

Contribution à la taxonomie des Ourateae (Ochnaceae) d'Afrique

THÈSE

présentée à la Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel
pour obtenir le titre de docteur ès sciences

par CLAUDE FARRON

de Tavannes et Porrentruy
licencié ès sciences de l'Université
de Neuchâtel

La Faculté des sciences, sur le rapport de Messieurs les professeurs

C. Favarger, F. Markgraf et Ch. Terrier

**autorise l'impression de la présente thèse sans exprimer d'opinion sur
les propositions qui y sont contenues.**

Contribution à la taxonomie des Ourateae (Ochnaceae) d'Afrique.

I. Partie générale

Claude FARRON

RÉSUMÉ

L'étude de l'ancien genre *Ouratea* (s.l.) à l'échelle du continent africain a permis de découvrir ou de préciser un certain nombre de caractères distinctifs, tirés de l'architecture végétative, de la nervation des feuilles, de la structure des stomates, de la morphologie de l'embryon et dans une certaine mesure des nombres chromosomiques. Ces caractères se sont révélés assez diagnostiques pour nous autoriser à extraire les genres *Idertia*, *Rhabdophyllum* et *Campylospermum* d'*Ouratea* (ce dernier genre étant relégué maintenant au Nouveau-Monde) et à proposer, dans le genre *Campylospermum*, une nouvelle division en six sections africaines, dont il est vraisemblable que plusieurs se retrouvent à Madagascar et en Asie.

Chez le *Rhabdophyllum affine* et le *Rh. arnoldianum*, taxa particulièrement difficiles, nous avons utilisé, pour tenter de définir des unités taxonomiques, des diagrammes de dispersion symbolique et la géographie des caractères. Dans le premier cas, nous avons mis en évidence un type de variation en échiquier et distingué cinq sous-espèces; dans le second cas de variation clinale, trois variétés sont distinguées.

En guise de conclusion, nous rapprochons quatre séries de faits indépendants les uns des autres (architecture végétative, structure de l'embryon, nombre chromosomique, aire) pour tenter une hypothèse sur la phylogénie du groupe étudié et sur l'âge des taxa.

Pour les données taxonomiques et chorologiques détaillées nous renvoyons le lecteur à la « Partie systématique » de ce même travail (à paraître).

SUMMARY

A study of the genus *Ouratea* s.l. has enabled the author to discover, or to clarify, a number of distinctive characters drawn from the gross morphology of the shrubs, the leaf venation, the structure of the stomata, the shape of the embryo and, to a certain extent, the chromosome numbers. These criteria were sufficient to enable the author to separate *Idertia*, *Rhabdophyllum* and *Campylospermum* from *Ouratea* as distinct genera (the last named remaining as a residual genus confined to the New World) and further to propose that the genus *Campylospermum* be subdivided into six African sections, some of which are likely to be represented both in Madagascar and in Asia.

In the case of *Rhabdophyllum affine* and *Rh. arnoldianum*, two particularly difficult taxa, an attempt has been made, by means of symbolic dispersion diagrams and from the geographical distribution of morphological criteria, to define more effectively the two species. In the first named, a chess-board variation was disclosed and five subspecies are recognized. For the other, a case of clinal variation, three varieties are distinguished.

In conclusion, a synthesis of criteria drawn from four independent groups of data (gross morphology, morphology of the embryo, chromosome number and geographical distribution) attempts to clarify the phylogeny of the group and the age of the taxa.

A detailed taxonomic and chorologic treatment will be published separately.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Untersuchung des afrikanischen Materials der alten Gattung *Ouratea* (s.l.) führte zur Feststellung bzw. genaueren Erfassung einer Reihe diagnostischer Merkmale im Aufbau des vegetativen Sprosssystems, im Blattnervenverlauf, in der Gestalt der Spaltöffnungen, in der Morphologie des Embryos und teilweise auch in den Chromosomenzahlen. Diese Merkmale erwiesen sich als schwerwiegend genug, um eine Abtrennung der Gattungen *Idertia*, *Rhabdophyllum* und *Campylospermum* von *Ouratea* s.str. (die nunmehr auf die Neue Welt beschränkt ist) zu gewährleisten und weiter eine Aufteilung der afrikanischen *Campylospermum*-Arten auf sechs Sektionen zu gestatten, wovon vermutlich mehrere auch in Madagaskar und in Asien vertreten sind.

Zur Klärung der besonders schwierigen Formenkreise von *Rhabdophyllum affine* und *Rh. arnaldianum* wurden symbolische Dispersionsdiagramme erstellt und die geographische Merkmalsverteilung ermittelt. Im ersten Falle ergab sich eine Merkmalsvariation nach Schachbrettmuster, was durch die Aufstellung von fünf Unterarten zum Ausdruck gebracht wurde. Im zweiten Falle führte ein klinaler Variationstyp zur Unterscheidung von drei Varietäten.

Die Gegenüberstellung von vier unabhängigen Beobachtungsreihen (vegetativer Sprossaufbau, Embryogestalt, Chromosomenzahlen und Arealbild) führte zum Versuch einer phylogenetischen Deutung des untersuchten Verwandtschaftskreises und zu Vermutungen über das Alter seiner Arten.

Die ausführliche taxonomische und chorologische Behandlung der besprochenen Arten bleibt dem systematischen Teil dieser Arbeit (in Vorbereitung) vorbehalten.

AVANT-PROPOS

Les origines du présent travail remontent à un matériel récolté en 1949 par notre maître, M. le professeur C. Favarger, lors d'un séjour qu'il fit au Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, alors dirigé par M. le professeur G. Mangenot. Ce matériel consistait en échantillons d'herbier, en fixations de boutons floraux et en quelques flacons contenant des fragments d'*Ouratea* dans de l'alcool. Ces ochnacées, que nous avons eu la faveur d'étudier, ont donné lieu à deux publications (Farron 1957 a, b).

Mais ces quelques plantes avaient aiguisé en nous la curiosité de les étudier dans leur pays d'origine. Cette chance nous fut donnée en 1957-1958, au Centre suisse de recherches scientifiques d'Adiopodoumé, où en accompagnant MM. les professeurs Favarger et Mangenot, nous avons pu découvrir des ochnacées vivantes, les observer, les récolter, en fixer les boutons floraux, faire germer leurs graines.

Il nous fallut songer à tirer parti de ce matériel pour faire un travail qui satisfît aux exigences d'unité d'une thèse de doctorat. Notre première tâche était de déterminer notre matériel avec précision, ce qui était impossible sans le secours des grands herbiers, et d'arrêter une limite géographique à notre étude. Nous nous sommes aperçu bientôt que l'examen de nombreux herbiers ne suffisait pas, parce que le genre avait besoin d'une révision complète; nous nous sommes attelé à cette tâche, pour toute l'Afrique continentale, en y intégrant nos observations faites en Côte-d'Ivoire.

