante du Gabon, *Pauridiantha canthiiflora* Hook. f. En 1941, Bremekamp démembré le genre *Urophyllum* et transfère 23 de ses représentants africains dans le genre *Pauridiantha* qui compte donc actuellement 24 espèces. Depuis cette révision de Bremekamp, il n'existe plus de véritables *Urophyllum* en Afrique.

Nous maintenons dans la tribu des *Mussaendeae* le genre *Pauridiantha* nous opposant en cela à deux auteurs récents :

C. E. B. Bremekamp qui, en 1952, place ce genre et les genres voisins dans une tribu des *Urophyllae*, qu'il sépare des *Mussaendeae* en se fondant uniquement sur des caractères d'ornementation du tégument séminal.

B. Verdcourt qui, en 1958, conserve cette tribu des *Urophyllae*, et l'éloigne considérablement des *Mussaendeae* en invoquant un seul et unique caractère : l'oxalate de calcium se présente sous forme de raphides chez les *Urophyllum*, *Pauridiantha*, etc..., et sous forme de cristaux d'aspects variés chez les autres *Mussaendeae*. Du reste, B. Verdcourt fait lui-même remarquer que les raphides des *Urophyllae* sont éparses et difficilement visibles : elles ont même été niées par Bremekamp (1952).

Il nous parait, au moins, prématuré, de dissocier, comme le font ces deux auteurs, l'ancienne tribu des *Mussaendeae*, sur des caractères dont la valeur nous semble discutable. Nous considérons que les caractères de l'ornementation du tégument séminal, de même que la présence de raphides, constituent des arguments tout à fait insuffisants pour motiver, à eux seuls, le déplacement d'un genre qui par ailleurs s'apparente tellement aux autres *Mussaendeae*, par sa morphologie et par sa biologie.

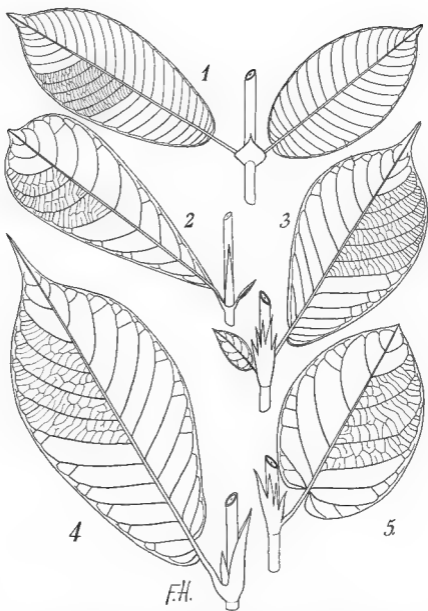
Bien que conscients du relatif isolement taxonomique des *Pauridiantha* et des genres voisins par rapport aux *Mussaendeae* typiques, nous adopterons donc, à peu de chose près, les limites anciennement fixées à cette tribu.

II. CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DES MUSSAENDEAE D'AFRIQUE TROPICALE

A. ÉCOLOGIE, PORT

Les *Mussaendeae* sont généralement des plantes héliophiles et on les rencontre fréquemment dans les formations secondaires. Elles sont rarement présentes dans les forêts primaires (sauf, peut-être, *Temnopteryx*, quelques *Pauridiantha* et *Heinsia*).

Très souvent les *Mussaendeae* poussent le pied dans l'eau, le long du cours des rivières, ou dans les fossés des bords de route, ou dans des marécages bien ensoleillés : c'est le cas des *Stipularia*, du *Sacosperma*, et de certaines espèces de *Mussaenda* (*M. isertiana* DC., *M. chippii*



Pl. 2. — L'anisophyllie : 1, *Sabicea floribunda* K. Schum. (Zenker 1820) : exemple d'anisophyllite très peu accusée, limbe de la plus grande feuille 13×6 cm. — 2, *Mussaendeae* indéterminée (N. Hallé 832) : limbe $12 \times 5,5$ cm. — 3, *Sabicea mildbraedii* Wernham (Le Testu 1933) : limbe $10 \times 5,5$ cm. — 4, *Sabicea batesii* Wernham (N. Hallé 930) : limbe 10×20 cm. — 5, *Sabicea* sp. (N. Hallé 1339) : limbe 7×5 cm. — Remarque : les pilosités n'ont pas été représentées afin de simplifier le dessin.

Wernham). Certaines *Mussaendeae*, comme le *Stipularia africana* P. de Beauv., sont même strictement inféodées aux marécages.

D'autres espèces de ce groupe se rencontrent en forêt, mais sur les lisières ou le long des pistes : c'est la station habituelle de nombreuses espèces de *Sabicea*, de *Mussaenda*, et de *Pauridiantha*.

D'une façon générale, les *Mussaendeae* poussent dans des stations plutôt humides et bien ensoleillées.

Les *Mussaendeae* sont très rarement arborescentes et il ne s'agit jamais de grands arbres. Quelques-unes cependant sont réellement des arbres. Wernham (1914) cite à ce sujet *Sabicea arborea* K. Schum., de Zanzibar, et *Sabicea gigantea* Wernham, du bassin du Congo. Quelques *Pauridiantha* sont également de petits arbres.

Les ports les plus fréquents dans cette tribu sont les suivants :

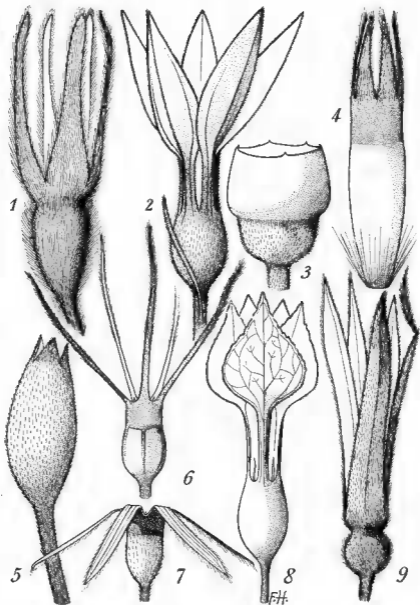
- Arbustes *Pauridiantha hirtella* (Benth.) Brem.
Heinsia pulchella K. Schum.
- Arbustes sarmenteux plus ou moins lianescents
Mussaenda tristigmatica Cummins.
Mussaenda chippii Wernham.
- Grandes plantes sous-ligneuses érigées
Stipularia africana P. de Beauv.
Temnopteryx sericea Hook. f.
- Lianules volubiles plus ou moins ligneuses
Sabicea venosa Benth.
Sacosperma paniculatum G. Taylor.

- La tribu comporte également quelques types biologiques spéciaux qui, pour être beaucoup plus rares, n'en sont pas moins fort intéressants :
- Chaméphytes ligneux plus ou moins prostrés
Heinsia benguelensis Welw.
- Arbrisseaux cauliflores *Ecpoma apocynaceum* K. Schum.
Sabicea hierniana Wernham.
- Herbes rampantes, fréquemment anisophylles
Sabicea medusula K. Schum.
Sabicea mildbraedii Wernham.
Sabicea geophiloïdes Wernham.

Dans tous les cas il s'agit de plantes vivaces. C'est même à notre avis, une des différences principales entre la tribu des *Mussaendeae* et la tribu, très proche, des *Hedyotideae*, dont les représentants ont un cycle biologique court, parfois même très court (*Oldenlandia* sp.).

B. FEUILLES, ANISOPHYLLIE ET STIPULES

Les feuilles des *Mussaendeae* sont très souvent caractéristiques par leurs nombreuses nervures secondaires arquées et parallèles, et par leurs



Pl. 3. — Calices à sépales égaux : 1, *Mussaenda elegans* Schum. et Thonn. (F. Hallé 159) : longueur des lobes du calice 11-13 mm. — 2, *Heinsia pulchella* K. Schum. (F. Hallé 172) : lobes du calice 10-15 mm. — 3, *Pauridiantha hirtella* (Benth.) Brem. (F. Hallé 163) : calice d'environ 3 mm de long, lobes inférieurs à 0,5 mm de long. — 4, *Stipularia africana* P. de Beauv. (F. Hallé 68) : lobes du calice 3-4 mm. — 5, *Mussaenda chippii* Wernham (F. Hallé 38) : lobes du calice de la fleur ♀ 2 mm. — 6, *Ecpoma apocynaceum* K. Schum. (Staudt 208) : lobes du calice 6 mm. — 7, *Sabicea venosa* Benth. (F. Hallé 22) : lobes du calice 3-6 mm. — 8, *Mussaenda* indéterminée (N. Hallé 873) : lobes du calice 8 mm. — 9, *Sabicea hierniana* Wernham (N. Hallé 844) : lobes du calice 8-10 mm.

nervures tertiaires formant un fin réseau régulier, perpendiculaire aux nervures secondaires. La planche I montre l'homogénéité des formes foliaires et des nervations à l'intérieur de la tribu.

L'anisophyllie apparaît dans divers genres de *Mussaendeae*. On la trouve dans diverses espèces africaines du genre *Sabicea*:

Sabicea medusula K. Schum. (Cameroun, Congo).

Sabicea mildbraedii Wernham (Gabon, Congo).

Sabicea batesii Wernham (Gabon, Cameroun).

