

Analyse de la répartition géographique des Malpighiaceae d'après les caractères du pollen et de la pollinisation

D. LOBREAU-CALLEN*

RÉSUMÉ

Une étude comparative du pollen et de la pollinisation des Malpighiaceae montre que les genres de l'Ancien Monde sont dérivés de ceux d'Amérique du Sud. Ils sont représentés sur ces continents depuis le Crétacé. En Amérique du Sud il y a eu coadaptation entre les caractères du pollen et les insectes pollinisateurs strictement représentés sur ce continent et donc diversifiés postérieurement à l'élargissement de l'Atlantique (Tertiaire).

Les caractères polliniques des Malpighiaceae permettent les rapprochements avec ceux des pollens des autres familles des Polygalales; ils se rapprochent palynologiquement des Euphorbiaceae d'une part et des Légumineuses comme des Rutales-Sapindales d'autre part.

ABSTRACT

ANALYSIS OF THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF MALPHIGIACEAE USING POLLEN AND POLLINATION CHARACTERS

A comparative study of pollen and pollination in the family Malpighiaceae shows that the genera of the Old World are derived from those in South America. They have existed on the continents involved since the Cretaceous.

In South America there is coadaptation between the pollen characters and the pollinating insects present only on this continent and subsequently diversified after the enlargement of the Atlantic in the Tertiary.

Pollen characters of the Malpighiaceae show affinities with those of other families of the Polygalales. Palynologically, Malpighiaceae approaches Euphorbiaceae on the one hand, and Leguminosae and Rutales-Sapindales on the other.

INTRODUCTION

La famille pantropicale des Malpighiaceae est largement répandue en Afrique et à Madagascar, dans les régions tropicales et subtropicales, où elle est représentée par une quinzaine de genres.

Les Malpighiaceae présentent plusieurs caractères morphologiques qui varient d'un genre à l'autre: nombre de pièces florales avec en particulier une tendance à la zygomorphie et à la réduction du nombre d'étamines, fleurs chasmogames et cléistogames (Niedenzu, 1928; Anderson, 1980), acquisition de glandes calicinales sécrétrices d'huiles (Vogel, 1974), nombreux types polliniques (Lobreau 1966 à 1968, Lobreau-Callen, 1974-1975). De même certains caractères cytologiques sont différents selon les genres: type de noyau, nombre chromosomique (Fouët, 1966; McBryde, 1970). La pollinisation des Malpighiaceae est effectuée par des Hyménoptères et Vogel montrait en 1974 qu'il y a "coévolution" entre les caractères: morphologie florale — insectes pollinisateurs.

A la lumière de ces données nous allons tenter de préciser les rapports susceptibles d'exister avec la morphologie pollinique.

Plusieurs classifications des Malpighiaceae sont actuellement en présence. La première est celle de Niedenzu (1890) reprise par Arènes (1959) où la famille est scindée en deux sous-familles:

Les *Pterygophorae* avec quatre tribus:

— Les *Hiraeae* avec les *Mascagniniinae* pour les genres du Nouveau Monde, en général, et les *Aspidopteryginae* pour les espèces de l'Ancien Monde,

— Les *Banisterieae* avec les *Banisteriinae* pour les genres du Nouveau Monde, en général, et les *Sphedamnocarpinae* pour ceux de l'Ancien Monde,

— Les *Tricomarieae* intégralement sud-américaines,

— Les *Rhynchophoraeae* avec un seul genre à Madagascar.

Les *Apterygiae*, sous-famille sud-américaine, sont également divisées en deux tribus:

— Les *Galphimieae* avec les *Galphimiinae* et les *Bunchosiae*,

— Les *Malpighieae* avec les *Malpighiinae* et les *Byrsonimiinae*.

Cette classification a été modifiée par Niedenzu en 1928 où les *Planitorae* remplacent les *Apterygiae* et les *Pyramidotoraee*, les *Pterygophorae*. Pour Norton (1968) les noms proposés par Niedenzu ne sont pas valables et il propose les *Malpighioideae* pour les *Planitorae* et les *Gaudichaudioideae* pour les *Pyramidotoraee*. Plus récemment Anderson (1978) proposait une nouvelle classification malheureusement partielle encore à ce jour. Il rassemble les genres à fruits véritablement aptères dans la sous-famille des *Byrsonimoideae* et pense rapprocher des *Gaudichaudioideae* les genres *Bunchosia*, *Clonodia*, *Dicella*, *Heladena*, *Malpighia*, *Thryallis* généralement classés parmi les genres à fruits totalement aptères, alors qu'en fait ces derniers sont dérivés de fruits ailés.

* CNRS LA 218, Laboratoire de Phanérogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle et de Phytomorphologie de l'EPHE, 16 rue Buffon, 75005, Paris, France.