Il nous reste à remercier tous ceux qui nous ont aidé tout au long de ce travail. En tout premier lieu notre gratitude va à notre maître, M. le professeur C. Favarger, qui nous a proposé un sujet capable d'élargir notre horizon au maximum et nous a fait profiter généreusement de toute son expérience. Notre reconnaissance va également à M. le professeur G. Mangenot, instigateur de ce travail; c'est grâce à lui

que nous avons pu voir des ochnacées à l'état vivant, en Côte-d'Ivoire, au cours de tournées d'initiation à la forêt tropicale.

Nous devons encore des remerciements à MM. les professeurs J. Miège (alors à Dakar) et H. C. D. de Wit (Wageningen) qui nous ont offert de les accompagner dans une tournée en Côte-d'Ivoire, et à M. le professeur H. Huggel, alors directeur du Centre suisse de recherches scientifiques, qui nous a également conduit à travers la Côte-d'Ivoire. Les botanistes du Centre ORSTOM, M^{mes} G. Mangenot et G. Foutrel, MM. E. Adjanohoun et L. Aké Assi, nous ont aidé à divers titres à rendre notre séjour en Côte-d'Ivoire fructueux. M. J. L. Tournier, directeur du Centre IFAN d'Abidjan, nous a autorisé à séjourner à la case IFAN du Mont-Nimba pendant quelques jours.

Rendons aussi hommage à ceux qui ont suscité la création de jardins botaniques: nous pensons à celui d'Adiopodoumé, qui est un précieux instrument de travail, et à l'Arboretum du Banco, conservatoire vivant d'une foule d'espèces ligneuses de la Côte-d'Ivoire. Il est agréable pour le cytologiste qui a manqué en brousse la floraison d'une espèce rare de savoir qu'il peut la retrouver en culture!

Pour la phase d'identification des plantes, nous avons eu recours à de nombreux herbiers dont nous aimerions tempérer la sèche énumération par les remerciements très chaleureux adressés aux directeurs des vingt-neuf institutions suivantes, sollicitées pour un prêt de plantes: ABI¹, BM¹, BR¹, C, COI, CRAC, EA, FHI, FHO¹, F1¹, G¹, GOET, HBG, IEC¹, IFAN, JE, K¹, LE, LISJC, Lushoto, M, NEU¹, P¹, S, SFCam, U, UPS, WAG, Z¹. Les prêts accordés varient entre 4 et plus de 1600 spécimens pour le seul herbier du Jardin botanique de l'Etat à Bruxelles. Nous sommes tout particulièrement reconnaissant à M. le professeur W. Robyns d'avoir autorisé le prêt de cet important matériel.

Durant la phase de rédaction nous avons trouvé en notre maître un lecteur attentif. Nous sommes redevable à M. le professeur G. Mangenot de nous avoir fait connaître la théorie du Durian. En outre, il nous a reçu à Orsay, où ses collaborateurs nous ont aidé, M. le professeur R. Nozeran à débrouiller des inflorescences d'ochnacées, M. J. Mouton à comprendre la nervation des feuilles.

Nous devons également à la compréhension de M. le professeur Robyns d'avoir pu utiliser les données de notre travail pour la Flore du Congo, du Rwanda et du Burundi. Les conseils reçus à l'occasion de la mise au point du manuscrit des genres *Idertia*, *Rhabdophyllum* et *Campylospermum* pour cette Flore ont été très précieux.

Certaines planches illustrant cette thèse² sont dues au talent de M^{me} J. Seydtaghia-Hariri-Baillod. M^{mes} C. Bersot et F. Guenat ont eu la tâche fastidieuse de dactylographier le manuscrit pour la soutenance de thèse.

Le Fonds national suisse de la recherche scientifique nous a permis le voyage et une année de séjour en Afrique; la Commission du Centre suisse de recherches scientifiques en Côte-d'Ivoire nous a permis de prolonger celui-ci de quatre mois. Le Fonds national suisse de la recherche scientifique nous a également alloué une bourse dès 1962 jusqu'en 1964. Nous voudrions ici rendre hommage à la compréhension de M. le professeur Thévenaz, président de la Commission universitaire neuchâtelaise du Fonds national.

¹ Herbiers que nous avons visités personnellement.

² Dans la partie systématique.

Enfin, toute notre gratitude va à M. le professeur J. Miège, directeur des Conservatoire et Jardin botaniques de Genève, qui a assuré la publication de ce travail. Il n'aurait pu être imprimé sans un subside accordé par le Conseil d'Etat de la République et Canton de Neuchâtel, auquel nous sommes très obligé; la Commission des mémoires de l'Université de Neuchâtel nous a alloué un autre subside pour lequel nous lui sommes particulièrement reconnaissant.

I. INTRODUCTION

1. *Objet du travail*

L'objet de notre étude couvre l'ensemble des espèces africaines réunies jusqu'à présent dans le genre pantropical *Ouratea* (tribu des *Ourateae*). Comme nous l'avons montré récemment (Farron 1963), cet ensemble comprend deux genres exclusivement africains, *Rhabdophyllum* et *Idertia*. Disons d'emblée pour la clarté de l'exposé que nous distinguons en outre le genre afroasiatique *Campylospermum* (vide infra). Nous restreignons le genre *Ouratea* aux espèces du Nouveau-Monde.

2. *Limites géographiques*

En dehors du continent africain, nous englobons à l'ouest les îles du golfe de Guinée, à l'est Zanzibar. Nous excluons Madagascar et les Comores.

3. *Portée du travail*

Nous apportons une contribution monographique au sens de Lawrence (1951) et de Rothmaler (1950) aux genres *Rhabdophyllum* et *Idertia*, traités ici complètement. Les espèces de *Campylospermum*, genre qui déborde des limites que nous nous sommes tracées, sont révisées à l'échelle africaine. Le découpage en sections que nous tentons ne vaut donc que pour l'Afrique. Il serait périlleux de le faire pour Madagascar et l'Asie sans étudier tout le matériel d'herbier de ces régions. Un sondage du matériel extra-africain et l'étude sommaire de la bibliographie nous ont montré qu'aucune espèce des *Ourateae* n'est commune à l'Afrique et à Madagascar, ou à l'Afrique et à l'Asie.

4. *Aperçu historique*

De Candolle (1811) a établi la famille des ochnacées sur les trois genres *Ochna*, *Gomphia* (= *Ouratea*) et *Walkeria*. Dans le « Prodrômus » (De Candolle 1824), il reprend ces genres auxquels il ajoute, non sans émettre un doute, il est vrai, les deux *Elvasia* et *Castela*. De Candolle a eu le mérite de dégager les caractères principaux de la famille, en insistant sur les particularités du fruit, et de bien différencier les genres *Ochna* et *Gomphia*. En effet, il distinguait déjà :

- Pétales 5-10. Etamines ∞ , filets filiformes persistants, anthères linéaires ou ovales à double sillon, déhiscentes du sommet à la base. Bourgeons écailleux. Fleurs sortant sous les feuilles, sur le bois de l'année précédente. *Ochna*
- Pétales 5. Etamines 10, filets subnuls, anthères longues, dressées en pyramide et déhiscentes par 2 pores apicaux. Grappes issues du sommet des rameaux feuillés
Gomphia

On doit à Planchon (1846-1847) la première mise au point concernant l'ensemble de la famille, dont il élargit le cadre. Il y reconnaît trois tribus, les *Gomphieae*, les *Euthemideae* et les *Luxemburgieae*. Il eut le mérite de déceler une césure entre les *Gomphia* du Nouveau et de l'Ancien-Monde, placés respectivement dans les sections *Eugomphia* et *Gomphiastrum* sur la base morphologique des stipules libres ou soudées. Sa mise au point reflète en outre les progrès considérables de l'exploration de l'Amérique tropicale. De Candolle citait, en 1824, 24 *Gomphia*, Planchon en 1847 en cite 69 dont 55 en Amérique.