Il semble qu'il y ait corrélation, dans le genre *Sabicea*, entre l'anisophyllie et un port prostré : les espèces anisophylles du genre *Sabicea* sont très généralement des plantes rampantes.

On retrouve l'anisophyllie, mais hors d'Afrique, dans le genre *Mussaenda* : *M. anisophylla* Vidal (Philippines).

Enfin nous avons constaté une anisophyllie extrêmement poussée chez une *Rubiaceae* herbacée récoltée en 1959 au Gabon, dans les Monts de Cristal (N. Hallé 832 et 873), et qui est très probablement une *Mussaendeae* nouvelle.

La planche 2 montre quelques exemples d'anisophyllie, plus ou moins poussée, au sein de la tribu, et particulièrement dans le genre *Sabicea*. On constatera que l'anisophyllie s'accompagne fréquemment d'une dissymétrie très nette de la base du limbe, et de l'inégalité des pétioles.

Les stipules des *Mussaendeae* sont de formes variées, simples (*Sabicea*, *Stipularia*) ou bifides (*Heinsia*, *Mussaenda*), parfois même profondément laciniées (*Sabicea*, *Temnopteryx*).

Dans certains cas, des débris divers peuvent s'accumuler entre les stipules et la tige (particules d'origine végétale, terre apportée par les fourmis...). Ces débris retiennent l'eau de pluie qui ruisselle le long des tiges. Il se forme ainsi, à l'abri des stipules, une sorte de terreau toujours plus ou moins humide (*Stipularia africana* P. de Beauv.).

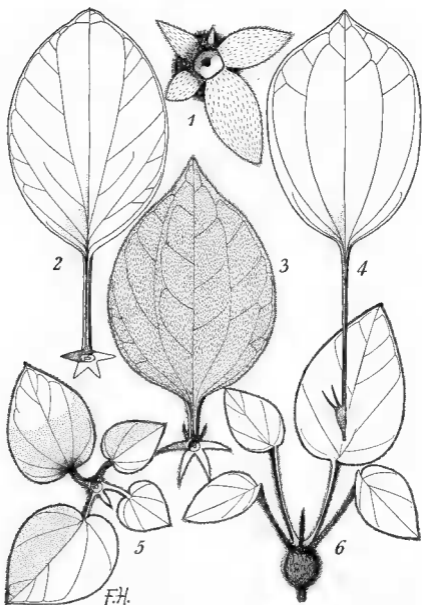
Chez *Sabicea hierniana* Wernham, des racines issues de la base de chaque entre-nœud se développent et se ramifient dans ce terreau humide (Monts de Cristal, Gabon. N. Hallé 844).

C. MORPHOLOGIE FLORALE

Les *Mussaendeae* ont des fleurs tétracycliques, pentamères, actinomorphes. Schématiquement, elles sont constituées de la façon suivante : 5 sépales, 5 pétales soudés en un tube, 5 étamines à filets soudés entre les pétales, un ovaire infère composé habituellement de 2 ou 5 carpelles multiovulés. Nous avons pu faire sur chacun de ces cycles une série d'observations que nous rapportons ici.

1. LE CALICE

Les lobes du calice chez les *Mussaendeae* sont souvent caractéristiques par leur grande taille. Filiformes ou élargis, ils sont généralement



Pl. 4. — Calices à sépales inégaux : 1, *Sacosperma paniculatum* G. Tayl. (F. Hallé 109) : calice vu par-dessus, largeur du plus grand sépale 1,5 mm. — 2, *Mussaenda insertiana* D. C. (F. Hallé 84) : calice vu par-dessus, largeur du grand sépale 55 mm. — 3, *Mussaenda erythrophylla* Schum. et Thonn. (F. Hallé 56) : calice vu par-dessus, largeur du grand sépale 75 mm. — 4, *Pseudomussaenda slenocarpa* (Hiern.) Petit (Thollon 83) : largeur du grand sépale 70 mm. — *Tennopteryx sericea* Hook. f. (N. Hallé 817) : 5, largeur du plus grand sépale 20 mm ; 6, calice vu de profil.

longs, bien séparés les uns des autres jusqu'à leur base, parfois à extrémité spatulée ou foliacée. Dans la majorité des espèces, ces lobes sont libres dans le bouton; exceptionnellement, le calice peut être à disposition quinconciale imbriquée (*Sabicea rosea* Hoyle).

Certaines espèces de *Mussaendeae* présentent des lobes du calice très petits (*Stipularia*, fleurs du centre de l'inflorescence chez *Mussaenda isertiana* D. C., *Mussaenda chippii* Wernh., etc.), ou même réduits à de minuscules dents (*Pauridiantha* ssp.).

Inégalité des sépales.

On retrouve dans la tribu des *Mussaendeae* ce caractère de l'inégalité des sépales dont B. Verdcourt (1958) et R. Schnell (1960) ont montré qu'il apparaît dans diverses tribus des *Rubiaceae*. Pour R. Schnell, il s'agit là d'un exemple typique d'évolution parallèle au sein de cette famille.

Chez certaines espèces du genre *Mussaenda* (*M. arcuata* Poir., *M. elegans* Schum. et Thonn., *M. nivea* A. Chev., *M. graciliflora* Pierre), chez presque toutes les espèces de *Sabicea*, chez les *Stipularia*, *Heinsia* et *Pauridiantha*, les 5 sépales sont égaux (Pl. 3).

Mais chez les autres *Mussaenda*, chez *Pseudomussaenda*, *Sacosperma* et *Temnopteryx*, on constate une tendance plus ou moins marquée à l'inégalité des lobes du calice (Pl. 4). Cette tendance est manifestement en rapport avec la position qu'occupe la fleur dans l'inflorescence.

Chez *Sacosperma*, les fleurs sont insérées par paires sur les axes d'inflorescence : chaque fleur présente des sépales très petits du côté de l'autre fleur et beaucoup plus développés vers l'extérieur.

Chez *Temnopteryx*, les inflorescences sont très fournies et toutes les fleurs présentent de grands sépales élargis en limbes cordiformes; mais les sépales du pourtour de l'inflorescence sont très sensiblement plus grands que ceux du centre.

Chez *Mussaenda* et *Pseudomussaenda*, enfin, seules quelques fleurs du pourtour de l'inflorescence présentent un grand sépale pétaoloïde dirigé vers l'extérieur de la cyme. Toutes les autres fleurs ont un calice régulier.

Chez *Temnopteryx*, *Mussaenda* et *Pseudomussaenda*, les sépales élargis ont un rôle attractif net car ils sont pétaoloïdes et très brillamment colorés. Les couleurs observées sont les suivantes :

Rouge carmin vif : *Mussaenda erythrophylla* Schum. et Thonn.

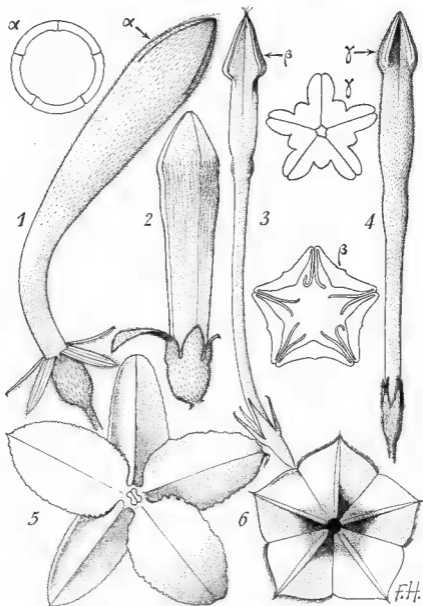
Jaune : *Pseudomussaenda flava* Verdcourt, *Mussaenda leucophylla* Petit.

Blanc ou mauve très clair : *Temnopteryx sericea* Hook. f.

Blanc crème ou verdâtre : *Pseudomussaenda stenocarpa* (Hiern.) Petit.

Blanc pur : *Mussaenda afzelii* Don., *M. chippii* Wernh., *M. grandiflora* Benth., *M. macrosiphon* Wernh., *M. polita* Hiern, *M. isertiana* D. C., *M. soyauxii* Büttner, *M. tristigmatica* Cummins.

La présence de ces très remarquables sépales pétaoloïdes rehausse beaucoup l'éclat des inflorescences et les rend parfaitement visibles à plusieurs centaines de mètres de distance. Nous verrons quel rôle ils jouent dans la biologie florale de ces plantes.



Pl. 5. — Les préfloraisons : 1, *Sabicea venosa* Benth. (F. Hallé 22) : aspect extérieur du bouton; α , coupe transversale de la corolle montrant la préfloraison valvaire typique. — 2, *Sacosperma paniculatum* G. Tayl. (F. Hallé 109) : aspect extérieur du bouton montrant la préfloraison valvaire, longueur totale du bouton 10 mm. — 3, *Pseudomussaenda stenocarpa* (Hiern.) Petit (Tisserant 1050) : aspect extérieur du bouton, longueur totale 36 mm; β , coupe transversale de la corolle montrant la préfloraison valvaire indupliquée. — 4, *Mussaenda isertiana* D. C. (F. Hallé 37) : aspect extérieur du bouton, longueur totale 43 mm; γ , coupe transversale de la corolle montrant la préfloraison valvaire rédupliquée. — 5, *Heinsia pulchella* K. Schum. (F. Hallé 172) : corolle ouverte vue par-dessus montrant la préfloraison quinquecostale typique, diamètre 45 mm. — 6, *Mussaenda tristigmatica* Cummins (F. Hallé 21) : corolle ouverte vue par-dessus montrant la répartition de la pilosité sur les bords libres des pétales, diamètre 17 mm.