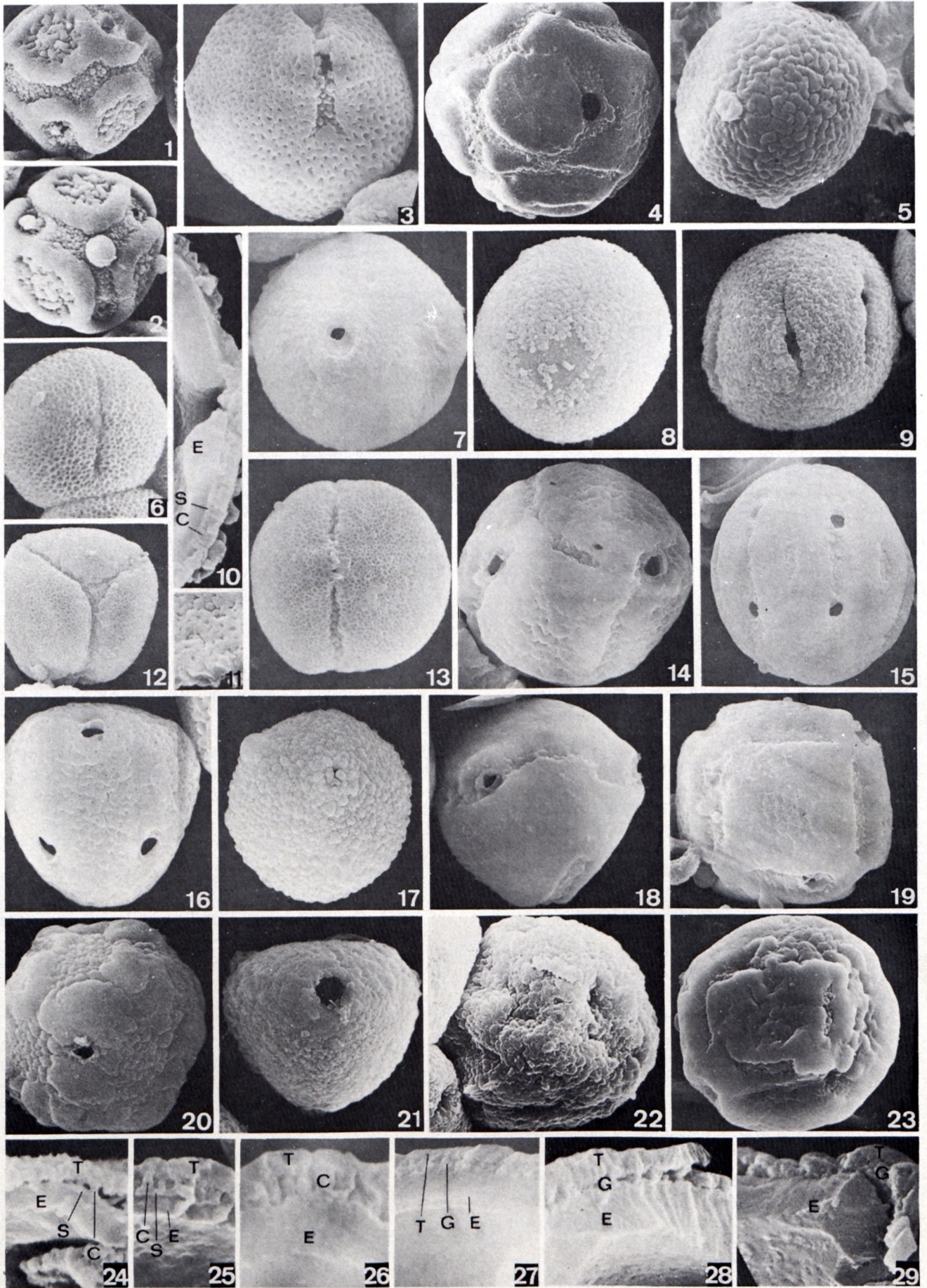


FIG. 1 (Opposite page).—1—2, *Aspicarpa linearifolia* (St. Hil.) Ndz.: 1, grain cubique dont l'axe polaire est vertical, $\times 720$; 2, vue polaire, $\times 720$. 3, *Lophanthera lactescens* Duke, aperture, $\times 3\ 000$. 4, *Malpighia galeottiana* A. Juss. pore et sillons vestigiaux, $\times 1\ 000$. 5, *Bunchosia media* DC., pores, $\times 2\ 000$. 6, *Byrsonima* sp., aperture, $\times 3\ 000$. 7, *Heladena bunchosioides* (A. Juss.) A. Juss., endoaperture et pore vestigial, $\times 2\ 000$. 8, *Rhynchophora humberitii* J. Ar., $\times 2\ 000$. 9, *Echinopterys eglanulosa* (A. Juss.) Small, disposition des endoapertures sur une spirale subéquatoriale, $\times 2\ 000$. 10, *Lophanthera lactescens* Duke, coupe longitudinale de l'exine au niveau d'une aperture complexe, endexine perforée, épaissie autour de l'endoaperture, $\times 4\ 800$. 11, *Rhynchophora humberitii* J. Ar., endexine endosculptée, $\times 4\ 000$. 12, *Rhynopterys kerstingii* (Engl.) Ndz., vue polaire, syncolpie, $\times 2\ 000$. 13, *Acridocarpus humberitii* J. Ar., apertures, $\times 3\ 000$. 14, *Peixotoa jussieuana* Mast., pores et sillons vestigiaux, $\times 1\ 000$. 15, *Tricomaria usilo* Guill. ex Hook. & Arn., 2 pores par sillons vestigiaux et brefs sillons vestigiaux dans chaque intercolpium. 16, *Triaspis hispida* Pierre ex Badré, au centre, facette avec un tectum rugulé, sur les côtés, facettes avec un tectum perforé, $\times 1\ 000$. 17, *Sphedamocarpus angolensis* (A. Juss.) Planch., pore, $\times 1\ 000$. 18, *Tetrapterys citrifolia* Pers., vue polaire d'un grain triporé avec des sillons vestigiaux, $\times 2\ 000$. 19, *Gaudichaudia cynanchoides* H.B.K. (fleur chasmogame), intercolpium, $\times 2\ 000$. 20, *Hiptage madablota* Gaertner, pore de face et épaississements, $\times 1\ 500$. 21, *Tristellateia africana* S. Moore, pore, $\times 2\ 000$. 22, *Aspicarpa hartwegiana* A. Juss. (fleur cleistogame), $\times 1\ 300$. 23, *Gaudichaudia cynanchoides* H.B.K. (fleur cleistogame), $\times 1\ 000$. 24—29, structure de l'exine chez: 24, *Rhynopterys kerstingii* (Engl.) Ndz., $\times 10\ 000$; 25, *Echinopterys eglanulosa* (Juss.) Small, $\times 10\ 000$; 26, *Peixotoa jussieuana* Mast., $\times 10\ 000$; 27, *Tricomaria usilo* Guill. ex Hook. & Arn., $\times 6\ 000$; 28, *Banisteriopsis elegans* (Tr. & Pl.) Sander subsp. *cordata* (Ndz.) Sander var. *pulcherrima* Sander, $\times 10\ 000$; 29, *Hiptage madablota* Gaertner, $\times 8\ 000$. (C = columelle; E = endexine; G = grains; S = sole; T = tectum.)

Notre travail est présenté en utilisant la classification de Niedenzu de 1890, mais dans un chapitre spécial nous discuterons nos résultats avec ceux d'Anderson.

CARACTÈRES POLLINIQUES

Les pollens des Malpighiaceae ont fait l'objet de nombreuses études souvent fragmentaires (cf. Index bibliographique, Thanikaimoni, 1972—1980). Depuis (1966) nous avons étudié le pollen des Malpighiaceae d'Afrique et de Madagascar tant au microscope photonique qu'au microscope électronique à balayage; grâce à l'observation de pollen au stade tétrade il nous a été possible d'orienter les eumonades des Malpighiaceae: les ectoapertures sont fréquemment syncolpées et (ou) parasyncolpées surtout lorsqu'elles sont vestigiales et ont une symétrie cubique; les endoapertures sont toujours subéquatoriales, souvent sur deux plans parallèles de part et d'autre de l'équateur, et sont disposées selon la loi de Fischer pour l'un des plans et la loi de Garside pour l'autre plan (pollens hexaporés). Les grains inaperturés sont sphériques et leur ornementation comme l'épaisseur de l'exine sont plus réduites à un pôle. Dans cette région, l'intine est plus épaisse. Il s'agit donc de la zone germinative (*Rhynchophora humberitii*, *Microsteira floribunda*, *Digonipterys humberitii**).

Genres d'Amérique

1. Sous-famille Apterygiae

Toutes les fleurs sont chasmogames, le pollen est de deux types, colporé ou poré avec ou sans sillons vestigiaux. Il est tricolporé dans les deux sous-tribus, *Galphimiinae* p.p. (Fig. 2.1 & 2.3) et *Byrsoniminae* p.p. (Fig. 1.6), parfois syncolporé (*Spachea* p.p., sous-tribu *Galphimieae*), parasyncolpé (*Galphimia*, sect. *Cosmogalphimia*). L'ectoaperture peut être large, tendre à être

vestigiale et divisée dichotomiquement aux extrémités (ex. *Lophanthera*, Fig. 1.3).

Les pollens colporés sont réticulés ou microréticulés (*Byrsonima*, Fig. 1.6; *Blepharandra*; *Burdachia*; *Lophanthera*) ou tectés, le tectum étant perforé (*Acmanthera*, *Coleostachys*, *Diacidia*, *Glandonia*, *MacVaughia*, *Pterandra*, *Spachea*, *Verrucularia*), la couche infratectale est columellaire, la sole moins épaisse que l'endexine (Fig. 1.10). Les pollens sont porés avec 4 ou 5 pores subéquatoriaux (*Heladena*, Fig. 1.7) ou 4 (*Thryallis*) ou 6 (*Bunchosia*, Fig. 1.5) pores équidistants. Chez *Clonodia*, *Dicella* (Fig. 2.7—2.9) et *Malpighia* (Fig. 1.4), le pollen présente des sillons vestigiaux. Chez *Heladena* (Fig. 1.7), les sillons vestigiaux sont remplacés par des pores vestigiaux.

Le tectum est aréolé (ex. *Bunchosia*, Fig. 1.5) ou lisse, plus ou moins finement perforé chez *Malpighia* par exemple (Fig. 1.4); la couche infratectale est columellaire (ex. *Thryallis*) ou grenue (*Bunchosia*, *Malpighia*, Larsen & al., 1962). La nexine n'est constituée que d'endexine (ex. *Malpighia*).

En conclusion, chez les *Apterygiae*, les pollens colporés ont une couche infratectale columellaire et un tectum largement perforé (discontinu), les pollens porés avec ou sans sillons vestigiaux ont une couche infratectale grenue ou columellaire. Lorsque cette couche est grenue, le tectum est lisse, rarement perforé (donc continu); lorsque la couche est columellaire, le tectum est largement perforé (donc discontinu).

2. Sous-famille Pterygophorae

(a) Tribu des Tricomariae

Les fleurs sont toutes chasmogames. Les pollens sont tous colporés. Seul *Tricomaria* présente un pollen poré avec de larges sillons vestigiaux lui donnant un aspect colporé (Fig. 1.15). Les endoapertures sont situées sur un plan équatorial chez les grains colporés (ex. *Lasiocarpus*, *Ptilochaeta*) ou disposés selon une spirale subéquatoriale (ex. *Echinopterys*, Fig. 1.9). Chez *Tricomaria* les endoapertures au nombre de 2 par sillon sont disposées sur deux plans. L'exine est réticulée, simplicolumellée et la sole est moins épaisse que l'endexine chez les grains colporés (Fig.

* Les pollens de ces deux genres décrits dans nos travaux antérieurs ne correspondent pas à ceux que nous avons observés lors de nos études récentes. Il s'agissait probablement de contaminations. Chez *Rhynchophora* (fleurs hermaphrodites) le pollen est inaperturé, verruqueux. Chez *Digonipterys*, (étamines mûres d'une fleur femelle ou protogyne) le pollen morphologiquement fertile, est également inaperturé, tecté et perforé ou verruqueux.