On est resté longtemps très mal renseigné sur les espèces africaines de *Gomphia*. De Candolle en citait 3, Planchon 7, Oliver (1868) et Engler (1874) 9, Gilg (1895) 10 à 11 (en regard de 80 à 90 en Amérique).

Un autre fait nous a frappé. Les auteurs allemands cités plus haut, qui font admettre le nom d'*Ouratea* à la place de *Gomphia*, postérieur, considèrent le genre comme homogène: «... zu den festgeschlossenen des ganzen Pflanzenreichs» (Gilg 1904). A notre avis, ceci reste vrai pour les espèces américaines (= *Neoouratea* Gilg, comme section en 1893, comme sous-genre en 1925) où Gilg (1925) n'a distingué que les *Oocarpae* (l'immense majorité des espèces) et les *Cardiocarpae* (qui ne comprennent que l'unique *Ouratea cardiosperma*); mais il ne peut pas s'appliquer aux espèces de l'Ancien Monde (= *Paleoouratea* Gilg). En effet, ces auteurs mêmes qui affirmaient la grande homogénéité des *Ouratea* sensu lato ont tout de même établi, sur le peu d'espèces que l'on sait, des subdivisions qui préfigurent celles qu'il est raisonnable de proposer aujourd'hui:

- Nombreuses nervures secondaires, très serrées, cheminant parallèlement *Calophyllae*
- Nervation hiérarchisée. *Reticulatae*
 - Nervures secondaires à peine plus fortes que les veines du réseau. Espèces asiatiques et malgaches *Eureticulatae*
 - Nervures secondaires beaucoup plus fortes que les veines du réseau. Espèces africaines *Subreticulatae*
 - Très grandes feuilles, rassemblées au sommet des tiges. Nervures secondaires partant à angle droit « Groupe I »
 - Feuilles plus petites; nervures secondaires partant à 45-60° « Groupe II »

Gilg montre qu'il a compris l'importance des caractères végétatifs (port général, nervation des feuilles).

Van Tieghem (ll. cc.) apporte une contribution très fouillée à l'étude de notre groupe, en mettant en évidence beaucoup de caractères anatomiques et morphologiques qui ont presque complètement échappé à ses prédécesseurs. Les caractères tirés de la graine et de l'embryon se sont révélés très utiles pour la compréhension des relations entre les espèces et pour leur détermination précise. Malheureusement, ses travaux demeurent presque entièrement inutilisables sans une étude approfondie des échantillons d'herbier cités. Non content de scinder *Ouratea* en 4 genres dans un premier travail (1902 a), il en reconnaît 25 deux mois plus tard (1902 e) et 34 dans son mémoire (1902 g), dont 12 dans l'Ancien-Monde, qu'il rattache à la sous-tribu des *Campylosperminae* (caractérisée par le calice persistant et la graine courbe):

— Embryon isocolylé	
— Embryon accombant	
— Feuilles stipulées, à stipules persistantes	<i>Bisetaria</i>
— Feuilles ligulées	
— Inflorescence terminale	
— Inflorescence en panicule	<i>Campylospermum</i>
— Inflorescence en queue	<i>Campylocercum</i>
— Inflorescence latérale	<i>Cercinia</i>
— Inflorescence basilaire	<i>Cercanthemum</i>
— Embryon incombant	
— Embryon remplissant le noyau	
— Inflorescence terminale	<i>Notocampylum</i>
— Inflorescence latérale	
— Inflorescence terminant un rameau bifolié	<i>Diphyllopadium</i>
— Inflorescence terminant un rameau involucre	<i>Diphyllanthe</i>
— Embryon entouré d'un tissu spongieux	<i>Spongopyrena</i>
— Embryon hétérocotylé	
— Embryon à cotyléte interne	<i>Rhabdophyllum</i>
— Embryon à cotyléte externe	
— Inflorescence en panicule	<i>Monelasmum</i>
— Inflorescence en queue	<i>Exomicrum</i>

Cette classification représente un grand progrès, malgré ses défauts, parce qu'elle fait intervenir les caractères de l'embryon, souvent accompagnés d'un ou de plusieurs autres caractères distinctifs. Plusieurs genres proposés par van Tieghem ont pour nous la valeur de sections.

On peut déplorer rétrospectivement la course de vitesse engagée au début du XX^e siècle entre van Tieghem et Gilg pour s'assurer la priorité des espèces qu'une exploration toujours plus intensive de l'Afrique mettait à jour. La synonymie serait certes aujourd'hui plus réduite si ces auteurs, travaillant l'un à Paris, l'autre à Berlin, avaient collaboré. Chacun étudia un important matériel, provenant sensiblement des mêmes régions; 43 numéros seulement ont été étudiés à la fois par les deux auteurs sur les 250 connus à l'époque. Van Tieghem (1902 g) étudie plus de 120 numéros ignorés de Gilg qui, en 1903, en cite au moins 87 inconnus de l'auteur français. L'ensemble de ces échantillons représente déjà la grande majorité des espèces reconnues aujourd'hui.

L'exploration botanique du Congo ex-belge mise en valeur par Mildbraed (1914, 1922) et surtout par de Wildeman et Durand (1900) et de Wildeman (ll. cc.) accroît encore le nombre des espèces. La dernière vue synthétique de Gilg (1925) englobe ces nouveautés, à l'exception toutefois de la plupart des espèces décrites par van Tieghem, mais n'apporte aucun progrès substantiel dans la connaissance profonde des *Paleoouratea* africains. Sa clé de détermination est d'un usage très compliqué, parce que les espèces sont basées sur des critères assez flottants.

Les deux éditions successives du « Flora of West Tropical Africa » (Hutchinson et Dalziel 1927, 1954) améliorent la connaissance des espèces d'Afrique occidentale, permettant souvent aux collecteurs d'insérer sur le terrain des déterminations cor-

rectes. Keay établit, dans le cadre de cette Flore, la synonymie des espèces de van Tieghem, tâche devant laquelle ses prédécesseurs avaient reculé. Par contre, les espèces du reste de l'Afrique ont besoin d'une révision complète, de l'avis de tous les auteurs de flores régionales (Exell et Mendonça 1951, de Wildeman 1926-1929, etc.).

5. Contribution personnelle et classification proposée

Nous avons montré, dans un travail précédent (Farron 1963) que plusieurs caractères permettaient de restaurer le genre *Rhabdophyllum*, suffisamment fondé, à notre avis, sur les travaux de van Tieghem (1902 e, g). Nous avons également montré l'originalité du genre nouveau *Idertia*.