2. LA COROLLE, LA PRÉFLORAISON

Formes et dimensions.

A l'exception du genre *Pauridiantha* dont la fleur est très courte, les *Mussaendeae* ont généralement une corolle longuement tubuleuse. Certaines, comme le *Mussaenda chippii* Wernham, le *Temnopteryx sericea* Hook. f., ont une corolle spécialement longue et grêle, atteignant 30 à 40 mm de long. Le tube corollin est droit, ou rarement coudé (*Sabicea venosa* Benth. Pl. 5, fig. 1).

Les lobes de la corolle sont plutôt courts par rapport à la longueur du tube, et les fleurs sont de petit diamètre (*Sabicea*, *Sacosperma*, *Ecpoma*, *Stipularia*, *Temnopteryx*). Cependant, chez *Heinsia* et chez certains *Mussaenda* les lobes sont très développés et la fleur épanouie est de grande taille (jusqu'à 4 cm de diamètre chez *Mussaenda elegans*, jusqu'à 6 cm chez *Heinsia pulchella*, Pl. 5, fig. 5). Il est d'ailleurs très remarquable que dans le genre *Mussaenda*, les corolles de grande taille, brillamment colorées, se rencontrent chez des espèces qui ne présentent jamais de sépale pétaloïde attractif.

Coloration.

Les *Mussaendeae* ont très généralement des fleurs colorées de façon brillante. Elles sont blanches chez *Temnopteryx*, *Stipularia*, *Heinsia*; elles sont blanches, ou jaune d'or, ou jaune soufre, ou rouge carmin, ou rouge orangé très vif chez *Mussaenda*, *Pseudomussaenda* et *Sabicea*. On trouve cependant des fleurs ternes, blanchâtres ou verdâtres, chez *Pauridiantha* et *Sacosperma*; mais ces fleurs sont abondamment pourvues de nectar et on y rencontre très fréquemment des insectes ou des acariens.

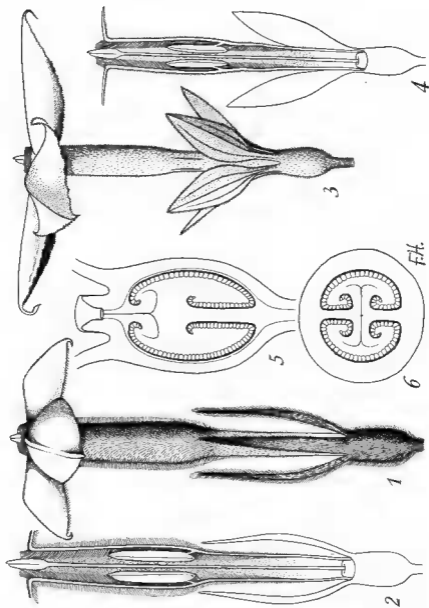
Préfloraison (Pl. 5).

La préfloraison de la corolle des *Mussaendeae* est typiquement valvaire; les pétales sont plus ou moins charnus et accolés les uns aux autres dans le bouton, sans aucune trace de recouvrement: *Sabicea* (Pl. 5, fig. 1), *Sacosperma* (Pl. 5, fig. 2), *Pauridiantha*, *Stipularia*, *Temnopteryx*, *Ecpoma*,

Chez les *Mussaenda* la préfloraison est du type valvaire rédupliqué (Pl. 5, fig. 4); chez les *Pseudomussaenda*, elle est du type valvaire indupliqué (Pl. 5, fig. 3), et ce caractère montre nettement la parenté de ce genre avec les *Hedyotideae* (*Otomeria*, *Pentas*).

Pourtant, ce caractère de la préfloraison valvaire n'est pas absolument constant chez les *Mussaendeae* et, dans le genre *Mussaenda* lui-même, on trouve des traces fort nettes de la préfloraison quinconciale. Ce caractère se révèle dans la répartition de la pilosité sur les bords libres des pétales chez *Mussaenda tristigmatica* Cummins (Pl. 5, fig. 6).

Dans le genre *Heinsia*, que nous avons été amenés, avec B. Verdcourt (1958), à inclure dans les *Mussaendeae*, cette tendance à la préfloraison quinconciale se réalise pleinement. Chez *Heinsia pulchella* K. Schum., les lobes de la corolle sont de grandes expansions minces et fragiles, à marges chiffonnées, dont la préfloraison est typiquement quinconciale



Pl. 6. — *Mussaenda erythrophylla* Schum. et Thonn. (F. Hallé 56) : 1, fleur en vue externe, longueur des lobes du calice 15-16 mm; 2, fleur longistyle en coupe longitudinale. — *Heinsia pulchella* K. Schum. (F. Hallé 172) : 3, fleur en vue externe, longueur des lobes du calice 10-11 mm; 4, fleur longistyle en coupe longitudinale; 5-6, coupes longitudinale et transversale de l'ovaire, montrant les ovules très nombreux insérés sur deux placents axiles; l'ovaire de *Mussaenda erythrophylla* a une structure identique.

(Pl. 5, fig. 5). Par ailleurs cette plante présente toute une série de caractères qui l'apparentent au genre *Mussaenda*. La planche 6 montre la ressemblance frappante qui existe entre la fleur de *Heinsia pulchella* et celle de *Mussaenda erythrophylla*.

Dans le genre *Heinsia* nous avons également trouvé un cas de préfloraison spiralée typique : *Heinsia benguelensis* Welw. (Antunes 449), Angola.

Pilosité interne de la corolle.

Le tube de la corolle est intérieurement velu, soit dans toute sa longueur, soit dans ses parties hautes seulement.

Chez *Mussaenda*, *Pseudomussaenda*, *Heinsia*, *Temnopteryx*, la pilosité est spécialement abondante au niveau de la gorge de la corolle, parfois jusqu'à l'obstruer complètement. Il s'agit de poils ascendants, en forme de massues, brillamment colorés, qui donnent aux fleurs de ce groupe de genres un aspect caractéristique. Nous verrons plus loin le rôle de ces poils dans la biologie florale.

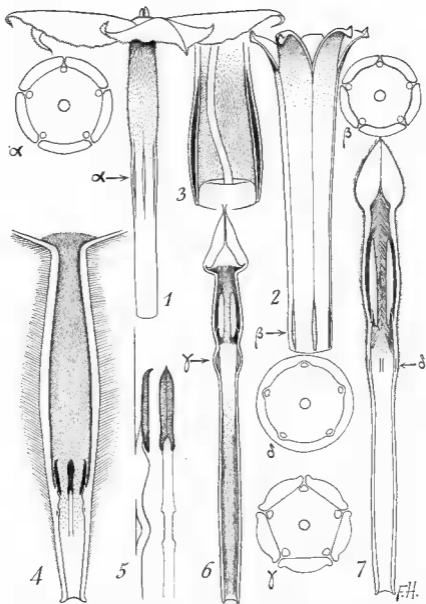
Chez les autres genres (*Sacosperma*, *Sabicea*, *Ecpoma*, *Stipularia*), la pilosité est beaucoup plus discrète et la gorge de la corolle est toujours libre. Dans le genre *Ecpoma* la gorge de la corolle est garnie de papilles bulbiformes ou de poils articulés d'un type très spécial.

3. L'ANDROCÉE

Les cinq anthères sont insérées entre les pétales, en une position plus ou moins élevée dans le tube de la corolle. Elles sont généralement presque sessiles, les filets staminaux étant intimement soudés à ce tube sur toute leur longueur.

A ce sujet nous avons observé, chez de nombreuses *Mussaendeae*, une particularité morphologique assez remarquable : à une certaine hauteur de la corolle, les cinq filets staminaux sont décollés du tube sur une courte distance (1 ou 2 mm). Nous avons observé cette structure chez les espèces suivantes :

- Mussaenda arcuata* Poir.
- chippii* Wernham
- iserliana* D. C.
- macrosiphon* Wernham
- monticola* K. Krause
- polita* Hiern
- soyauxii* Büttner
- tenuiflora* Benth.
- tristigmatica* Cummins
- ulugurensis* Wernham
- Sacosperma paniculatum* G. Tayl.
- Heinsia pulchella* K. Schum.
- Pseudomussaenda stenocarpa* (Hiern) Petit



Pl. 7. — Décollements des filets staminaux et fentes entre les pétales : 1, *Heinsia pulchella* K. Schum. (F. Hallé 172) : corolle vue de profil; α , coupe transversale dans la corolle au niveau des fentes entre les pétales. — 2, *Sacosperma paniculatum* G. Tayl. (F. Hallé 109) : corolle vue de profil; β , coupe transversale dans la corolle au niveau des fentes entre les pétales. — 3, *Sacosperma paniculatum* : coupe longitudinale de la base de la corolle montrant les décollements des filets staminaux. — 4, *Mussaenda tristigmatica* Cummins (F. Hallé 21) : corolle de la fleur ♀ encoupe longitudinale; 5, étamine de la fleur ♀ de face et de profil, on voit nettement le décollement du filet staminal. — 6, *Pseudomussaenda stenocarpa* (Hiern.) Petit (Tisserant 1050) : corolle de la fleur longistyle en coupe longitudinale; γ , coupe transversale dans la corolle au niveau des fentes entre les pétales. — 7, *Mussaenda isertiana* D. C. (F. Hallé 37) : corolle de la fleur ♂ en coupe longitudinale; δ , coupe transversale dans la corolle au niveau du décollement des filets staminaux.