1.25). Le tectum est lisse et la couche infratectale grenue repose directement sur l'endexine dans les grains à sillons vestigiaux (Fig. 1.27): *Tricomaria*; *Henleophytum*.

(b) *Tribu des Banisteriae, sous-tribu des Banisteriinae*

Les pollens sont porés et présentent des sillons vestigiaux. Les pollens des fleurs chasmogames sont généralement cubiques (ex. Figs 1.1 & 2.14), parfois sphériques. Selon les espèces du genre *Banisteriopsis*, soit les ouvertures vestigiales sont plus ou moins parallèles entre elles et ramifiées à une ou deux extrémités et les endoouvertures subéquatoriales ou disposées sur deux plans (Fig. 2.4-2.6), soit les ouvertures vestigiales sont placées selon les arêtes d'un cube et les endoouvertures sur deux plans. Le tectum est lisse et perforé ou rugulé au centre des faces du cube (ex. *Aspicarpa*, *Banisteria*, *Peixotoa* Fig. 1.1, 1.2 & 1.14) et la couche infratectale est granulo-columellaire (Fig. 1.26), les columelles étant très irrégulières et ayant l'aspect de gros grains. Le tectum est lisse et la couche infratectale grenue (ex. *Stigmatophyllum p.p.*, *Banisteriopsis p.p.*, Fig. 1.28).

Les pollens des fleurs cléistogames (Fig. 1.23) sont subsphériques et porés. Les sillons vestigiaux sont plus ou moins fermés. Le tectum est lisse ou aréolé et la couche infratectale grenue, la nexine est très épaisse. L'aspect général du pollen paraît être celui des grains dont la maturité de l'exine (*sensu* Rowley & Dahl, 1977) ne serait pas atteinte alors que le gamétophyte était apte à la fécondation. D'ailleurs, dans un tel pollen, l'exine ne semble plus jouer aucun rôle, la germination ayant lieu dans l'anthere.

(c) *Tribu des Hiraeae, sous-tribu des Mascagniinae*

Les caractères des fleurs chasmogames sont comparables à ceux de la sous-tribu précédente. Le pollen est toutefois généralement sphérique, parfois cubique (ex. *Gaudichaudia*, Fig. 1.19) et les sillons vestigiaux sont relativement plus courts ou nettement plus longs et étroits (*Hiraea*). Ils sont parfois absents (ex. *Tetrapterys crispa*, *Hiptage fagifolia*). Le pollen est octocolporé chez *Dinemandra*. L'exine est réticulée, simplicolumellée chez les pollens colporés; le tectum est lisse et la couche infratectale grenue (ex. *Mascagnia macradena*) ou le tectum est perforé et la couche infratectale columellaire (ex. *Hiraea cuneata*) chez les pollens porés. Les pollens des fleurs cléistogames (Fig. 1.22) ont comme dans le cas précédent, une exine immature dont le développement paraît stoppé lorsque la cellule est prête à germer.

En conclusion, comme dans les *Apterygiae*, les pollens colporés ont une couche infratectale columellaire et les pollens porés une couche granulo-columellaire ou grenue.

Genres de l'Ancien Monde

Seules trois tribus des Pterygophorae sont représentées

(a) *Rhynchophorae*

Le pollen sphérique est inaperturé, l'exine est verruqueuse et la couche infratectale columellaire, la nexine est endosculptée (Fig. 1.11).

(b) *Banisterieae*

(i) *Sphedamnocarpiniae*. Le pollen subsphérique est colporé (*Brachylophon*, Asie) ou syncolporé (*Acridocarpus*, Fig. 1.13, *Rhynopteris*, Fig. 1.12, Afrique, Madagascar, Asie). L'exine est mince, réticulée, la couche infratectale columellaire (Fig. 1.24) et la sole moins épaisse que l'endexine.

Le pollen est poré, subsphérique (Fig. 1.17), parfois anguleux (*Ryssopteris*) et l'exine est verruqueuse, tectée, largement perforée ou gemmulée. La couche infratectale est columellaire, la sole peu épaisse et l'endexine très importante.

(ii) *Banisteriinae*. Il y a deux espèces localement représentées dans l'Ouest africain, *Brachypteris ovata* et *Heteropteris leona*, avec un pollen cubique poré à sillons vestigiaux, tectum perforé, couche infratectale columellaire, nexine réduite à l'endexine. Ce pollen est identique à celui des autres espèces de la tribu en Amérique.

(c) *Hiraeae*

(i) *Aspidopteryginae*. Les pollens sont porés avec 4 (*Tristellateia*, Fig. 1.21), 6 (ex. *Triaspis*, Fig. 1.16), ou 6 à 12 pores inégaux (*Hiptage*, Fig. 1.20); les grains sont généralement subsphériques, anguleux, parfois cubiques (Lobreau-Callen, 1967, 1975); l'exine est plus épaisse aux angles des volumes, là où il existe des sillons vestigiaux, dans les genres Américains. Cet épaississement est dû à la couche infratectale columellaire plus haute, avec les milieux des columelles soudés (*Caucanthus*), ou grenue décollée de la nexine (*Hiptage*).

Lorsque l'exine est ornementée (ex. *Microsteira*), le tectum discontinu (ex. *Aspidopterys*), perforé (ex. *Flabellaria*, *Triaspis*), la couche infratectale est columellaire, la sole moins épaisse que l'endexine. Lorsque le tectum est lisse, rarement perforé, la couche infratectale est grenue (Fig. 1.29)

(ii) *Mascagniinae*: un seul genre *Digoniopteris*. Le pollen inaperturé présente les mêmes caractères que celui de *Rhynchophora*.

Chez les *Pterygophorae* de l'Ancien monde, les variations de structure de l'exine sont identiques à celles de toutes les Malpighiaceae du Nouveau Monde.

En conclusion, dans l'ensemble de la famille des Malpighiaceae, le pollen présente des caractères liés: les pollens colporés ont une couche infratectale toujours columellaire. Les pollens porés avec ou sans sillons vestigiaux ont une couche infratectale grenue ou columellaire. Chez ces pollens porés, lorsque l'exine est réticulée ou tectée avec un tectum largement perforé ou réticulé, donc discontinu, la couche infratectale est columellaire. Lorsque l'exine n'est pas ou à peine ornementée, le tectum étant continu, non perforé, lisse ou microstrié, la couche infratectale est grenue.

Dans l'ancien monde, le pollen des Malpighiaceae est celui qui est le mieux orné (tectum discontinu) avec une couche infratectale généralement columellaire, un seul genre ayant un tectum continu et une couche infratectale grenue: *Tristellateia*.

Chez les Malpighiaceae, les pollens porés avec ou sans sillons vestigiaux, à structure infratectale grenue, ont une nexine très épaisse, réduite presque essentiellement à l'endexine. Chez les pollens porés, columellaires, le sole est présente, continue et peu épaisse par rapport à l'endexine.

Les caractères de structure de l'exine sont ceux de nombreuses Polygalales, telles que les *Krameriaceae* (Larson & al., 1962; Larson, 1964; Simpson & Skvarla, 1981). Elle est également comparable à celle des Légumineuses (Ferguson & Skvarla, 1981) et des Rutales (Horner & Lersten, 1971; Lobreau-Callen & al., 1978).