Il restait à prendre position, et c'est un des buts du présent travail, sur le reste des espèces, nommées jusqu'à présent *Ouratea* par la majorité des botanistes, et que van Tieghem avait regroupées dans les genres que l'on sait. Nous avions pressenti en 1963, également guidé par van Tieghem, que la césure dans « un genre *Ouratea* monolithique » pouvait se placer raisonnablement entre les espèces du Nouveau et de l'Ancien-Monde.

Un survol des *Ourateo* du Nouveau-Monde, d'après un lot représentatif d'échantillons d'herbier déposés au Conservatoire botanique de Genève, et la bibliographie consultée nous permettent d'affirmer qu'ils sont assez distincts de ceux d'Afrique pour qu'il faille extraire ces derniers du genre *Ouratea*, ainsi relégué au continent américain.

Mais quel nom donner aux *Ouratea* africains ? Ici van Tieghem, qui a fait douze genres des *Ouratea* de l'Ancien-Monde, nous laisse l'embarras du choix. Les lois de la priorité en nomenclature botanique nous aident à fixer notre décision, bien qu'elles nous obligent à nous appuyer sur l'opinion provisoire de van Tieghem (1902 h, février) et non sur son opinion définitive (1902 g, décembre). Dans ce cas particulier, l'opinion provisoire qui a dégagé le genre *Campylospermum* est judicieuse, puisque le nom fourni cadre avec l'étymologie. Certains des petits genres créés par van Tieghem seront utilisés, selon les mêmes critères, pour désigner les sections que nous avons reconnues. Rappelons que ce découpage en sections ne concernera que l'Afrique, où l'on rencontre tout de même dix « genres » sur les douze que comprend la sous-tribu des *Campylosperminae*.

Comme nous l'avons relevé précédemment (Farron 1963), *Rhabdophyllum* est le seul genre de ce groupe que nous conservons avec le même statut taxonomique. *Bisetaria* devient pour nous une première section de *Campylospermum*. *Campylospermum* s. str. correspond pour nous à la section du même nom. Il est fort probable que les genres *Campylocercum* et *Cercinia*, malgaches et asiatiques, rentrent dans cette section. *Cercanthemum* et *Spongopyrena* sont à réunir dans une même section *Cercanthenum*. *Notocampylum* passe du statut générique à celui de section. *Diphylanthie* et *Diphyllopodium*, *Monelasnum* et *Exomicrum* diffèrent trop peu entre eux et forment les premiers la section *Diphyllopodium*, les seconds la section *Monelasnum*. Enfin, rappelons pour mémoire que notre genre *Idertia* était pour van Tieghem un *Exomicrum*, très imparfaitement décrit puisque cet auteur n'a pu étudier la graine. Dans le tableau I apparaissent les principaux changements de statut proposés (voir aussi p. 226-228).

Farron	van Tieghem	Engler, Gilg (Planchon)
<i>Ourateae</i> (4 genres)	<i>Ourateae</i> (34 genres)	<i>Ouratea</i> (= <i>Gomphia</i>)
<i>Ouratea</i>	<i>Orthosperminae</i> (22 genres)	subgen. <i>Neoouratea</i> (= sect. <i>Engomphia</i>)
	<i>Campylosperminae</i> (12 genres)	subgen. <i>Paleoouratea</i> (= sect. <i>Gomphiastrum</i>)
<i>Rhabdophyllum</i>	<i>Rhabdophyllum</i>	sect. <i>Calophyllae</i>
<i>Campylospermum</i> sect. <i>Bisetaria</i>	<i>Bisetaria</i>	
sect. <i>Campylospermum</i>	<i>Campylospermum</i> ? <i>Campylocercum</i> ¹ ? <i>Cercinia</i> ¹	sect. <i>Reticulatae</i>
sect. <i>Cercanthemum</i>	<i>Cercanthemum</i> <i>Spongopyrena</i>	
sect. <i>Notocampylum</i>	<i>Notocampylum</i>	
sect. <i>Diphyllopodium</i>	<i>Diphyllanthe</i> <i>Diphyllopodium</i>	
sect. <i>Monelasmum</i>	<i>Monelasmum</i> <i>Exomicrum</i> (p.p.)	
<i>Idertia</i>	(<i>Exomicrum</i> p.p.)	

¹ « Genres » malgaches et asiatiques dont la position dans notre classification est incertaine.

TABLEAU 1. — Aperçu des principaux essais de classification des *Ourateae*.

II. MORPHOLOGIE COMPARÉE

Examinons quelques caractères de façon comparée. Ce sera l'occasion d'expliquer plusieurs termes morphologiques peu courants, et de soulever des problèmes plus généraux concernant certaines structures pour lesquelles notre interprétation diffère de celles admises jusqu'à présent. Les caractères micro-systématiques auxquels des auteurs comme Rothmaler (1950), Léonard (1957, 1958, 1962), Bodard (1954) accordent beaucoup d'importance seront expliqués ici.

1. Architecture

Toutes les *Ourateae* sont ligneuses, sans exception. Cependant leur port et leur taille sont assez variables. Nous trouvons (pl. I, 1-3):

- des arbustes à tronc droit très peu ramifié et à grandes feuilles (30-60 cm de longueur; exemples: *Campylosperrum subcordatum*, *elongatum*, *duparquetianum*) disposées obliquement et en bouquet terminal, qui nous paraissent correspondre au type pachycaule de Corner (1949);
- des arbustes à axe principal un peu ramifié, parfois sarmenteux ou à branches retombantes, possédant des feuilles plus ou moins embrassantes, encore grandes. (20-40 cm de longueur; exemples: *Campylosperrum schoenleitanum*, *amplectens*), qui paraissent marquer une transition vers le type leptocaulé;
- des arbustes (au sens d'Aubréville 1963 b) ou des sous-arbustes à tronc unique élancé, à ramification hiérarchisée, à feuilles de taille plus faible.

Nous ne connaissons pas l'architecture de *Campylosperrum unibricola* remarquable par ses très grandes feuilles. Il faudrait vérifier s'il existe vraiment des ochnacées-lianes, comme l'ont parfois relevé d'anciens collecteurs (Mocquerys, par exemple), ou s'il s'agit simplement de formes sarmenteuses. Les indications relatives à de très grands arbres (30 m) ne nous inspirent pas grande confiance. Les collecteurs forestiers sérieux ne mentionnent jamais de telles dimensions dans leurs notes de récolte.

2. La feuille

Nous devons à M. J. Mouton, de l'Institut de botanique de la Faculté des sciences de Paris, à Orsay, d'importantes suggestions qui ont été décisives pour notre étude des feuilles. Dans la forêt équatoriale, les fleurs et les fruits sont relativement peu abondants. Le systématiseur d'herbier a toujours à sa disposition des feuilles, s'il étudie un groupe où elles sont persistantes. Or, ces organes à croissance limitée nous laissent longtemps l'impression que l'on pouvait par eux « sentir » les distinctions spécifiques, sans pouvoir pour autant les exprimer, les communiquer. En réalité, les caractères des différentes parties de la feuille présentent un grand intérêt diagnostique.