Chez *Sacosperma*, le décollement des filets staminaux se produit tout à fait à la base de la corolle (Pl. 7, fig. 2 et 3).

Chez *Heinsia pulchella*, comme chez toutes les espèces citées du genre *Mussaenda*, ce décollement se situe vers le tiers inférieur du tube de la corolle. Cette surprenante structure accentue encore la ressemblance qui existe entre une fleur de *Heinsia* et une fleur de *Mussaenda*, toutes deux figurées dans la planche 7.

Chez *Pseudomussaenda stenocarpa*, ce décollement se situe vers le milieu du tube de la corolle, à quelques millimètres seulement sous l'insertion des anthères (Pl. 7, fig. 6).

Enfin, chez *Mussaenda polita* Hiern., *Mussaenda ulugurensis* Wernham, *Pseudomussaenda stenocarpa* (Hiern.) Petit, *Sacosperma paniculatum* G. Tayl. et *Heinsia pulchella* K. Schum., le décollement des filets staminaux est accompagné d'une très nette séparation des pétales : sur une distance de 1 à 2 mm, juste au niveau des décollements staminaux, les pétales sont séparés, et la pubescence interne de la corolle apparaît à l'extérieur par les fentes ainsi formées. Une coupe transversale pratiquée à ce niveau dans le tube de la corolle présente un aspect très particulier (voir Pl. 7, fig. 1 α , 2 β et 6 γ). Ce caractère est visible, à l'observation minutieuse, sur le matériel d'herbier aussi bien que sur la plante fraîche.

Signalons que des fentes entre les pétales ont été décrites et figurées par B. Verdcourt (1953) chez une *Hedyotideae*: *Pentas purpurea* Oliv. sous-espèce *mechowiana* (K. Schum.) Verdcourt. Nous avons également trouvé cette structure chez une autre *Hedyotideae*: *Pentodon penlander* (Schum.) Vatke var. *penlander*.

Nous ignorons si les structures décrites ici jouent un rôle dans la biologie florale de ces espèces, ou si elles n'ont qu'une valeur morphologique. Toujours est-il qu'elles nous ont mis sur la voie de comparaisons génériques fructueuses, et qu'elles nous ont semblé assez largement répandues chez les *Mussaendeae* pour trouver place parmi les caractéristiques générales de la tribu.

Les pollens.

Nous avons examiné de façon rapide les grains de pollen de 12 espèces de *Mussaendeae*, réparties en 8 genres. La technique utilisée est une variante simplifiée de la méthode d'Erdtman : les grains sont acétolysés et montés dans la gélatine glycinée.

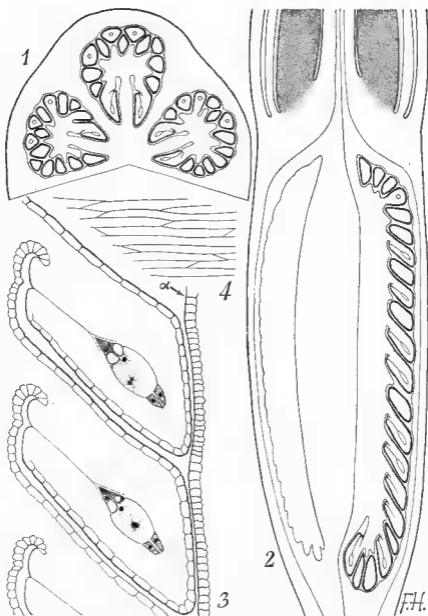
Les grains sont relativement petits (15 à 20 μ de diamètre), et de tailles assez uniformes d'un genre à l'autre. D'après Baker (1958), il n'y aurait pratiquement aucune différence de taille, tout au moins dans le genre *Mussaenda*, entre les grains des fleurs longistyles et ceux des fleurs brévistyles.

Les grains sont tricolporés chez :

Heinsia pulchella K. Schum.

Pauridiantha hirtella (Benth.) Brem.

Pseudomussaenda stenocarpa (Hiern.) Petit



Pl. 8. — Structures ovariennes et ovulaires chez *Stipularia africana* P. de Beauv. (F. Hallé 68) : 1, coupe transversale de l'ovaire, trois carpelles sur cinq sont figurés; 2, coupe longitudinale de l'ovaire, la loge carpellaire de droite est coupée suivant son axe, en gris : la base du disque; 3, deux ovules en coupe longitudinale, le placenta est à gauche, à droite, en α , on remarque l'épiderme interne de la loge carpellaire dont les cellules, très allongées, sont coupées ici transversalement; 4, l'épiderme interne de la loge carpellaire, vu en plan. — Technique employée : fixateur de Navachine, coloration au Feulgen-vert lumière.

Sabicea venosa Benth.
Sacosperma paniculatum G. Taylor
Temnopteryx sericea Hook. f.

Ils sont tétraporés chez :

Mussaenda chippii Wernham
Mussaenda elegans Schum. et Thonn.
Mussaenda erythrophylla Schum. et Thonn.
Mussaenda tristigmatica Cummins
Stipularia africana P. de Beauv.

Suivant les espèces, les grains peuvent être isoaxes (*Stipularia*), longiaxes (*Heinsia*), ou bréviaxes (*Mussaenda*). L'ornementation réticulée paraît constante dans la tribu.

4. L'OVAIRE

L'ovaire présente un aspect très constant dans les différents genres de la tribu. Il est toujours surmonté d'un disque qui présente, lui aussi, un aspect remarquablement constant. Ce disque est un bourrelet charnu, plus ou moins surbaissé, généralement de couleur claire, entourant étroitement la base du style.

Le nombre des carpelles est variable suivant les genres, mais fixe, à quelques rares exceptions près, à l'intérieur d'un genre. Chez la majorité des *Mussaenda*, chez *Sacosperma*, *Pauridiantha*, *Heinsia*, *Pseudomussaenda* et *Ecpoma*, l'ovaire est composé de deux carpelles et le stigmate est bilobé.

Chez *Mussaenda tristigmatica* Cummins le nombre des carpelles varie de 2 à 4. Chez *Temnopteryx sericea* Hook. f., il varie également, de 3 à 5. Dans les deux cas, le stigmate est trilobé. Chez *Sabicea* et *Stipularia* (Pl. 7), on trouve généralement 5 carpelles, et le stigmate présente alors 5 lobes.

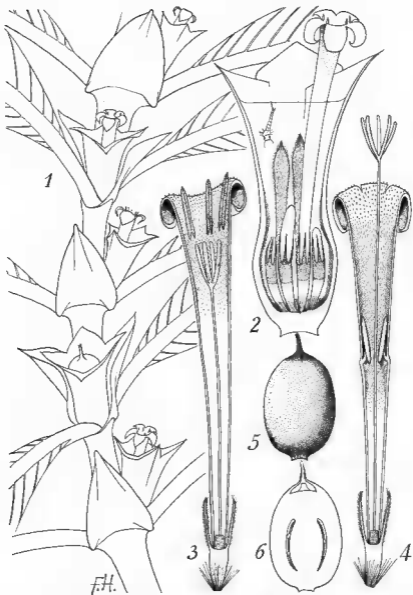
La placentation.

La placentation est axile. Les placentas, souvent très volumineux et de forme complexe, emplissent presque totalement la cavité ovarienne. Ils sont recouverts d'ovules minuscules et très nombreux.

Les ovules.

Les ovules, se trouvant comprimés entre la paroi de l'ovaire et le placenta, prennent souvent une forme cubique. L'ovule est anatrope et unitegminé. Le funicule est court et dépourvu de toute trace de vascularisation. Le tégument unique est très épais, recouvert d'un épiderme de grosses cellules très vacuolisées. Ce tégument est percé d'un canal micropylaire long et étroit, légèrement sinueux.

Lorsque l'ovule est mûr, le nucelle a entièrement disparu, et le canal micropylaire arrive directement jusqu'au sac embryonnaire. La planche 8,



Pl. 9. — *Stipularia africana* P. de Beauv. (F. Hallé 68) : 1, aspect d'une partie de la tige, montrant la disposition des involucres aux aisselles des feuilles, hauteur moyenne des involucres 40 mm; 2, l'involucre en coupe longitudinale, on y remarque quelques boutons floraux, deux bractées, et une fleur épanouie au-dessus de la surface de l'eau, longueur totale de la fleur épanouie 40 mm environ; 3, coupe longitudinale dans la corolle d'une fleur brévistyle; 4, coupe longitudinale dans la corolle d'une fleur longistyle; 5, le fruit est une baie, de couleur rouge vif, largeur 11 mm environ, le pédoncule accrescent n'a pas été représenté; 6, coupe longitudinale dans le fruit, chaque loge carpellaire ne produit qu'un nombre très réduit de graines.

consacrée à l'ovaire du *Stipularia africana* P. de Beauv., montre la structure d'un tel ovule (fig. 3).