En 1935, Wodehouse signale des sillons vestigiaux dans une famille autre que celle des Malpighiaceae, celle des Mimosaceae. Ce sont ces

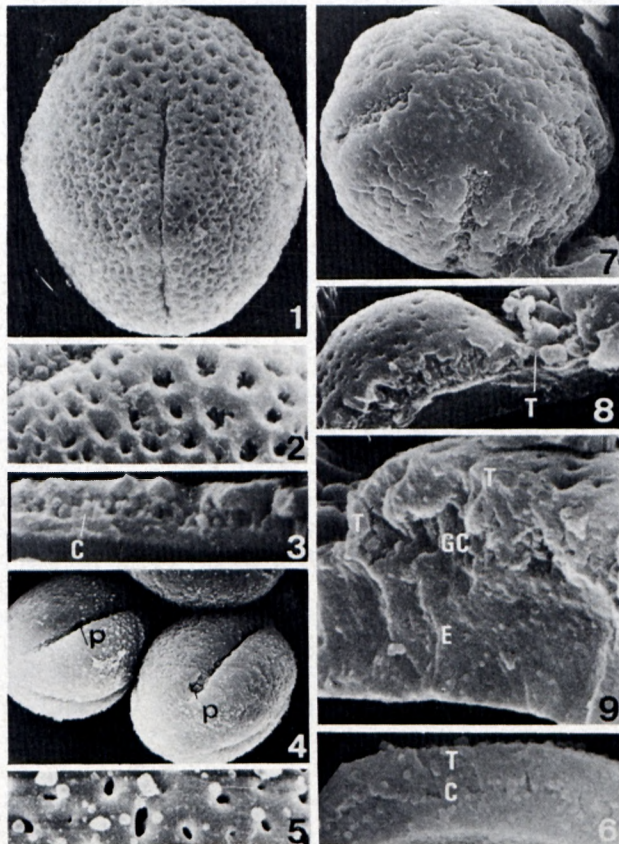


FIG. 2.— 1-3, *Galphimia brasiliensis* Juss. subsp. *australis* Chodat f. *australis* McBryde: 1, apertures complexes, $\times 2\ 000$; 2, réseau avec le mur en forme de toit, terminé par une crête, $\times 5\ 000$; 3, couche infratectale columellaire. 4-6, *Banisteriopsis nitrosiodora* (Griseb.) O'Don & Lourt.: 4, endoaperture (p) avec une disposition variable selon les apertures, $\times 500$; 5, tectum perforé, $\times 5\ 000$; 6, fracture de l'exine, columelles très courtes, $\times 5\ 000$. 7-9, *Dicella bracteosa* (Juss.) Griseb.: 7, vue polaire, tectum finement perforé, $\times 1\ 100$; 8, fracture d'exine au niveau d'un sillon vestigial, membrane aperturale verruqueuse, tectum perforé, couche infratectale granulo-columellaire, $\times 3\ 000$; 9, détail de l'exine vers un sillon vestigial, membrane aperturale due au tectum, $\times 8\ 000$. (C = columelle; E = endexine; G = grains; T = tectum.)

structures que Guinet appelle 'faux sillons' dans cette dernière famille. Chez les Malpighiaceae, la structure des sillons vestigiaux est celle de véritables sillons par la membrane aperturale due au tectum finement verruqueux et par l'absence de la couche infratectale; mais l'endexine n'étant pas modifiée, ces sillons ne jouent aucun rôle harmométagique (Fig. 2.8 & 2.9). Ces sillons sont donc différents des "faux sillons" des Mimosaceae qui correspondent à une interruption du tectum (Guinet & Lugardon, 1976; Guinet, 1981).

Par les variations de structure de l'exine, les Malpighiaceae (Polygalales pourraient être rapprochées des Légumineuses (Rosales) et des Rutales. Ces résultats étayeraient ceux de Dahlgren (1980), les sillons vestigiaux étant un caractère original. Par contre, la spiralisation des endoapertures n'a jamais été observée chez les Légumineuses, ni chez les Rosidae.

En 1960, Emberger rapprochait les Malpighiaceae des Malvales. Dans cet ordre, la spiralisation des apertures est remarquable, mais contrairement à ce qui est observé chez les Malpighiaceae, où seules les endoapertures sont disposées en spirales, la spiralisation affecte l'ensemble des apertures (ectoaperture + endoaperture). Nous pensons donc pour notre part que par le pollen, les ressemblances avec les Malvales ne sont que convergences. Chez les Euphorbiales, la spiralisation des apertures n'affecte que les endoapertures. Il existe donc des rapports palynologiques entre les Malpighiaceae et les Euphorbiaceae; en outre, ces deux familles présentent également des glandes nectarifères extraflorales.

RAPPORTS ENTRE LES POLLENS DES MALPIGHIACEAE DE L'ANCIEN MONDE ET CEUX DU NOUVEAU MONDE

Les pollens colpores de *Brachylophon* ou syncolporés de *Rhinopterys* et d'*Acridocarpus* sont comparables à ceux de la sous-tribu des *Galphimiinae* (*Galphimieae*) dans les *Apterygiae*.

Les pollens porés tétraédriques, réticulés ou tectés, largement perforés de *Flabellariopsis* (*Sphedamnocarpinae*) rappellent ceux de *Thryallis* (*Galphimieae*, sous tribu *Thryallidinae*). Ceux de *Tristellateia* ne se rapprochent de ceux de *Thryallis* que par la symétrie, la forme et la nexine aussi épaisse. Ils s'en distinguent par le tectum lisse reposant sur une couche grenue souvent localement décollée de la nexine.

Les grains hexaporés, columellaires d'*Aspidopterys*, *Calyptostylis*, *Flabellaria*, *Microsteira*, *Philgama*, *Sphedamnocarpus* (espèces malgaches), *Triaspis* sont proches de ceux columellaires de *Bunchosia* dans les *Malpighieae* et de *Thryallis* dans les *Galphimieae*, bien que le nombre de pores ne soit pas le même.

Chez quelques genres africains, tels que *Flabellaria* et *Tristellateia*, le pollen peut présenter occasionnellement des sillons vestigiaux comme c'est le cas chez *Dicella*, *Thryallis*... c'est à dire les deux sous tribus des *Thryallidinae* et des

Malpighiinae à pollen poré avec ou sans sillons vestigiaux des *Apterygiae*.

Dans les trois genres *Caucanthus*, *Rhyssopterys* et *Hiptage* les types polliniques anguleux présentent quelques caractères communs: sexine épaissie au niveau des arêtes, brusquement interrompue au niveau des ouvertures, donnant ainsi à l'ectoouverture l'aspect d'un sillon vestigial transversal aux arêtes. De plus ces épaississements de la sexine ont la même disposition que les sillons vestigiaux des genres américains de la même sous-famille. Ce type pollinique n'existe que dans l'Ancien Monde.

Les pollens avec 12 à 24 pores des espèces africaines de *Sphedamnocarpus* et inaperturés de quelques genres malgaches ne trouvent pas d'équivalents en Amérique et en Asie.

En conclusion, les pollens de l'Ancien monde se rapprochent morphologiquement de ceux des *Apterygiae* en Amérique du Sud et ne présentent pratiquement pas de rapports avec ceux des *Pterygophorae* du Nouveau Monde. Seules les deux espèces ouest-africaines de la sous-tribu des *Banisteriinae* ont un pollen de type sud-américain.

ENCHAÎNEMENT DES DIVERS TYPES POLLINIQUES DES MALPHIGIACEAE

Les pollens tricolporés, réticulés, les plus petits avec le degré de symétrie le plus bas se trouvent dans les genres où les fleurs sont actinomorphes, ont un disque plan, où les fruits sont des capsules déhiscentes ou des drupes et où le nombre chromosomique de base est le plus petit.

Aux pollens hexacolporés ou syncolporés, micro-réticulés ou très largement réticulés, où les endoouvertures sont disposées selon une spirale ou sont équatoriales, correspondent des fleurs légèrement zygomorphes, l'un des pétales étant plus grand, avec un disque plan (*Tricomaria*), parfois pyramidal (*Acridocarpus*, *Brachylophon*, *Dinemandra* . . .), des fruits samaroides ou tendant à l'être (*Tricomariae*) et un nombre chromosomique de base plus élevé.

Aux pollens porés avec des sillons vestigiaux, essentiellement chez les genres américains ou strictement ouest-africains, correspondent en général des fleurs nettement zygomorphes, avec un disque pyramidal, rarement plan (*Tricomariae*, sous-tribu des *Malpighiinae*, à l'exception de *Bunchosia*); les fruits sont des drupes ou des samares; les nombres chromosomiques de base sont élevés.

Les pollens porés sans sillons vestigiaux se rencontrent chez les genres de Madagascar, de l'Est africain, d'Asie, d'Océanie, rarement d'Amérique du Sud. En Asie comme en Océanie, les fleurs tendent à avoir un grand diamètre et à être zygomorphes, et, en particulier dans l'Ancien monde, le disque floral tend à être pyramidal et les fruits samaroides.

Si l'on admet que la fleur zygomorphe, le disque pyramidal, le fruit samaroides à aile bien développée et souvent complexe sont des caractères dérivés, les pollens porés, avec ou sans sillons vestigiaux, de

grand diamètre pouvant atteindre jusqu'à 70 µm de diamètre, un fort degré de symétrie (*Sphedamnocarpus* d'Afrique, *Brachypterys*, *Camarea* . . .) sont également dérivés.