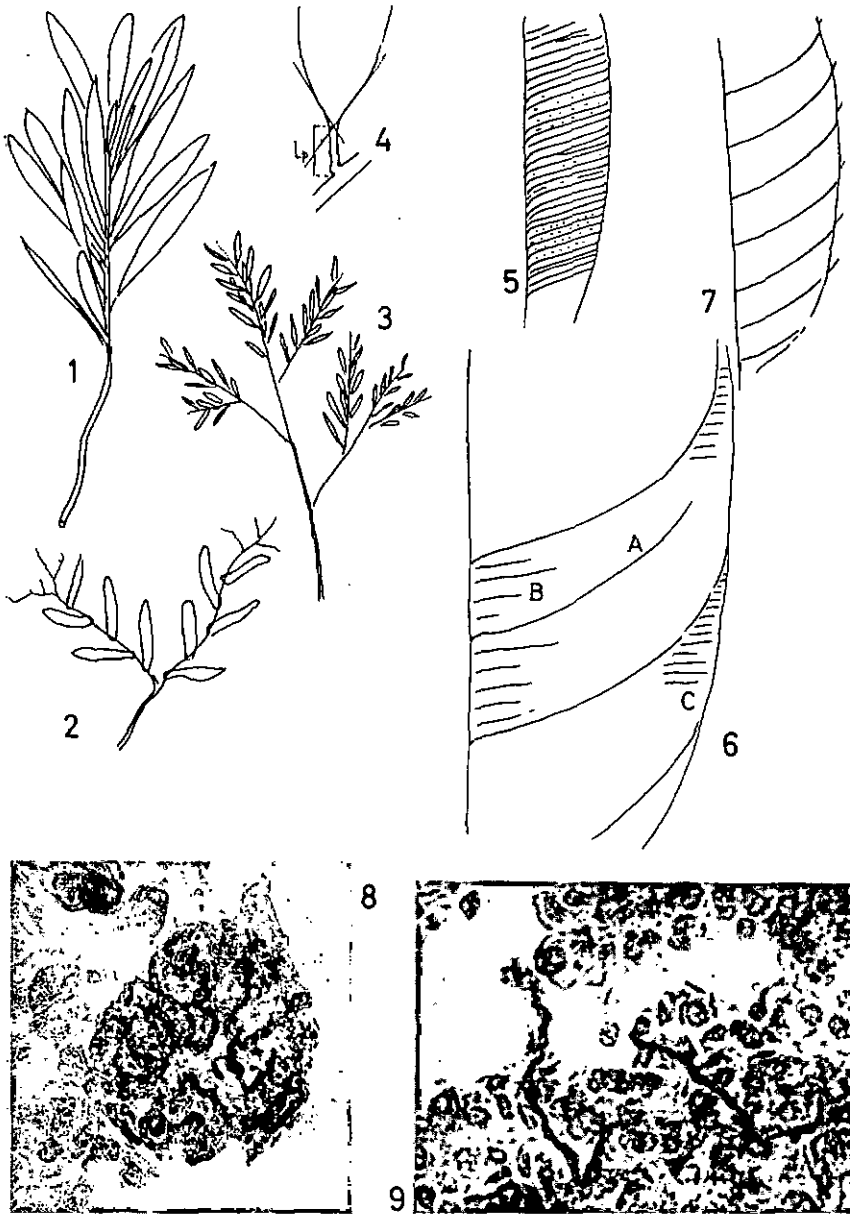


PLANCHE I. — 1, architecture de type pachycaule; 2, architecture de type à feuilles embrassantes; 3, arbuste à ramification hiérarchisée; 4, schéma du procédé utilisé pour mesurer la longueur du pétiole; 5, nervation foliaire diadrome; 6, nervation foliaire camptodrome; A, nervure subterminale; B, nervures intercalaires; C, nervures scalariformes; 7, nervation foliaire campto-craspédodrome; 8-9, *Rhabdophyllum affine*: 8, Antipode géante à « chromosomes géants »; 9, ces derniers isolés après écrasement de l'antipode.

A. LES STIPULES

Elles présentent des variations de position (latérales et libres ou intraaxillaires et \pm soudées) et de forme (filiformes ou triangulaires \pm allongées). Il est souvent difficile de les distinguer morphologiquement des écailles gemmaires et des bractées, sinon par leur position. Par exemple, les « bractées » de la base du pédoncule de l'inflorescence sont souvent des stipules très développées, persistantes, axillant une feuille atrophiée et rapidement caduque.

B. LE PÉTIOLE

La longueur du pétiole n'est pas toujours facile à apprécier, par suite de la décurrence du limbe ou de l'angle plus ou moins aigu qui le termine. Nous mesurons le pétiole à la face supérieure, à partir de l'insertion de la tige jusqu'à l'intersection des tangentes au point d'inflexion (voir pl. I, 4)

Le pétiole est presque toujours très court, sauf chez deux espèces où il dépasse 1 cm de longueur: *Campylospermum laeve* et *C. engama*; le limbe est en outre très longuement décurrent sur le pétiole chez cette dernière espèce.

C. LE LIMBE

a) Taille et surface

On peut classer les feuilles à la manière de Raunkiaer (1934) d'après leur surface, en adoptant la formule générale

$$25 \text{ mm}^2 \times 9^n$$

pour exprimer la surface maximum de chaque classe de grandeur n . La série des tailles croissantes donne alors les types suivants:

aphylle	0 mm ²
leptophylle	0-25 mm ²
nanophylle	0,25-2,25 cm ²
microphylle	2,25-20,25 cm ²
mésophylle	20,25-182,25 cm ²
macrophylle	182,25-1640,25 cm ²
mégaphylle	> 1640,25 cm ²

Certains *Rhabdophyllum*, les *Rhabdophyllum refractum* et *welwitschii*, ainsi que le *Campylospermum lecomtei* et l'*Idertia morsonii* sont à la limite supérieure du type microphylle. La grande majorité de nos espèces entrent dans la classe des mésophylles. On peut considérer sans aucun doute comme macrophylles les *Campylospermum subcordatum*, *klainei* et *umbricola*.

b) Denture

Les feuilles des *Ourateae* sont rarement fortement dentées. On peut adopter la classification de Lawrence (1951) qui distingue les feuilles entières, ondulées, sinuées, dentées, serrées et « révolutes ». D'une manière générale, la denture s'accroît de la base du limbe, souvent entier, à l'extrémité apicale de la feuille.

c) *Nervation*

Toutes les feuilles, dans notre groupe, sont penninerves. La terminologie de Mouton (communication verbale et feuille ronéotypée) permet d'y discerner 3 types de nervation.