En 1837, Schleiden donne une fausse interprétation de l'ovule des *Rubiaceae*: ne distinguant pas le canal micropylaire, effectivement fort difficile à voir, il décrit le tégument unique comme un nucelle. Pour cet auteur, l'ovule des *Rubiaceae* est un ovule nu.

Lloyd (1902) a démontré la présence d'un véritable tégument; et plus tard Fagerlind (1937) a donné une description complète de l'ovule des *Rubiaceae*.

Le sac embryonnaire.

Le sac embryonnaire des *Mussaendeae* a une structure tout à fait classique. Seules les synergides présentent un aspect un peu inhabituel: elles sont allongées et se terminent en pointe dans le canal micropylaire. Signalons enfin que chez *Heinsia putchella* K. Schum. le sac embryonnaire contient des grains d'amidon.

D. LE FRUIT

Les *Mussaendeae* ont le plus souvent un fruit charnu. C'est le cas chez *Mussaenda*, *Sabicea*, *Stipularia*, *Pauridiantha*. Il s'agit de baies succulentes, souvent très colorées, jaunes, rouges ou blanches. Chez *Sabicea venosa* Benth., le fruit est extérieurement de couleur terne, grisâtre; mais la pulpe, par contre, est d'une brillante couleur pourpre,

Toutes ces baies sont consommées par les animaux, qui disséminent les graines, très petites et très nombreuses, qu'elles contiennent.

Cependant, l'endozoochorie n'est pas constante dans la tribu: les genres *Pseudomussaenda*, *Sacosperma*, *Heinsia*, et *Temnopteryx* ont un fruit sec capsulaire.

A l'exception du cas particulier de *Stipularia*, le pourcentage de fructification est généralement très fort dans la tribu. Ceci contraste avec de nombreuses autres *Rubiaceae* et, d'une façon générale, avec beaucoup d'autres plantes tropicales.

Cas particulier de Stipularia africana P. de Beauv.

L'inflorescence du genre *Stipularia* est très particulière, car les bractées qui l'entourent à la base sont soudées en un involucre tubulaire, atteignant 4 cm de longueur, et coloré de rose dans ses parties hautes. La plante porte un involucre à chaque nœud et tous ces involucre, dressés verticalement avec l'ouverture vers le ciel, sont entièrement remplis à chaque pluie.

L'inflorescence, très contractée, qui est fixée au fond de l'involucre, effectue tout son développement dans l'eau. La fleur se développe sous l'eau: ce n'est qu'au moment de l'anthèse qu'elle s'allonge considérablement et vient s'épanouir au-dessus de la surface. Une seule inflorescence comprend plusieurs dizaines de boutons, mais la floraison est très éche-

lonnée dans le temps et il est rare de voir plus de deux à trois fleurs épanouies simultanément dans un involucre. Aussi l'involucre lui-même a-t-il une existence relativement longue, dépassant largement un mois.

Les très jeunes involucre contiennent de l'eau quasiment pure. Par la suite, lorsque la floraison a commencé, on y trouve des débris végétaux abondants (corolles fanées, grains de pollen, débris divers apportés par les fourmis, etc...). L'involucre se remplit progressivement d'une vase de plus en plus abondante. Dans les vieux involucre, lorsque les fruits sont formés, on ne trouve plus d'eau, mais seulement de la vase humide de couleur noire. L'involucre peut alors contenir des graines en germination, parfois même des plantules déjà bien développées, provenant par exemple des arbres qui surplombent le *Stipularia*.

En septembre 1960, nous avons étudié la microflore et la microfaune des marécages inflorescentiels des *Stipularia* d'Adiopodoumé, en basse Côte-d'Ivoire. La liste que nous en donnons ici ne concerne que les organismes les plus communs :

Microfaune : Rotifères; Ciliés d'espèces diverses; Nématodes; Zooflagellés; Thécamoebiens; Crustacés copépodes (Harpacticides); on trouve aussi des larves de Diptères qui pénètrent jusque dans les corolles des fleurs ouvertes. Dans l'involucre âgé on constate une prolifération des Ciliés et des Fagellés, à cause du pourrissement des corolles fanées.

Microflore : Levures; Champignons; Bactéries très nombreuses, surtout dans les vieux involucre; Cryptomonadales (*Chilomonas* sp.); Eugléniens (*Euglena* sp., et une espèce incolore assez rare : *Peranema* sp.); plusieurs espèces de Diatomées; une Cyanophycée extrêmement commune, *Aphanocapsa biformis* A. Br. (ordre des Chroococcales).

Le jeune fruit commence son développement dans l'eau; puis son pédoncule s'allonge et le fruit mûr émerge de la vase contenue dans l'involucre.

Une des caractéristiques de la biologie de cette espèce est le très faible pourcentage de fructification. Un seul involucre de *Stipularia africana* contient plusieurs dizaines de fleurs : cependant il est fréquent qu'il ne produise aucun fruit, et il est rare qu'il en donne plus de trois.

De plus, la fertilité est très faible; alors que l'ovaire contenait plusieurs centaines d'ovules, le fruit ne contient généralement pas plus de quelques dizaines de graines, et parfois même beaucoup moins. Toutefois, ces quelques graines germent très rapidement et avec la plus grande facilité.

Ce très mauvais rendement de la reproduction sexuée chez cette plante s'explique probablement par le fait que les fleurs se développent dans un milieu liquide en semi-putréfaction.

De toutes façons, ce cas est isolé parmi les *Mussaendae*, et suffisamment remarquable du point de vue biologique pour que nous ayons cru bon d'y insister un peu.

La planche 9 est consacrée au *Stipularia africana* P. de Beauv.

E. LES GRAINES, LA GERMINATION

Les *Mussaendeae* ont des graines très petites, ne dépassant pas habituellement 1 mm de long, souvent de formes cubiques ou plus ou moins irrégulières; ceci est dû au fait que les ovules, très nombreux et juxtaposés sur les placentas, se compriment les uns les autres lors de la formation du fruit.

Les téguments séminaux, bruns ou dorés, sont ornementés de fines stries parallèles ou de reliefs polygonaux.

Les *Mussaendeae* ont toutes des graines albuminées.

Un des caractères les plus nets de la biologie des *Mussaendeae* semble être la faculté qu'ont les graines de germer très rapidement. Nous ne pouvons affirmer que ce soit un caractère constant car nous n'avons pas pu recueillir les fruits mûrs de toutes les espèces étudiées. Mais, à chaque fois que cela a été possible, nous avons constaté qu'il suffisait de prélever les graines dans le fruit et de les poser sur un buvard humide, en atmosphère saturée d'humidité, sans aucun lavage ou dessèchement préalable, pour obtenir une germination parfaite en un temps relativement très court. Exemples :

<i>Mussaenda tristigmatica</i> Cummins.....	15 jours.
<i>Mussaenda chippii</i> Wernham.....	9 jours.
<i>Sabicea venosa</i> Benth.....	16 jours.
<i>Sabicea angolensis</i> Wernham (N. Hallé 1036 Gabon).	11 jours.
<i>Sabicea hierniana</i> Wernham (N. Hallé 991 Gabon)..	12 jours.
<i>Stipularia africana</i> P. de Beauv.....	8 jours.

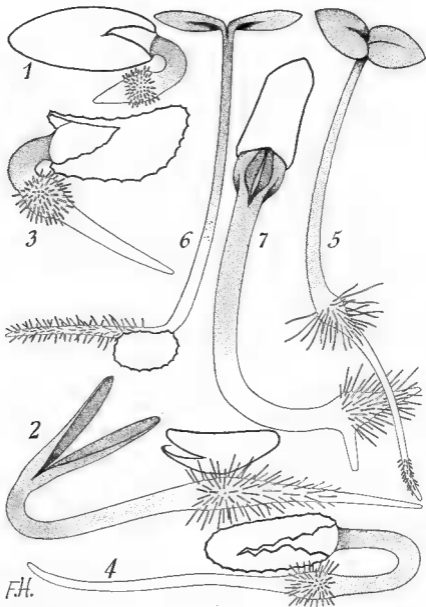
A titre de comparaison, il faut parfois plus de 60 jours pour obtenir la germination des *Hedyotideae* du genre *Oldenlandia*, à moins d'avoir énergiquement desséché les graines au préalable dans un four à infrarouges.

La germination des *Mussaendeae* est épigée (Pl. 10). Les cotylédons ne possèdent pas de stipules visibles.

Les nombres chromosomiques.

L'étude des numérations chromosomiques de la tribu des *Mussaendeae*, met en évidence deux nombres de base principaux : 9 et 11. Le nombre de base 11 est très répandu dans diverses tribus des *Rubiaceae*. Le nombre de base 9 est beaucoup moins fréquent dans cette famille. On le retrouve toutefois dans la tribu des *Hedyotideae*, ce qui est un argument supplémentaire en faveur d'une parenté étroite des *Hedyotideae* et des *Mussaendeae*; il est curieux de constater que les espèces du genre *Oldenlandia* ont très généralement le même nombre diploïde de chromosomes que celles du genre *Sabicea*.