Ainsi, il semble que chez les Malpighiaceae, l'aboutissement vers un pollen poré se soit réalisé selon deux grandes voies parallèles:

(1) à partir d'un pollen tricolporé, réticulé (*Galphimiinae*), vers un pollen où les ouvertures complexes tendent à être simples par transformation de l'ectoouverture qui s'élargit, s'ornementent et prend l'aspect de sillons vestigiaux qui tendent à se ramifier (*Galphimiinae*: *Lophanthera*, *Spachea*): il s'agit enfin de véritables sillons vestigiaux dont les ramifications se soudent; les sillons finissent par devenir particulièrement longs et étroits (*Malpighia*) et enfin disparaissent (*Bunchosia*). Simultanément, les endoouvertures plus nombreuses passent de subéquatoriales: *Lasiocarpus*, *Psilochaeta*, *Dinemandra* (*Pterygophorae*), éventuellement disposées sur une spirale (*Dicella*, *Apterygiae*; *Echinopetrus*, *Pterygophorae*), à une répartition sur deux plans parallèles de part et d'autre de l'équateur (ex. *Malpighia*, *Bunchosia* . . .).

Correspondent à ce schéma les *Apterygiae*, sous-tribu *Malpighieae*, et les *Pterygophorae* américaines.

(2) à partir d'un pollen tricolporé, réticulé (*Galphimiinae*), vers un pollen poré par réduction (*Malpighieae* p.p.) ou transformation en ouvertures vestigiales (ex. *Galphimiinae*: *Clonodia*, *Heladena*), puis par perte des ectoouvertures, augmentation du nombre des endoouvertures disposées sur une spirale subéquatoriale (*Heladena*), puis sur deux plans (*Thryallis*) et enfin sur tout le pollen (*Sphedamnocarpus*). C'est le cas des *Apterygiae* (*Galphimiinae*) et des *Pterygophorae* de l'Ancien Monde.

Pour l'ensemble de la famille, il y a donc tendance à une simplification des ouvertures.

Ainsi, par la morphologie du pollen, les *Pterygophorae* dérivent des *Apterygiae* et plus particulièrement des *Galphimiinae*. Parmi les *Pterygophorae*, ce sont les *Tricomariae* qui ont les caractères polliniques les plus primitifs, ce qui est confirmé par les caractères floraux (Arènes, 1956). Les *Banisteriae* et les *Hiraeae*, difficilement distinctes apparaissent au même niveau évolutif et présentent toutes deux quelques grains relativement primitifs (colporés).

Dans l'ensemble des Malpighiaceae, accompagnant ces caractères, l'exine réticulée et la couche infratectale columellaire des grains les plus primitifs, devient lisse après s'être compliquée, le tectum repose sur une couche grenue chez les grains à sillons vestigiaux les plus hautement différenciés. La sole disparaît et l'endexine devient très épaisse et endosculptée (perforée et rugulée).

En conclusion, les pollens des Malpighiaceae les plus primitifs sont sud-américains; la souche de la famille se trouve donc sur ce continent.

Les pollens des *Pterygophorae* de l'Ancien Monde sont ceux dont la simplification des ouvertures est la plus poussée, ce qui laisse penser que leur

histoire est ancienne; leur structure infratectale généralement columellaire les rapprochant des grains les plus primitifs, montre qu'ils sont issus des Malpighiaceae sud-américaines. Leur dispersion s'est donc faite nécessairement avant la séparation entre l'Afrique et l'Amérique. L'histoire des Malpighiaceae de l'Ancien Monde est donc antérieure à la fin du Crétacé supérieur. En outre, les pollens avec une structure infratectale grenue et un tectum continu étant principalement asiatiques, la spéciation la plus grande étant afro-malgache, il apparaît donc que l'Afrique et Madagascar sont les deux continents qui ont été colonisés les premiers. De plus, c'est à Madagascar que l'on rencontre les pollens les plus originaux (inaperturie), d'ailleurs chez des taxons endémiques. Madagascar a donc joué un rôle important de conservatoire et de centre de survie pour de nombreux genres (Dejardin, Guillaumet & Mangenot, 1973; Leroy, 1978) et l'isolement de l'île aura entraîné différents genres à évoluer indépendamment.

Les *Pterygophorae* sud-américaines ont généralement un pollen avec des sillons vestigiaux et donc n'ont pas acquis la simplification maximale des ouvertures, mais la structure de l'exine est hautement dérivée. Dans l'Ouest africain, les deux seuls représentants de ce groupe ont une exine columellaire donc plus proche de celle des types primitifs. Il apparaît donc que les *Pterygophorae* sud-américaines ont été mises en place au moment de la dérive des continents alors que des communications entre l'Afrique de l'Ouest et l'Amérique étaient encore possibles. Mais leur plus grande différenciation s'est faite durant tout le Tertiaire.

RAPPORTS ENTRE LES CARACTÈRES DU POLLEN ET CEUX DES GLANDES CALICINALES

La plupart des fleurs de Malpighiaceae ont des glandes calicinales de natures diverses. Il s'agit de nectaires chez les genres de l'Ancien Monde et chez plusieurs *Apterygiae*, et d'élaïophores ou glandes à huile dans les genres du Nouveau Monde des *Pterygophorae*, parfois des *Apterygiae* (*Byrsonima p.p.*, *Lophanthera*, *Malpighia*, *Bunchosia*).

Dans quelques genres et espèces de l'Ancien Monde (ex. *Sphedamnocarpinae p.p.*), des *Apterygiae* (ex. *Galphiminae p.p.*), le calice est totalement églanuleux et des *Tricomariae p.p.* dans les *Pterygophorae*. Les glandes sont nectarifères ou absentes dans les fleurs où le pollen est primitif ou poré et elles secrètent de l'huile dans les genres à pollens dérivés de l'Amérique du Sud.

RÉPARTITION DES CARACTÈRES POLLINIQUES DES MALPIGHIACEAE CLASSÉES SELON LES DONNÉES DE ANDERSON (1978)

Révisant actuellement la systématique des Malpighiaceae, Anderson propose de réduire la sous-famille strictement américaine aux seuls genres à fruits vraiment dépourvus d'aile et à pollen colporé. Selon nos observations cette sous-famille des *Byrsonimoideae* serait ainsi réduite aux genres pour la plupart les plus primitifs de la famille où l'exine pollinique est la plus simple: réseau ou tectum

largement perforé, couche infratectale columellaire, sole et endexine; le sillon est plus ou moins développé, ce dernier étant parfois intermédiaire entre les sillons fonctionnels bien délimités à membrane finement granuleuse et les sillons vestigiaux mal délimités à membrane fortement granuleuse voire même verruqueuse. C'est dans ce groupe que se situent les genres dont le type floral est le plus primitif en particulier par l'absence de glandes calicinales (*Galphimia* sect. *Microgalphimia*). Dans cette sous-famille, lorsqu'il y a tendance à la parasyncolpie ou à la réduction des sillons qui deviennent vestigiaux, ou encore réduction des perforations tectales il y a acquisition de glandes calicinales ou transformation de glandes nectarifères.

Par contre tous les genres à fruits de structure dérivée de fruits ailés, ont un pollen poré. Selon nos résultats, il s'agit des genres à pollens avec ou sans sillons vestigiaux avec une structure exinique dérivée: tectum mince reposant sur une couche infratectale grenue, perte de la sole, endexine massive. Les affinités de ces genres sont plus précises avec les *Gaudichaudioideae* (*Pterygophorae*) pour Anderson; elle le sont également par les caractères du pollen.

Ainsi, dans tous les cas, quelque soit la classification choisie nos résultats palynologiques restent également valables et nous retrouvons toujours la dualité évolutive des ouvertures avec soit perte des ectoouvertures, le pollen devenant poré, soit développement de l'ectoouverture (Lobreau, 1966, 1967; Lowrie in Anderson & Gates, 1981, pour les *Byrsonimoideae* seulement) qui plus tard devient vestigiale et finit par disparaître, le pollen étant alors poré. Ce même type de dualité existe pour les variations de structure de l'exine qui voit sa couche infratectale columellaire devenir soit granulo-columellaire puis grenue, soit columellaire avec des columelles plus hautes et complexes, plus ou moins anastomosées, pour enfin être remplacées par une structure grenue.