- Le type diadrome (pl. I, 5), qui caractérise le genre *Rhabdophyllum* et le *Campylospermum lecontei*. Il offre des nervures secondaires nombreuses et parallèles entre elles, pratiquement toutes de même calibre. On peut trouver des ramifications dichotomiques, peu souvent il est vrai, mais le fait mérite d'être signalé à cause de sa rareté chez les angiospermes.
- Le type camptodrome (pl. I, 6), qui est le plus largement répandu. Il est caractérisé par une nervation secondaire partant à angle presque droit et s'infléchissant progressivement pour devenir tangente à la marge.
- Le type craspédodrome, qui suppose des nervures rectilignes sécantes à la marge, ne se rencontre pas à l'état pur dans notre groupe. Nous trouvons chez *Iderfia* — et dans aucun autre groupe des *Ourateae* — des nervures s'infléchissant quelque peu avant de couper la marge. Il est donc convenable de nommer ce type intermédiaire (Pl. I, 7) campto-craspédodrome.

Il y a chez certaines espèces (*Campylospermum leouzeyi*, *C. strictum*, etc.) une tendance à l'acrodromie. Une ou plusieurs nervures secondaires s'infléchissent à tel point qu'elles se terminent dans l'acumen.

Le nombre des nervures secondaires est assez constant dans une espèce donnée et ne varie pas beaucoup avec la taille de la feuille. Pour dénombrer ces nervures avec précision, il ne faut tenir compte que de celles qui atteignent le bord du limbe, après un parcours plus ou moins long. En effet on trouve assez souvent, dans un champ intersecondaire, une nervure assez forte qui n'atteint pas tout à fait la marge et se perd aux $\frac{2}{3}$ ou aux $\frac{3}{4}$ de la distance entre la nervure médiane et le bord. Nous proposons ici de la nommer nervure subterminale (pl. I, 6A).

Partant toujours de la nervure médiane, nous distinguons en outre (à la suite de Mouton) les nervures intercalaires (pl. I, 6B).

Les nervures d'ordre supérieur (pl. I, 6C) sont presque toujours du type que nous appelons scalariforme (J. Mouton préfère l'expression de nervation plumeuse-pectinée). Elles paraissent prolonger, à la périphérie du limbe, les nervures intercalaires dont elles ont la même orientation. Il se peut qu'à l'intérieur de l'espace entre deux « échelons » on retrouve une nervation scalariforme, perpendiculaire à la précédente, donc de 4^e ordre, et ainsi de suite jusqu'au 5^e ordre (cf. *Campylospermum sacleuxii*).

d) *Consistance et épaisseur*

Ces deux notions sont bien malaisées à distinguer en herbier, et sont souvent confondues. Pour connaître l'épaisseur, le seul moyen est de la mesurer sur des coupes transversales. L'abondance plus ou moins grande du sclérenchyme permet

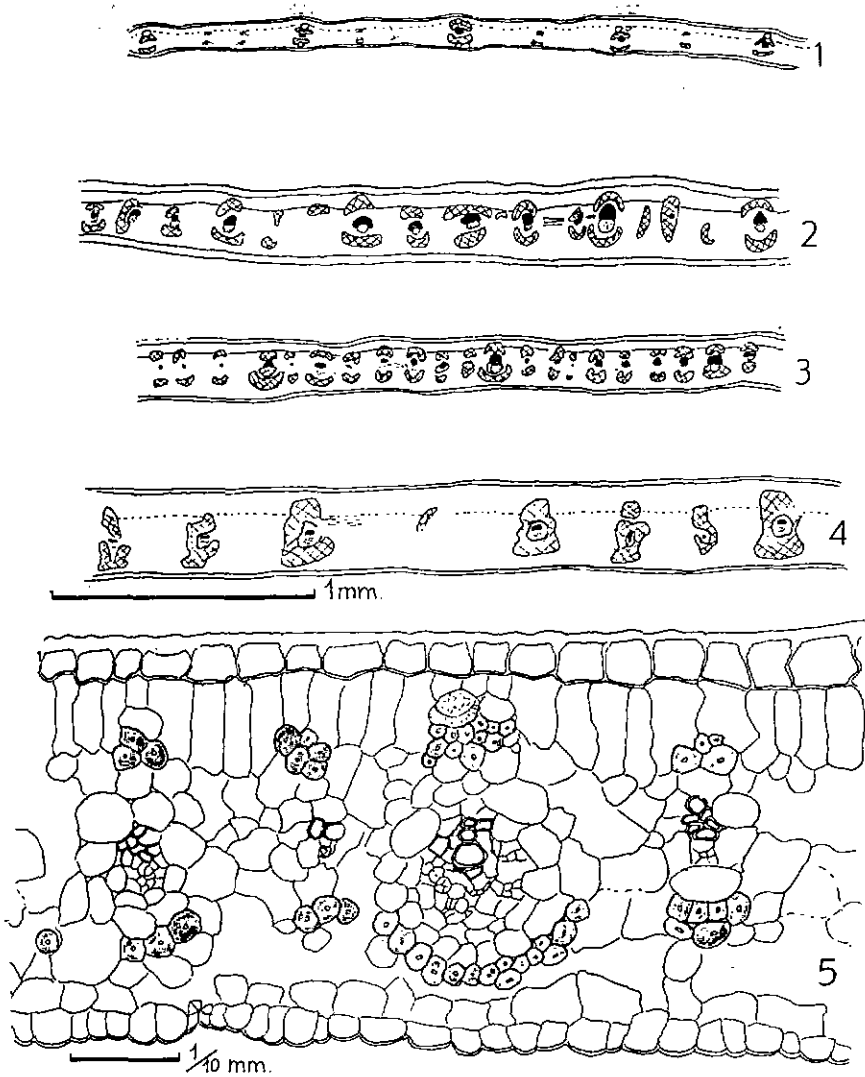


PLANCHE 11. — Coupes anatomiques de feuilles: 1, *Rhabdophyllum affine* (Côte-d'Ivoire); 2, *Rh. arnoldianum* var. *arnoldianum* (d'après Mildbraed 8867); 3, *Rh. rigidum* (d'après Troupin 4642); 4, *Rh. calophyllum* (d'après Klaine 322); 5, *Rh. rigidum* (d'après Troupin 4642).

sur les mêmes coupes de se faire une idée de leur consistance. Dans les exemples que nous connaissons (cf. pl. IV, 1-5) l'épaisseur croissante s'accompagne en même temps d'une importance plus grande des massifs de sclérenchyme.

e) *Structure des stomates*

Dans un travail antérieur, nous avons décrit les deux types de stomates paracytique et pseudoanomocytique (Farron 1963: 204-206). Cette constatation était étayée par l'examen des espèces suivantes, où l'on rencontre la structure paracytique: les *Rhabdophyllum letestui*, *thonneri*, *affine*, *welwitschii*, *refractum*, *arnoldianum* (les trois variétés), *calophyllum*, *bracteolatum*, *rigidum*, *buchholzii* et l'échantillon Morel 117, soit toutes les espèces connues du genre *Rhabdophyllum*. La structure pseudoanomocytique se retrouve chez les *Campylospermum lecomtei*, *duparquetianum*, *dybovskii*, *scheffleri*, *amplectens*, *schoenleinianum*, *squamosum*, *glaberrimum*, *sulcatum*, *flavum*, *vogelii*, *reticulatum* var. *reticulatum* et var. *turnerae*, *densiflorum* et chez l'*Idertia morsonii*.