La liste donnée ci-dessous a été établie à l'aide de l'ouvrage de F. Fagerlind (1937) sur la cytologie des *Rubiaceae*, de l'Atlas des nombres chromosomiques des plantes à fleurs de Darlington et Wylie (1955), et de deux articles de S. et G. Mangenot (1957 et 1958).



Pl. 10. — Les germinations : *Stipularia africana* P. de Beauv. (F. Hallé 68) : 1, aspect de la graine huit jours après le prélèvement dans le fruit et la mise en germination; l'albumen est encore visible, longueur de la graine 1 mm; 2, jeune plantule au bout de dix jours. — *Mussaenda chippii* Wernham (F. Hallé 38) : 3-4, aspects des graines neuf jours après le prélèvement dans le fruit et la mise en germination, l'albumen est encore visible, longueur de la graine 0,8 mm; 5, aspect de la jeune plantule treize jours après la mise en germination. — 6, *Mussaenda tristigmatica* Cummins (F. Hallé 21) : aspect de la plantule quinze jours après la mise en germination, longueur de la graine 0,7 mm environ. — 7, *Sabicea venosa* Benth. (F. Hallé 22) : aspect de la plantule seize jours après la mise en germination, longueur de la graine 1 mm. — Remarque : les ornements des téguments séminaux n'ont pas été figurés; leur étude, pour la tribu des *Mussaendeae*, reste encore à faire.

Nombre de base : 9.

<i>Pauridiantha afzelii</i> (Hiern) Brem.	18	(2 × 9)	(Mangenot 1957)
<i>Sabicea lasiocalyx</i> Stapf	36	(4 × 9)	(Mangenot 1958)
<i>Sabicea venosa</i> Benth.	36	(4 × 9)	(Mangenot inéd.)
<i>Stipularia africana</i> P. de Beauv.	36	(4 × 9)	(Mangenot inéd.)

Nombre de base : 11.

<i>Mussaenda chippii</i> Wernham	22	(2 × 11)	(Mangenot 1958)
<i>corymbosa</i>	22	—	(Rhaghavan et R. 1941)
<i>elegans</i> Schum. et Thonn.	22	—	(Mangenot 1958)
<i>erythrophylla</i> Schum. et Thonn	22	—	(Fagerlind 1937)
<i>frondosa</i> L.	22	—	(Fagerlind 1937)
<i>luteola</i> Delile	22	—	(Fagerlind 1937)
<i>pentasemia</i> Fischer	22	—	(Fagerlind 1937)
<i>tristigmatica</i> Cummins	22	—	(Mangenot inéd.)
<i>Heinsia pulchella</i> K. Schum	22	—	(Mangenot inéd.)

Nombre de base : ?

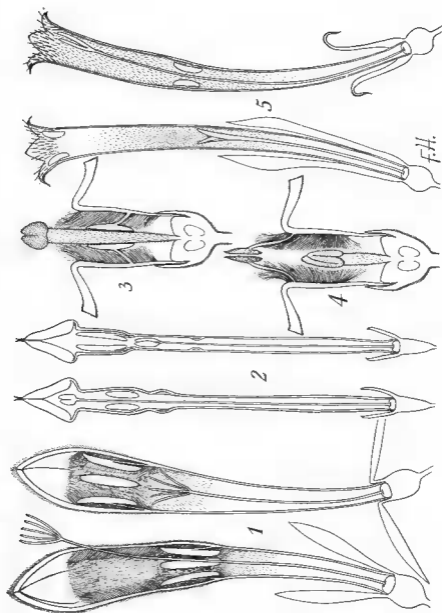
<i>Pseudomussaenda stenocarpa</i> (Hiern) Petit	70	(Fagerlind 1937)
---	----	------------------

Cette liste permet plusieurs remarques intéressantes : elle met en évidence l'homogénéité des nombres chromosomiques dans le genre *Mussaenda* ; elle démontre la parenté du genre *Heinsia* avec le genre *Mussaenda*, parenté que nous avons fait apparaître précédemment à l'aide d'arguments morphologiques et biologiques. Enfin, on remarquera le nombre chromosomique de *Pseudomussaenda* : ce nombre est très différent de celui qui caractérise le genre *Mussaenda*, ce qui montre qu'il n'y a probablement pas de parenté spécialement directe entre ces deux genres.

III. LA BIOLOGIE FLORALE DES MUSSAENDEAE D'AFRIQUE TROPICALE

A. HÉTÉROSTYLIE

Les *Mussaendae* présentent fondamentalement le phénomène de l'hétérostylie. Nous avons constaté cette hétérostylie dans tous les genres et dans toutes les espèces étudiées, et nous la considérons comme l'élément essentiel de la biologie florale de la tribu. Nous avons retrouvé l'hétérostylie chez *Sabicea calycina* Benth., que H. G. Baker (1958) présente comme un cas exceptionnel de *Mussaendae* homostyle : chez cette plante, le style présente des variations de longueur qui sont effectivement un peu plus faibles que chez les autres espèces, mais il y a cependant une hétérostylie parfaitement typique en ce sens que les anthères sont



Pl. 11. — L'hétérostylie : 1, *Sabicea venosa* Benth. (F. Hallé 22) : à gauche, fleur longistyle ; à droite, fleur brevistyle ; hauteur totale de la fleur 22 mm ; 2, *Pseudomussaenda stenocarpa* (Hiern.) Petit : à gauche, fleur longistyle (Tisserant 1050) ; à droite, fleur brevistyle (Thollon 83) ; hauteur totale de la fleur 38 mm, la pilosité interne de la corolle n'a pas été figurée afin de simplifier le dessin : voir la pilosité dans la fleur longistyle (Pl. 7, fig. 6) ; 3-4, *Pauridiantha hirtella* (Benth.) Brem. (F. Hallé 163) ; hauteur totale de la fleur 5-6 mm ; 5, *Sabicea hierniana* Wernh. : à gauche, fleur brevistyle (N. Hallé 844) ; à droite, fleur longistyle (Klaine 1929) ; hauteur totale de la fleur 20 mm. — Remarque : pour l'hétérostylie, voir également pl. 9, fig. 3-4 : l'hétérostylie chez *Stipularia africana* P. de Beauv. et pl. 12, fig. 1-2 : l'hétérostylie chez *Mussaenda elegans* Schum. et Thonn.

insérées, soit dans la gorge (R. P. Klaine 2808), soit au milieu du tube de la corolle (Annet 405).

La planche 11 montre l'hétérostylie dans divers genres de *Mussaendeae*.

Dans son « Étude de la biologie de la reproduction chez les Rubiacées de l'Ouest africain », Baker rend compte d'expériences de cultures faites sur des parcelles composées de pieds tous longistyles, ou tous brévistyles, chez différentes espèces du genre *Mussaenda*: dans tous les cas, il ne se forme jamais de fruits. Il s'agit donc bien d'une hétérostylie véritable; on sait, en effet, que l'hétérostylie rend indispensable la pollinisation croisée entre les pieds brévistyles et les pieds longistyles. Les parcelles contenant, en mélange, les deux types de pieds, donnent des fruits en abondance.

La pollinisation croisée est assurée par les insectes. Baker suggère que, chez certaines espèces de *Mussaendeae* (*M. elegans* Schum. et Thonn., *M. erythrophylla* Schum. et Thonn.) possédant des appareils vexillaires de couleur rouge, les oiseaux pourraient également jouer un rôle dans la pollinisation; mais, comme il le fait remarquer lui-même, personne n'a jamais signalé d'oiseaux visitant ces plantes, alors qu'on y rencontre fréquemment des insectes, en particulier des papillons.

Les fleurs des *Mussaendeae* présentent tous les attributs des fleurs entomogames, tels qu'ils ont été précisés par P. Jaeger (1959). Lorsqu'elles sont solitaires, ou groupées en inflorescences pauciflores, elles sont fréquemment de grande taille et brillamment colorées. Lorsqu'elles sont de taille plus réduite, elles sont groupées en inflorescences fournies, présentant parfois un appareil vexillaire spécialisé, visible de très loin, ou bien elles contiennent du nectar et sont fort odorantes.

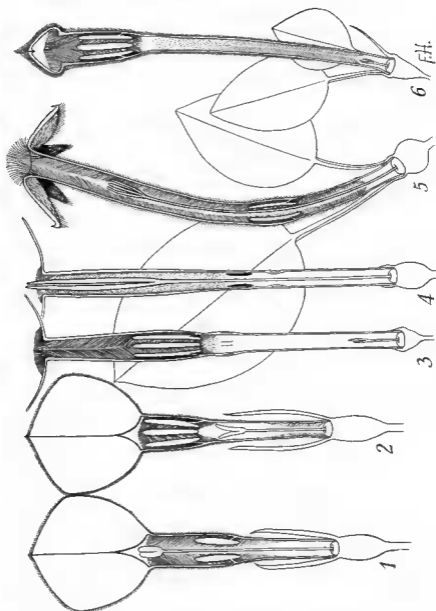
B. ÉVOLUTION DE L'HÉTÉROSTYLIE VERS LA DIOÉCIE

Nous avons constaté une dioécie typique dans deux genres de *Mussaendeae* africaines : *Mussaenda* et *Temnopteryx*.