RELATIONS ENTRE L'ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE DU POLLEN DES MALPIGHIACEAE ET LES INSECTES POLLINISATEURS (SCHEMA 1)

En 1974, Vogel faisait de nombreuses observations sur la pollinisation des Malpighiaceae néotropicales notamment. Plus récemment Buchmann & Hurley (1978) publiaient leurs résultats sur la pollinisation des plantes à étamines à déhiscence poricide (dont certaines Malpighiaceae font parties) et tout récemment Anderson (1979) donnait une interprétation des variations structurales de la fleur des Malpighiaceae en liaison avec la pollinisation par les insectes vibrants. Selon ce dernier auteur, les Malpighiaceae paléotropicales toutes dépourvues d'élaïophores calicinaux dérivent des Malpighiaceae néotropicales à calice à élaïophore et ont perdu leurs glandes calicinales à huile, les insectes pollinisateurs étant absents de l'Ancien monde. Par contre, en rapport avec cette réduction des élaïophores chez *Acridocarpus*, *Rhynopterys* et une espèce de *Tristellateia*, au cours de l'évolution il y aurait eu apparition d'étamines à déhiscence poricide attirant

les insectes vibrants. Une adaptation comparable se retrouverait avec le genre néotropical *Coleostachys*.

Les Malpighiaceae sont pollinisées par les Hyménoptères. Vogel (1974) a remarqué qu'en Amérique du Sud, la pollinisation est assurée uniquement par certains genres d'*Apoidea* et plus particulièrement par quatre genres d'*Anthophorinae*, *Apidae* primitifs qui nichent presque tous dans la terre; il s'agit des femelles de *Tetrapedia*, *Paratetrapedia*, *Epicharis* et *Centris* qui recherchent les huiles végétales indispensables (?) à la nutrition des larves. Plusieurs *Malpighiaceae* sont également fécondées par d'autres *Apides* tels que des *Apidae* primitifs (*Euglossinae*) ou évolués (*Meliponae*) ainsi que par une abeille ou *Apiodea* inférieur des *Halictidae* (*Halictus*).

A Java, comme dans toute l'Asie, le genre *Hiptage* est pollinisé par *Xylocopa* qui est également un *Apidae* primitif, mais de très grande taille (30 mm); adapté à la pollinisation des fleurs zygomorphes.

En Amérique du Sud, chez les genres à fleurs zygomorphes avec des glandes calicinales très développées et à gros pollens à sillons vestigiaux (tels que *Tricomaria usilo*, dont les fleurs sont fécondées par *Centris brethesii*, *Heteropterys sp.* pollinisé par *Tetrapedia*, *Stigmatophyllum sp.* par *Centris* ou par *Epicharis* selon les espèces) il y a adaptation à la pollinisation par les *Anthophorinae*, insectes ayant une langue longue. Chez *Centris*, genre le plus évolué, les pattes sont particulièrement modifiées facilitant ainsi la récolte de l'huile végétale et du pollen; c'est en outre dans les taxons botaniques où la pollinisation est assurée par l'*Anthophorinae* le plus évolué que le pollen est le plus différencié avec la structure exinique la plus modifiée (tectum lisse, couche infratectale grenue, absence de sole).

Par contre, chez les genres à fleurs actinomorphes ou faiblement zygomorphes à glandes calicinales peu développées ou absentes, à pollens moins gros, voire même de petites dimensions (ex. *Apterygiae p.p.*), les Hyménoptères pollinisateurs sont beaucoup plus nombreux et appartiennent à diverses familles des *Apoidea*: aux *Apoidea* inférieurs (*Halictus*) avec une langue relativement courte, ou supérieurs avec la famille des *Apidae*. Il s'agit d'*Apidae* primitifs (*Anthophorinae*, *Euglossinae* chez lesquels la langue est très développée et la brosse à cire rudimentaire, mais adaptés à la récolte de l'huile des fleurs) ou plus rarement d'*Apidae* évolués tels que les *Meliponae* et les *Apinae* qui fabriquent de la cire, mais ne sont généralement pas adaptés à la récolte de l'huile (une exception peut être avec *Trigona*).

Les taxons botaniques pollinisés par toute sorte d'insectes ont des fleurs actinomorphes à calice généralement dépourvu d'élaïophores et un pollen colpore, réticulé (ex. *Galphimia*); ceux pollinisés par les *Anthophorinae* et tout particulièrement par les trois genres les moins évolués ont des fleurs encore actinomorphes ou faiblement zygomorphes, un calice présentant des élaïophores et un pollen colpore ou poré généralement avec des sillons vestigiaux. Dans tous les cas, le pollen est

généralement ornementé avec une ectexine à tectum perforé, une couche infratectale columellaire, une sole plus ou moins réduite. Lorsqu'il y a apparition de la zygomorphie et des élaïophores, simplification des ouvertures du pollen, il y a coadaptation à la pollinisation par les *Anthophorinae*.

Ainsi, en Amérique du Sud, alors qu'il y a évolution des types floraux vers la zygomorphie, apparition des glandes à huile qui deviennent de plus en plus importantes et complexes (anastomoses), augmentation du volume du pollen dont la structure ectexinique tend à devenir homogène (tectum continu lisse, reposant sur des grains de sporopollène), il y a adaptation et spécialisation de quatre genres puis d'un seul genre d'*Anthophorinae*, morphologiquement adaptés pour la récolte de l'huile et du pollen. Il y a donc coadaptation et coévolution.

Les quatre genres d'*Anthophorinae*, comme les *Malpighiaceae* à glandes calicinales à huile sont également strictement sud-américains. Cette coadaptation a donc eu lieu alors que des échanges avec les autres continents et tout particulièrement entre l'Amérique du Sud et le bloc afro-asiatique n'étaient plus possibles, donc durant le Tertiaire. Cette évolution est par conséquent récente. Toutefois, la présence de quelques représentants des *Malpighiaceae* à pollens avec des sillons vestigiaux de type américain dans l'Ouest-africain tendait à montrer que l'évolution de ces *Malpighiaceae* se serait faite très tôt alors que quelques échanges étaient encore réalisables entre les deux continents; mais le type pollinique peu évolué dans sa sous-tribu et la faible dispersion des genres montre que ces espèces ont été mises en place en Afrique, dans l'Ouest-africain, antérieurement au développement de ces quatre genres d'insectes absents de l'Ancien Monde. D'ailleurs ces *Anthophorinae* se seraient différenciés avant la fin du Crétacé supérieur, alors que les premiers Hyménoptères existaient déjà depuis la fin de Jurassique avec le groupe des Symphytes, Hyménoptères les plus archaïques (pollinisateurs ?).

Les *Malpighiaceae* de l'Ancien Monde dont l'histoire est antérieure à la fin du Crétacé supérieur sont affines des genres américains dont la pollinisation est assurée par les *Apoidea* variés *Anthophorinae*, *Euglossinae*, *Halictidae*, *Xylocopinae*, *Meliponae*. Or ces *Malpighiaceae*, principalement les *Galphimiae*, présentent ou non des glandes calicinales généralement nectarifères, plus ou moins développées selon les espèces, comme chez les *Pterygophorae* de l'Ancien Monde, où la pollinisation est effectuée par divers Hyménoptères.

Les glandes nectarifères attirent des insectes variés. Chez les genres dépourvus de glandes à huile, le pollen a généralement de relativement petites dimensions et est particulièrement abondant car il est souvent consommé par les insectes attirés par le nectar.

En Afrique et à Madagascar, les groupes des *Apoidea* connus pour polliniser les fleurs des *Apterygiae* en Amérique, sont tous représentés et très largement diversifiés avec de nombreuses

espèces endémiques (De Saussure, 1891; Benoist, 1962). Il faut citer tout particulièrement le genre *Trigona* dans les *Meliponae*, issu d'Amérique du Sud et connu comme agent fécondant des Malpighiaceae primitives américaines; le genre *Xylocopa* particulièrement attiré par les fleurs zygomorphes, connu dans tout l'Ancien Monde et observé à Java sur des fleurs d'*Aspidopterys*. A Madagascar et en Afrique, d'autres genres de *Xylocopinae* peuvent également intervenir, en particulier le genre *Allodape* dont le corps a de petites dimensions, 2 ou 3 mm. D'autre part, l'*Halictidae* primitif, *Nomia* et le genre *Halictus* déjà connu comme agent fécondant de fleurs de Malpighiaceae en Amérique du Sud, sont particulièrement abondants à Madagascar, notamment dans les régions où l'on trouve les trois genres endémiques *Rhynchophora*, *Calyptostylis* et *Digonipterys*.