3. *Les inflorescences*

a) *Classées d'après leur position*

L'inflorescence est dite terminale lorsqu'elle est à l'extrémité des rameaux feuillés non spécialisés. Les feuilles s'amenuisent graduellement vers le haut, passant à l'état de bractées du rachis, ou du pédoncule. C'est le type le plus répandu chez de nombreuses espèces, et des sections entières, de *Campylospermum* (sect. *Manelasium*).

L'inflorescence est subterminale (intercalaire selon Eames 1961) lorsqu'elle naît à l'aisselle des écailles du bourgeon terminal. Après une période de repos, une nouvelle pousse feuillée doit sortir de ce bourgeon, et il est possible que les restes de l'inflorescence apparaissent alors latéraux (exemple: *Campylospermum lecomtei*).

L'inflorescence est latérale lorsqu'elle est axillaire de feuilles ou de bractées non situées sur le bourgeon terminal. C'est le cas des *Rhabdophyllum* et de la section *Cercanthemum* du genre *Campylospermum*. Une variante intéressante de ce type est celle où des rameaux latéraux spécialisés, munis de feuilles différentes de celles de l'axe feuillé principal, portent une ou plusieurs inflorescences. C'est le cas chez quelques *Campylospermum* pachycaules: les *C. subcordatum*, *duparquetianum* et *klainei*.

b) *Classées d'après leur type*

Pour expliquer les inflorescences des *Ourateae*, il faut étudier d'abord la nature des « glomérules » floraux, ensuite la structure de l'ensemble parfois compliqué qui résulte de la présence de très nombreux glomérules sur une même inflorescence.

Chez le *Campylospermum umbricola*, objet le plus favorable à l'observation, on voit que ces glomérules ne sont pas autre chose que des cymes bipares contractées. L'observation est assez facile lorsque les moignons des pédicelles subsistent encore sur les ramifications principales. A l'extrémité distale de l'inflorescence, les fleurs paraissent isolées. Mais on observe sur le moignon 2 bourgeons latéraux, avortés, entourés chacun de deux préfeuilles (pl. III, 1-4). Un peu plus bas sur l'inflorescence, on trouve des « glomérules » à trois moignons (donc trois fleurs développées), dont les deux externes portent chacun 2 bourgeons latéraux avortés. La fleur centrale n'en porte aucun, c'est donc la fleur terminale d'une cyme bipare. Plus bas encore, ce-

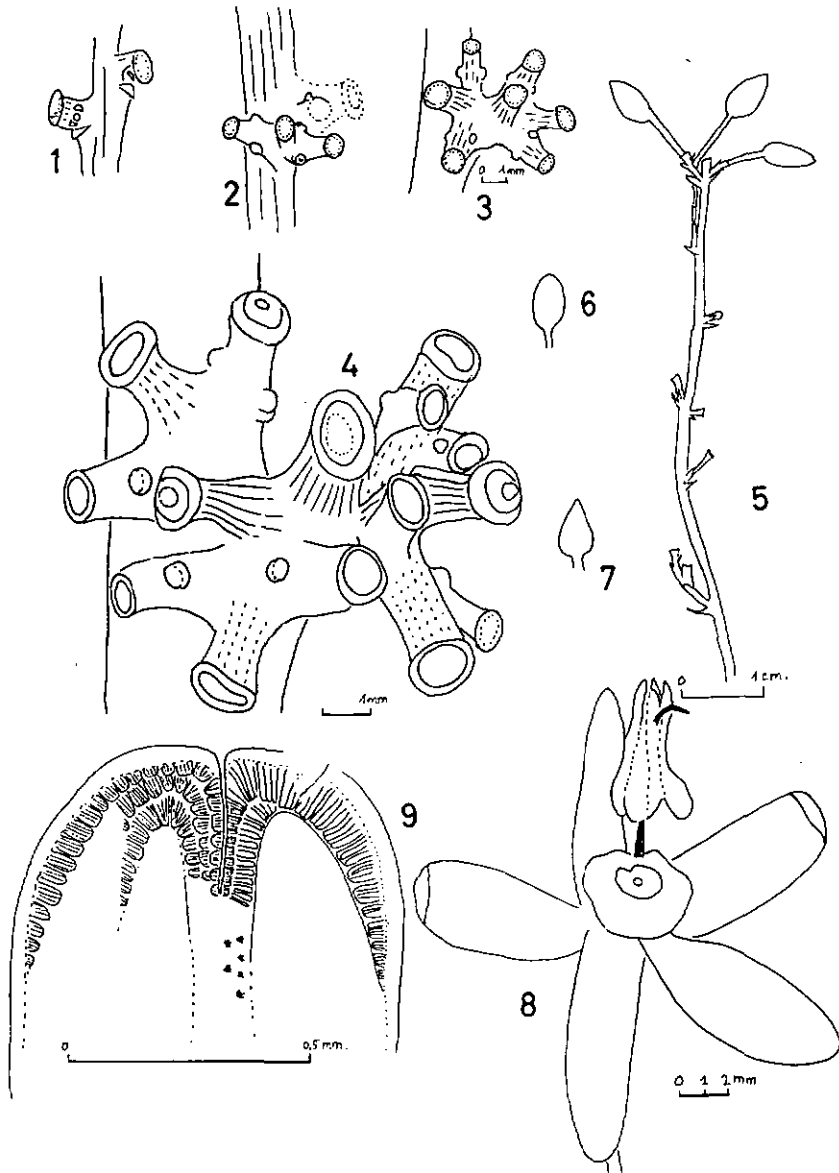


PLANCHE III. — 1-4, glomérules floraux de *Campylospermum umbricola* (d'après Zenker 4054); 5, inflorescence de *Rhabdophyllum thonneri*; 6, bouton floral, type *Idertia* et *Ochna*; 7, bouton floral, type *Rhabdophyllum* et *Campylospermum*; 8, anthères accolées formant un manchon autour du style, chez *Campylospermum laxiflorum*; 9, assise mécanique des anthères, chez *Rhabdophyllum affine*.

processus continue. On peut aisément prévoir que le développement des bourgeons avortés entraînera un « glomérule » à 7 fleurs, ce que l'observation vient confirmer. On peut alors compter 8 bourgeons avortés, deux à deux sur les moignons de dernier ordre. Nous avons poursuivi l'observation détaillée de glomérules de 15 fleurs, agencés selon le même principe. Parfois, le développement de la cyme est privilégié d'un côté, et nous n'aurons que 5 ou 11 fleurs. Au-delà de 15 fleurs, l'enrichissement de l'inflorescence se fait selon un principe différent. L'axe de la fleur terminale s'allonge, et nous obtenons des rameaux d'autant plus longs que l'on s'approche davantage de la base de l'inflorescence. Sur les rameaux comme sur le rachis on observe un appauvrissement acropète des cymes.