La dioécie a été signalée et décrite par H. G. Baker chez deux espèces de *Mussaenda* (*M. chippii* Wernham, *M. tristigmatica* Cummins) : dans la fleur brévistyle les anthères, insérées dans la moitié supérieure du tube de la corolle, sont très développées et remplies d'un pollen abondant; le style n'a que quelques millimètres de long, avec des lobes stigmatiques très réduits (Pl. 12, fig. 3).

Dans la fleur longistyle, les anthères, insérées dans la moitié inférieure du tube de la corolle, sont beaucoup plus courtes, aplaties, et se dessèchent sans s'ouvrir; le style est long et les lobes stigmatiques, très développés, dépassent hors de la touffe de poils brillamment colorés qui ferme la gorge de la corolle (Pl. 12, fig. 4).

Les pieds portant les fleurs brévistyles ne donnent jamais de fruits. Par contre, les pieds portant les fleurs longistyles fructifient abondamment. Il s'agit donc bien d'une véritable dioécie; les peuplements naturels présentent des pieds ♂ et des pieds ♀ distincts.



Pl. 12. — L'évolution de l'hétérostylie vers la diécie : *Mussaenda elegans* Schum. et Thonn. (F. Hallé 159) : 1, coupe longitudinale de la fleur longistyle, longueur du tube de la corolle 20 mm ; 2, coupe longitudinale de la fleur brévistyle. — *Mussaenda chippii* Wernham (F. Hallé 38) : 3, coupe longitudinale de la fleur ♂, longueur du tube de la corolle 25 mm ; 4, coupe longitudinale de la fleur ♀. — *Ternstroemia sericea* Hook. f. ; 5, coupe longitudinale de la fleur ♀ (Thollon 60), longueur du tube de la corolle 24 mm ; 6, coupe longitudinale de la fleur ♂ (Le Testu 2165).

Dans le genre *Mussaenda* nous avons retrouvé ce mécanisme floral chez les dix espèces suivantes :

<i>Mussaenda afzelii</i> Don	(♀ Miquel 5)	(♂ Pobéguin 1296).
<i>chippii</i> Wernham	(cité par Baker 1958)	(Pl. 12, fig. 3 et 4).
<i>debeauxii</i> Wernham	(♀ Debeaux 384 bis)	(♂ Debeaux 384).
<i>grandiflora</i> Benth.	(♀ F. Hallé 115)	(F. Hallé 115 bis).
<i>insertiana</i> D. C.	(♀ F. Hallé 84)	(♂ F. Hallé 37).
<i>macrosiphon</i> Wernham	(♀ Le Testu 1944 bis)	(♂ Le Testu 1944).
<i>nannanii</i> Wernham	(♀ non observé)	(♂ Louis 2049).
<i>soyauxii</i> Büttner	(♀ Mgr. Leroy SN)	(♂ Soyaux 367).
<i>tenuiflora</i> Benth	(♀ Preuss 1165)	(♂ Zenker 1157).
<i>tristigmatica</i> Cummins	(cité par Baker 1958).	

Nous avons en outre constaté une dioécie tout à fait semblable chez :
Temnopleyryx sericea Hook. f. (♀ Thollon 60) (♂ Le Testu 2165).
 (Pl. 12, fig. 5 et 6).

Essai d'interprétation.

Nous approuvons entièrement Baker lorsqu'il écrit que la dioécie des *Mussaenda* s'est développée à partir de l'hétérostylie et qu'elle n'est qu'un cas particulier de cette hétérostylie, de règle chez les *Mussaendae*. Comme il le fait remarquer, les botanistes possèdent maintenant un exemple convaincant à l'appui de l'opinion de Charles Darwin qui postulait, comme une règle générale, que l'hétérostylie n'est qu'une étape transitoire entre l'hermaphroditisme et la dioécie (1877)¹.

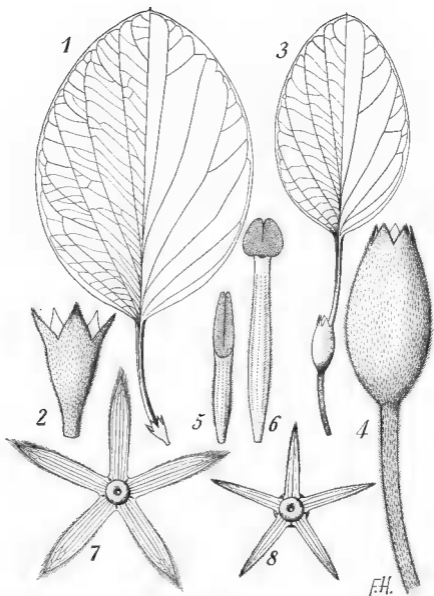
Reprenant et complétant les idées de Baker, nous envisageons ainsi le passage de l'hétérostylie à la dioécie chez les *Mussaendae*:

Le phénomène de l'hétérostylie est apparu dans toutes les espèces de ce groupe. Mais cette hétérostylie n'a pu se stabiliser que dans les espèces qui ont une corolle relativement courte, non obstruée par la pilosité interne. Dans ces conditions en effet, les organes sexuels à position basse (anthères des fleurs longistyles, stigmates des fleurs brévistyles) restent facilement accessibles aux insectes pollinisateurs, et leur fonctionnement demeure possible. C'est le cas des genres *Sabicea*, *Stipularia*, *Ecpoma*, *Pauridiantha*.

Par contre, dans les genres qui ont un tube corollin spécialement long et étroit, intérieurement garni d'une pilosité très abondante, les

1. A propos du *Stipularia ajricana* P. de Beauv., nous avons fait une remarque qui nous paraît intéressante, mais que nous ne pouvons pas présenter comme un résultat certain, faute d'avoir pu l'étayer d'un nombre suffisant d'observations :

Il nous a semblé que les fruits provenant des pieds à fleurs longistyles contenaient un plus fort pourcentage de bonnes graines que les fruits provenant des pieds à fleurs brévistyles. Si cette constatation correspond à une réalité, nous serions donc en présence d'un véritable intermédiaire entre la simple hétérostylie et la dioécie des *Mussaenda*. Mais encore une fois, nous ne la formulons qu'à titre d'indication, faute d'avoir pu observer un matériel suffisant.



Pl. 13. — L'influence de l'hétérostylie sur la morphologie florale : *Mussaenda chippii* Wernham (F. Hallé 38) : 1, sépale attractif du pied ♂; largeur maximum 50 à 60 mm; 2, ovaire et pédoncule d'une fleur ♂, longueur des lobes du calice 3 mm; 3, sépale attractif du pied ♀, largeur maximum 30 à 40 mm; 4, ovaire et pédoncule d'une fleur ♀, longueur des lobes du calice 2 mm. — *Pauridiantha hirtella* (Benth.) Brem. (F. Hallé 163); 5, style et stigmates de la fleur brévistyle, longueur totale 3 mm; 6, style et stigmates de la fleur longistyle, longueur totale 4,5 mm. — *Sabicea venosa* Benth. (F. Hallé 22) : 7, calice de la fleur brévistyle vu par-dessus, les lobes sont 5-nervés et longs de 5-6 mm; 8, calice de la fleur brévistyle vu par-dessus, les lobes sont 3-nervés et longs de 4-5 mm.

organes sexuels à position basse restent totalement inaccessibles; leur fonctionnement est impossible, et d'une génération à l'autre, ils finissent par s'atrophier : les fleurs longistyles deviennent ♂ stériles et les fleurs brévistyles deviennent ♀ stériles; la dioécie est alors réalisée. C'est le cas du *Temnopteryx* et des espèces du genre *Mussaenda* citées plus haut. Dans les fleurs ainsi devenues ♀ stériles, les ovules ne se développent que de façon très imparfaite et l'ovaire est de taille réduite et de forme aplatie. Dans les fleurs ♂ stériles au contraire, les ovules ont un développement normal : les ovaires sont volumineux, de forme renflée ou même globuleuse.

La coexistence d'espèces hétérostyles et d'espèces dioïques dans le genre *Mussaenda* s'interprète aisément, si on admet cette théorie du passage de l'hétérostyle à la dioécie : l'hétérostyle n'a pas pu se stabiliser dans les espèces à tubes corollins très longs ou très étroits : (25 mm chez *M. chippii* Vernham, 30 mm chez *M. tristigmatica* Cummins, 40 mm chez *M. isertiana* D. C.), et ces espèces ont évolué vers la dioécie.

Par contre, l'hétérostyle a pu se stabiliser dans les espèces à tubes corollins relativement plus courts ou plus larges : (20 mm chez *M. arcuata* Poir., 20 mm chez *M. elegans* Schum. et Thonn., 20 mm chez *M. erythrophylla* Schum. et Thonn.)

C. INFLUENCE DE L'HÉTÉROSTYLIE (OU DE LA DIOÉCIE) SUR LA MORPHOLOGIE FLORALE.

Chez beaucoup de *Mussaendeae*, l'hétérostyle n'intéresse pas seulement la longueur du style et des filets staminaux : elle est associée à d'autres caractères intéressant la morphologie inflorescentielle ou florale de ces plantes. Cette influence profonde de l'hétérostyle montre à quel point ce mécanisme floral est fondamental dans la tribu.