Chez les genres de l'Ancien Monde, le pollen beaucoup moins gros que celui des genres américains est agglutiné ou non par le nectar et les Apides peuvent ainsi aisément collecter le pollen grâce à leurs pattes plus ou moins modifiées pourvues d'une brosse. Il n'y a donc pas dans l'Ancien Monde, cette coadaptation observée en Amérique du Sud entre les caractères gros pollen-abondantes sécrétions huileuses- insectes adaptés aux récoltes de ces produits.

Chez les Malpighiaceae de l'Ancien Monde comme chez les *Galphimiae* du Nouveau Monde, lorsque les anthères ont une déhiscence poricide, il y a coadaptation à la pollinisation par de gros Apides qui font de nombreuses vibrations avec leurs ailes provoquant ainsi l'expulsion du pollen des anthères, pollen qui a toujours de petites dimensions, colporé et dont les ectoapertures modifiées (une exception *Coleostachys*) sont soudées (syncolpie ou parasyncolpie) ou absente dans le cas de *Tristellateia* et où les mailles du réseau tendent à disparaître. Cette forme de coadaptation à divers insectes est la seule qui existe chez les Malpighiaceae de l'Ancien Monde. Du fait de son existence également dans le Nouveau Monde il semble que l'on puisse affirmer que ce type de coadaptation apparue antérieurement au Crétacé supérieur soit la première connue.

Les pollens des *Pterygophorae* américaines tendent à devenir tectés, lisses et à remplacer la structure infratectale columellaire par une structure grenue. Cette remarque est particulièrement nette chez les genres où il y a adaptation à la pollinisation par des insectes définis. Mais cette modification de structure exinique existant dans l'Ancien Monde, il n'est pas possible de dire que l'adaptation entraîne une modification de structure exinique. Il semble toutefois qu'elle l'accroisse. Cette observation confirme celle que nous avons déjà faite chez les Santalales (Lobreau-Callen, 1980).

Le peuplement de l'Ancien Monde en Malpighiaceae est donc antérieur au Tertiaire, à une époque où les *Apoidea* se différenciaient. En outre, toutes les espèces de Malpighiaceae, à quelques très rares exceptions près, présentent des glandes à nectar calicinales ou au moins sur l'appareil végétatif et sur les inflorescences. Ces glandes sont réguliè-

ment visitées par de nombreux insectes tels que les fourmis, les guêpes, et même parfois certains Lépidoptères (*Sphingidae*). Or les fourmis sont connues depuis le Crétacé et les guêpes depuis le Jurassique supérieur. Si les fourmis ne paraissent pas être actuellement des insectes pollinisateurs, il semble que l'on ne puisse pas être aussi affirmatif avec les guêpes; or ces insectes sont également très abondants dans l'Ancien Monde.

En conclusion, en choisissant l'exemple des Malpighiaceae, nous avons pu montrer qu'il y avait eu en Amérique du Sud coadaptation et coévolution (Fig. 3): Insectes pollinisateurs — Augmentation du nombre chromosomique de base — Développement des glandes à huile — Accroissement en dimensions et en nombre d'ouvertures du pollen, relativement

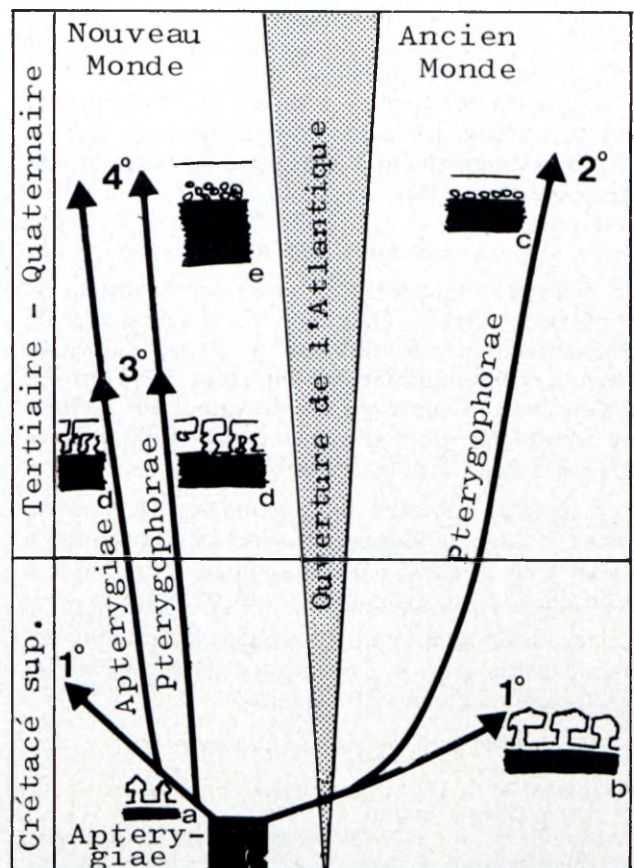


FIG. 3.—La coévolution insectes pollinisateurs — types polliniques chez les Malpighiaceae: 1°, Adaptation à la pollinisation par de gros insectes de différents groupes d'Apides qui font expulser le pollen des anthères par leurs vibrations: structure columellaire de l'exine; 2°, Adaptation à la pollinisation par divers insectes qui recherchent les fleurs zygomorphes: structure grenue de l'exine; 3°, Adaptation à la pollinisation par un groupe d'insectes qui recherchent des substances sécrétées par les fleurs et indispensables à leur survie: structure granulo-columellaire de l'exine; 4°, Adaptation à la pollinisation par un genre précis d'insectes hautement différenciés: structure grenue de l'exine.

Lorsqu'il n'y a pas coadaptation, le pollen est réticulé et les columelles sont hautes.

Exemples de structure de l'exine: a, *Galphimia brasiliensis*; b, *Echinopterys eglandulosa* pour le Nouveau Monde ou *Acridocarpus humbertii* pour l'Ancien Monde; c, *Hiptea madablota*; d, *Bunchosia* sp. pour les *Apterigyidae*, *Peixotoa jussieuana* ou *Banisteriopsis nitrosiodora* pour les *Pterygophorae*; e, *Malpighia glabra* pour les *Apterigyidae* ou *Tricomaria usilo* pour les *Pterygophorae*. (Sont figurés en blanc, l'ectexine et en noir l'endexine.)

récemment durant le Tertiaire, à partir de Malpighiaceae déjà différenciées depuis le Crétacé et avec des fleurs à calice généralement dépourvu de glandes nectarifères. Par contre, dans l'Ancien Monde et en particulier en Afrique et à Madagascar, où les séries évolutives ont été mises en place antérieurement au Tertiaire à partir de l'Amérique du Sud, il n'y a pas eu coadaptation; on ne connaît pas d'hyménoptères particulièrement adaptés aux fleurs de Malpighiaceae; il n'y a pas eu développement particulier des glandes à huile et le pollen ne présente généralement pas de très grandes dimensions. Mais l'isolement particulièrement ancien des Malpighiaceae en Afrique et à Madagascar a favorisé l'évolution des genres de manière originale, ce qui explique le formidable endémisme observé au sein de la famille.

Ainsi, dans les Malpighiaceae, la coadaptation ayant eu pour conséquence l'importante évolution des types polliniques à sillons vestigiaux et l'acquisition de glandes à huiles est un caractère récent, secondairement apparu durant tout le Tertiaire, uniquement sur le continent américain isolé du reste du monde.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier très vivement Monsieur le Professeur Leroy, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie du Museum à Paris, Monsieur Brenan et Monsieur Green, Directeurs des Herbiers à Kew et Monsieur Kapp, Conservateur de l'Herbier de Strasbourg, qui ont mis ce matériel d'étude des Malpighiaceae à notre disposition.

J'exprime ici toute ma reconnaissance à Messieurs Coutin et Moreau, Maîtres de Recherche à l'INRA, à la station d'Entomologie du CNRA à Versailles, pour avoir commenté ce texte.

Les observations en microscopie électronique ont été réalisées grâce à l'obligeance de Messieurs les Professeurs Lehman et Leclaire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSON, W. R., 1978. Byrsonimoideae, a new subfamily of the Malpighiaceae. *Leandra* 7: 5-18.
- ANDERSON, W. R., 1979. Floral conservatism in neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11: 219-223.
- ANDERSON, W. R., 1980. Cryptic self-fertilization in the Malpighiaceae. *Science* 207: 892-893.
- ANDERSON, W. R. & GATES, B., 1981. *Barnebya*, a new genus of Malpighiaceae from Brasil. *Brittonia* 33: 275-284.
- ARLÈNES, J., 1956. Répartition géographique des Malpighiaceae vivantes et fossiles. *C.R. Som. Séanc. Biogéogr.* 290 (1956): 81-109.
- BENOIST, R., 1962. Apides (Hyménoptères) recueillis à Madagascar par le Dr Fred Keiser en 1957-1958. *Verhandl. naturf. Ges. Basel* 73,1: 107-148.
- BERNARD, F., 1951. Superfamille des Apoidea, in Ordre des Hyménoptères. In P.-P. Grassé, *Traité de Zoologie* 10,2: 1198-1257. Paris: Masson.
- DAHLGREN, R. M. T., 1980. A revised system of classification of the Angiosperms. *Bot. J. Linn. Soc.* 80,2: 91-124.
- DEJARDIN, J., GUILLAUMET, J.-L. & MANGENOT, G., 1973. Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache (végétaux vasculaires). *Candollea* 28:325-391.
- EMBERGER, L., 1960. *Traité de botanique systématique*. In M. Chadeffaud & E. Emberger, *Les Végétaux vasculaires* pp. 1539. Paris: Masson.
- FERGUSON, I. K. & SKVARLA, J. J., 1981. The pollen morphology of the subfamily Papilionoideae (Leguminosae). In R. M.

- Polhill & P. H. Raven, *Advances in legume systematics* 859-895.
- FOUET, M., 1966. Contribution à l'étude cyto-taxonomique des Malpighiacées. *Adansonia* 6,3: 457-505.
- GUINET, PH., 1981. Comparative account of pollen characters in the Leguminosae. In R. M. Polhill & P. H. Raven, *Advances in legume systematics* 789-799.
- GUINET, PH. & LUGARDON, B., 1976. Diversités des structures de l'exine dans le genre *Acacia* (Mimosaceae). *Pollen Spores* 18: 483-511.
- HORNER, H. T. & LERSTEN, N. R., 1971. Microsporogenesis in *Citrus limon* (Rutaceae). *Am. J. Bot.* 58,1: 72-79.
- KELNER-PILLAULT, S., 1969. Les abeilles fossiles. *Memorie Soc. ent. ital.* 48: 520-534.
- LARSON, D. A., 1964. Further electron microscope studies of exine structures and stratification. *Grana palynol.* 5: 265-277.
- LARSON, D. A., SKVARLA, J. J. & LEWIS, C. W., 1962. An electron microscope study of exine stratification and fine structure. *Pollen Spores* 4,2: 233-246.
- LARSON, D. A. & SKVARLA, J. J., 1961. The morphology and fine structures of pollen of *Polygala alba* Nutt. and *P. uncana* L. *Pollen Spores* 3,1: 21-32.
- LEROY, J.-F., 1978. Composition, origin, and affinities of the Madagascan vascular flora. *Ann. Mo. bot. Gdn* 65,2: 535-589.
- LOBREAU, D., 1966. Variations polliniques liées à la composition de la gélatine glycinée. *Pollen Spores* 8,1: 229-236.
- LOBREAU, D., 1967. Contribution à l'étude du pollen des Malpighiaceae d'Afrique. *Pollen Spores* 9,2: 241-277.
- LOBREAU, D., 1968. Le pollen des Malpighiaceae d'Afrique et de Madagascar. *Bull. Inst. Fond. Afr. Noire* 30, sér. A, 1: 59-83.
- LOBREAU-CALLEN, D., 1974. Problèmes de Palynologie liés à la dérive des continents. Etude de quelques taxons tropicaux. *Sci. Géol., Bull.* 27,1-2: 147-168.
- LOBREAU-CALLEN, D., 1975a. Fam. 108: Malpighiaceae, in D. Lobreau-Callen, O. Oltman & H. Straka, Fam. 99-110. In H. Straka, *Palynologia Madagassica et Mascarenica*. *Pollen Spores* 17,1: 42-49.
- LOBREAU-CALLEN, D., 1975b. Le pollen de *Caucanthus edulis* Fork. (Malpighiaceae): structure de l'exine. *Soc. Bot. Fr., Coll. Palynologie* 113-116.
- LOBREAU-CALLEN, D., NILSSON, S., ALBERS, F. & STRAKA, H., 1978. Les Cneoraceae (Rutales): étude taxonomique, palynologique, et systématique. *Grana* 17: 125-139.
- MCBRYDE, B., 1970. *A revision of the Galphimiinae Ndz., Malpighiaceae*. Ph.D. thesis, University of Washington.
- NIEDENZU, F., 1928. Malpighiaceae. *Pflanzenreich* 4,91-94: 141-870.
- ROWLEY, J. R. & DAHL, A. O., 1977. Pollen development in *Artemisia vulgaris* with special reference to glycolcalyx material. *Pollen Spores* 19,2: 169-284.
- SAUSSURE, H. DE, 1891. In Grandidier, *Histoire Naturelle, Physique et Politique de Madagascar* 20. Paris.
- SIMPSON, B. B. & SKVARLA, J. J., 1981. Pollen morphology and ultra-structure of *Krameria* (Krameriaceae) intility in question of intrafamilial and interfamilial classification. *Am. J. Bot.* 68,2: 277-294.
- VOGEL, S., 1974. Oelblumen und oelsammelnde Bienen. *Trop. Subtrop. Pflanzenwelt*, 7: 283-547.
- WODEHOUSE, R. P., 1935. *Pollen grains*. pp. 574. New York: Hafner.

LISTE DES ÉCHANTILLONS ILLUSTRÉS

- Acridocarpus humbertii* J.Ar.: Madagascar, Vallée Onilahy, Capuron 27 906 SF.
- Aspicarpa hartwegiana* A. Juss.: Paraguay, Pringle 697 P.
- Aspicarpa linearifolia* (St. Hil.) Ndz: Paraguay, Hassler 4581 K.
- Banisteriopsis nitrosiodora* (Griseb.) O'Don. & Lourt.: Bolivie, d'Orbigny 700 P.
- Banisteriopsis elegans* (Tr. & Pl.) Sander subsp. *cordata* (Ndz) Sander var. *pulcherrima* Sander: Guyane britannique, Whitton 206 K.
- Bunchosia media* DC.: Amérique, Duchassaing 1855 Str.
- Byrsonima* sp.: Trinidad, Philcox, Wood & Kalloo 7431 P.

- Dicella bracteosa* (Juss.) Griseb.: Brésil, Santa Catharina, Klein & Souza 6470 P.
- Echinopterys eglanulosa* (Juss.) Small: Mexique, Diguet s.n.P.
- Galphimia brasiliensis* Juss. subsp. *australis* Chodat f. *australis* McBryde: Brésil, Minas Geraes, Saint Hilaire 928 C° P.
- Gaudichaudia cynanchioides* H.B.K.: Mexique, Arsène 1950 P.
- Heladena bunchosoides* (A. Juss.) A. Juss.: Paraguay, Balansa 2403 P.
- Hiptage madablota* Gaertner: Indochine, Eberhardt 47110 P, Inde, Mohand Sanctuary, Rao, 38961 BSI (NC)
- Lophanthera lactescens* Duke: Brésil, Rio de Janeiro, Duke 23639 P.
- Malpighia galeouiana* A. Juss.: Cultivé à Friburg en 1856, P.
- Peixotoa jussieuana* Mast.: Brésil, Blanchet 1838 P.
- Rhynchophora humbertii* J. Ar.: Madagascar, Humbert 14225 P.
- Rhynopterys kerstingii* (Eng.) Ndz.: Gambie, Berhaut 4384 P.
- Sphedamnocarpus angolensis* (A. Juss.) Planch. ex Oliv.: Angola, Bonnefoux & Villain 67 P.
- Tetrapterys citrifolia* Pers.: Guyane française, Mélinon 336 P.
- Triaspis hispida* Pierre ex Badré: Gabon, Klaine 1228 P.
- Tricomaria usilo* Guill. ex Hook. & Arn.: Argentine, Boecher, Hjerting, Rahn 1077 P.
- Tristellateia africana* S. Moore: Kenya, Mombassa, Sacleux 834 P.