Nous donnons ici une liste des organes dont la morphologie est corrélative de l'hétérostyle et qui, par conséquent, présentent des différences morphologiques suivant qu'ils appartiennent à un pied longistyle ou à un pied brévistyle :

a. CALICE

Chez *Sabicea venosa* Benth., nous avons constaté que les sépales des fleurs brévistyles étaient sensiblement plus longs et plus larges que ceux des fleurs longistyles (Pl. 13, fig. 7 et 8).

Ceci se retrouve exactement dans le genre *Mussaenda*, par exemple chez *M. tristigmatica* Cummins; et cette observation vaut aussi bien pour les sépales « normaux » que pour les sépales pétaloïdes du pourtour de l'inflorescence. Avec un peu d'habitude on arrive à reconnaître de loin si un pied de *Mussaenda* est ♂ ou ♀, les pieds ♂ ayant des sépales pétaloïdes nettement plus développés (Pl. 13, fig. 1 et 3).

b. COROLLE

Chez *Mussaenda chippii* Wernham, la corolle de la fleur ♂ est plus longue et surtout beaucoup plus grêle, que celle de la fleur ♀. De même,

chez *Mussaenda elegans* Schum. et Thonn., la corolle de la fleur brévistyle est plus allongée et plus étroite que celle de la fleur longistyle.

c. STIGMATES

Chez *Pauridiantha hirtella* (Benth.) Brem., le stigmate est capité, presque globuleux, dans la fleur longistyle, alors qu'il est effilé et nettement bilobé dans la fleur brévistyle (Pl. 13, fig. 5 et 6). D'après Petit (1954) ceci se retrouve exactement dans le genre *Pseudomussaenda*.

d. VOLUME DE L'OVAIRE

Chez *Temnopteryx sericea* Hook. f., et dans toutes les espèces dioïques du genre *Mussaenda*, l'ovaire des fleurs ♂ s'est atrophié : il est de taille très réduite, parfois presque totalement absent. Dans les fleurs ♀, par contre, l'ovaire est de taille normale, bien visible même sur le très jeune bouton (Pl. 13, fig. 2 et 4). Il y a là, à nouveau, un caractère très sûr et très commode pour déterminer si un pied de *Mussaenda* est ♂ ou ♀.

e. PÉDONCULE FLORAL

Chez *Mussaenda chippii* Wernham, le pédoncule floral des fleurs ♀ a 5 à 10 mm de long, tandis que les fleurs ♂ sont pratiquement sessiles (Pl. 13, fig. 2 et 4).

f. INFLORESCENCE

Chez beaucoup d'espèces dioïques du genre *Mussaenda* les inflorescences ♂ sont beaucoup plus fournies que les inflorescences ♀. Mais c'est dans la genre *Temnopteryx* que les inflorescences présentent les différences les plus nettes suivant le sexe.

Chez *Temnopteryx sericea* Hook. f., les inflorescences du pied ♀ sont pauciflores et sessiles : les fruits se trouvent toujours insérés au ras de la tige. Les inflorescences ♂, par contre, sont très fournies et assez longuement pédonculées, les pédoncules d'inflorescences ayant jusqu'à 3 cm de long.

IV. CONCLUSIONS

Nettement individualisée par toute une série de caractères morphologiques et biologiques constants (plantes vivaces à écologie assez uniforme, forme foliaires et florales comparables sinon identiques, hétérostylie et entomogomie constantes, graines à germination rapide, etc...) la tribu des *Mussaendeae* nous semble présenter, malgré sa diversité, une homogénéité profonde et une originalité remarquable.

Toutefois, un certain nombre de ses représentants présentent des caractères qui les apparentent de très près à la tribu des *Hedyotideae*, au point que quelques genres peuvent être considérés comme de véritables intermédiaires entre ces deux tribus, certainement très affines. En fait, nous considérons les *Hedyotideae* comme une branche évoluée des *Mussaendeae*, ce qui est confirmé par la prépondérance, dans la tribu des *Hedyo-*

lideae, de plantes à ports herbacés, à écologie très large, à cycle biologique souvent extrêmement court.

Nous espérons que ce travail pourra aider à la compréhension de ce secteur des *Rubiaceae*, et apporter quelques arguments au botaniste qui voudrait entreprendre une révision générale des tribus de cette famille immense et encore si mal connue.

BIBLIOGRAPHIE

- 1837 SCHLEIDEN M. J. — Einige Blicke auf die Entwicklungsgeschichte der vegetabilischen organismus bei den Phanerogamen. *Wiegmanns Archiv.*, 3 : 289-320.
- 1878 DARWIN C. — Les différentes formes de fleurs dans les plantes de la même espèce. Trad. E. Heckel, C. Reinwald. Paris.
- 1902 LLOYD F. E. — The comparative morphology of the *Rubiaceae*. *Mem. Torrey Bot. Club.*, 8 : 1-112.
- 1914 WERNHAM H. F. — A monograph of the genus *Sabicea*. London, British Museum.
- 1936 DE WILDEMAN E. — Intersexualité, unisexualité chez quelques Phanérogames. Bruxelles.
- 1937 FAGERLIND F. — Embryologische, zytologische und bestäunungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme. *Acta Horti Bergiani.*, 11 : 195-470.
- 1941 BREMEKAMP C. E. B. — Ist die Gattung *Urophyllum* Wall. in Afrika vertreten? *Engl. Bot. Jahr.*, 71 : 200-227.
- 1941 RHAGAVAN T. S. et RANGASWAMY K. V. — *J. Indian bot. Soc.* 20 : 341.
- 1950 MAHESHWARI P. — An introduction to the embryology of angiosperms. New-York Toronto London.
- 1952 BREMEKAMP C. E. B. — The african species of *Oldenlandia* L. *sensu* Hiern et K. Schumann. *Verhand. Konin. Nederl. Akad.*, XLVIII, 2.
- 1952 VERDCOURT B. — The identity of *Ophiorrhiza lanceolata* Forsk. *Kew Bull.*, 3-1951 : 377-380.
- 1953 TROUPIN G. et PETIT E. — *Pseudomussaenda* Wernham au Congo Belge. *Bull. Jard. Bot. Etat Braz.*, XXII, 3-4.
- 1953 VERDCOURT B. — A revision of certain african genera of herbaceous *Rubiaceae*. V. A revision to the genus *Pentas* Bentham together with a key to related genera. *Bull. Jard. Bot. Etat Braz.*, III et IV : 237-371.
- 1954 PETIT E. — A propos de *Mussaenda stenocarpa* Hiern. *Bull. Jard. Bot. Etat Braz.*, XXIV, 4.
- 1955 DARLINGTON C. D. et WYLIE A. P. — Chromosome Atlas of flowering plants. Allen and Unwin, Ltd., London.
- 1957 MANGENOT S. et MANGENOT G. — Nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones et Monocotylédones d'Afrique Occidentale. *Bull. Jard. Bot. Etat Braz.*, XXVII : 639-654.
- 1958 BAKER H. G. — Studies in the reproductive biology of West African *Rubiaceae*. *Journ. W. Afr. Sci. Ass.*, IV, 1 : 9-24.
- 1958 HEPPER F. N. — *Sabicea* Aubl. and *Stipularia* Beauv. (*Rubiaceae-Mussaendeae*) in Tropical Africa. *Kew Bull.*, 2-1958 : 289-294, fig. 1-4.
- 1958 MANGENOT S. et MANGENOT G. — Deuxième liste de nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones et Monocotylédones d'Afrique Occidentale. *Bull. Jard. Bot. Etat Braz.*, XXVIII : 316-329.
- 1958 VERDCOURT B. — Remarks on the classification of the *Rubiaceae*. *Bull. Jard. Bot. Etat Braz.*, XXVIII, 3 : 209-290.
- 1959 JAEGER P. — La vie étrange des fleurs. Paris.
- 1960 SCHNELL R. — Note sur le genre *Cephaelis* et le problème de l'Évolution parallèle chez les Rubiacées. *Bull. Jard. Bot. Etat Braz.*, XXX, 3 : 357-373.

RÉFÉRENCES D'HERBIERS

Tous les échantillons cités appartiennent aux collections du Muséum de Paris.

TABLE DES MATIÈRES

I. — Introduction et limites de la tribu des <i>Mussaendeae</i>	266
II. — Caractéristiques générales des <i>Mussaendeae</i> d'Afrique Tropicale.	
A. Écologie, port.....	269
B. Feuilles, anisophyllie et stipules.....	271
C. Morphologie florale.	
1. Le calice.....	273
2. La corolle, la préfloraison.....	277
3. L'androcée.....	279
4. L'ovaire.....	281
D. Le fruit.....	284
E. Les graines, la germination.....	287
III. — La biologie florale des <i>Mussaendeae</i> d'Afrique Tropicale.	
A. L'hétérostylie.....	289
B. Évolution de l'hétérostylie vers la dioécie.....	291
C. Influence de l'hétérostylie (ou de la dioécie) sur la morphologie florale.....	295
IV. — Conclusions.....	296