Comment faudra-t-il nommer l'ensemble de cette inflorescence ? Nous avons vu que les cymes étaient capables de se développer jusqu'à une certaine richesse, et qu'au-delà un autre processus prenait le pas et imprimait à l'inflorescence sa forme générale. Pour interpréter l'inflorescence entière, il faut donc compter la cymule pour une fleur isolée, et l'ensemble des cymules donne alors une grappe ou un épi, selon que les cymules sont pédonculées ou sessiles. Les expressions de grappe ou d'épi de cymules nous paraissent donc les mieux appropriées à désigner ces types d'inflorescences. Les formes très diverses de ces inflorescences peuvent s'expliquer par l'équilibre réalisé entre le développement des cymes et celui du système de rameaux qui les portent.

Tous les *Campylospermum* nous paraissent répondre à cette même structure. Chez *Rhabdophyllum*, les cymes, au lieu d'être bipares, sont unipares (pl. III, 5).

Nous appelons pédoncule l'axe commun de l'inflorescence jusqu'à la première ramification ou la première cymule; rachis l'axe principal jusqu'à l'apex; et pédicelle l'axe de chaque fleur, représentant la ramification ultime du rachis. La longueur de l'inflorescence est mesurée de la base du pédoncule à l'apex.

4. La fleur

La structure de la fleur est relativement uniforme. Elle ne permet donc pas, sauf exception, de porter un diagnostic précis.

A. LA PRÉFLORAISON

On doit à van Tieghem (1902 d, g) des précisions sur la préfloraison quinconce engrenée des sépales. Les pétales présentent une modification de la préfloraison tordue, dite cloisonnée par van Tieghem (1902 g: 181-182), déjà signalée du reste par Richard (1845, cité par van Tieghem l.c.: 182, nota).

B. FORME DES BOUTONS

Elle permet d'établir un diagnostic rapide de certains genres et espèces. En effet, les *Oclina* et *Idertia* sont caractérisés par des boutons ellipsoïdaux ou sphéro-cylindriques (pl. III, 6), les *Campylospermum*, *Ouratea* et *Rhabdophyllum* par des boutons sphéro-coniques (pl. III, 7). Un bouton arrondi à l'extrémité caractérise plusieurs espèces de *Campylospermum* (*C. dybovskii*, *C. umbricola*, etc.).

C. LE PÉDICELLE

Le pédicelle est composé de deux parties distinctes, reliées entre elles par une articulation de position variable qui joue le rôle de point d'abscission de la fleur ou du fruit. Une fois la fleur ou le fruit tombé, il reste la partie basale, qui a la forme d'un moignon plus ou moins long, et qui porte les préfeuilles ou leurs cicatrices, munies elles-mêmes d'un bourgeon dormant à leur aisselle.

La partie (distale) qui se trouve en-dessus de l'articulation est plus délicate à interpréter. Elle ne porte jamais de préfeuille. Elle est généralement d'une couleur différente de celle de la partie basale, à l'anthèse déjà et surtout à la nouaison, où elle revêt la couleur rouge du calice fructifère. Elle s'élargit plus ou moins, parfois seulement sous le calice, parfois sur toute sa longueur. Cette partie distale du pédicelle rappelle beaucoup le péricleadium des liliacées, étudié notamment par Schlittler (1953). Mais nous ne pouvons ici que soulever ce problème qui mériterait d'être repris avec du matériel vivant.

La hauteur de l'articulation a parfois une importance diagnostique. On la trouve dans la clé de détermination de la section *Calophyllae* de Gilg (1903), ainsi que dans Hutchinson et Dalziel (1927, 1954). Ce caractère doit cependant être employé avec prudence, car l'articulation du pédicelle peut se trouver à des hauteurs très diverses dans la même espèce et, bien plus, dans une même inflorescence. En effet, la hauteur de l'articulation, chez les *Rhabdophyllum* tout au moins, dépend beaucoup de la position de la fleur sur l'inflorescence: la fleur terminale a souvent un moignon plus long que les latérales.

D. LE CALICE

La distinction entre les *Ouratea* et les autres *Ourateae* d'après les sépales caducs ou persistants nous paraît absolument rigoureuse. La caducité des sépales constitue un excellent caractère d'organisation. On peut à ce trait distinguer à coup sûr un *Ouratea* américain d'une *Ouratea* paléotropicale. La persistance, bien plus l'accrescence des sépales implique une organisation complètement et profondément distincte. Dans une description des *Ourateae* paléotropicales, il est utile de mentionner les dimensions des sépales sur la fleur et sur le fruit.

E. LA COROLLE

Elle peut être rotacée (chez *Rhabdophyllum*) ou en coupe évasée (chez certains *Campylospermum*). Ce détail n'est d'ailleurs bien visible que sur les fleurs fraîches. La forme des pétales (munis ou non d'un onglet, échancrés ou non), leur consistance plus ou moins charnue peuvent constituer de bons critères systématiques, au niveau de l'espèce.

F. L'ANDROCÉE

Les faits concernant la diplo- et la méristémonie sont bien connus chez les *Ourateae*.

Le *Campylosperrum zenkeri* montre une tendance à la zygomorphie que l'on n'a jamais signalée chez les *Ourateae*. Les filets sont courts d'un côté de la fleur et plus longs de l'autre. Cela surprend moins si l'on sait que dans les autres tribus des ochnacées on rencontre parfois une légère zygomorphie qui affecte le plus souvent l'androcée (*Luxemburgia*, *Poecilandra*, *Testulea*).

Les anthères sont souvent accolées sur toute leur longueur, et très souvent caduques. Il arrive que leur ensemble, qui forme un manchon autour du style (pl. III, 8), se détache en même temps. Toutes les anthères paraissent alors soudées.

La surface de l'anthère est munie de papilles. L'anthère est souvent ridée transversalement, évoquant, avec sa base élargie et ses deux pores, une miniature de trompe d'éléphant.

On sait que la plupart des *Ourateae* ont des anthères poricides et que les anthères d'un certain nombre d'espèces offrent au contraire une déhiscence longitudinale. Disons d'emblée que dans notre groupe toutes les espèces ont des anthères poricides, mais que les deux structures sont présentes dans le même genre *Ochna*.

Un éclaircissement au lactophénol nous a montré (pl. III, 9) que le pore est bien plutôt une courte fente apicale, pourvue d'une assise mécanique très bien constituée. La présence d'une telle assise mécanique rend moins étonnante la coexistence, dans un même genre (*Ochna*), de deux structures si différentes au premier abord.

5. Le gynécée

A. LE SAC EMBRYONNAIRE

Rappelons ce que nous avons écrit précédemment (Farron 1957 b) au sujet d'*Ouratea affinis* (= *Rhabdophyllum affine* ssp. *acutissimum*), où nous avons trouvé des « chromosomes géants » dans les antipodes. Nos dessins et photographies avaient été faits sur des préparations coupées au microtome à paraffine. Les deux photographies publiées ici proviennent d'écrasements avec coloration au carmin acétique, réalisés en 1958 en Côte-d'Ivoire. Il a été possible d'isoler à la pince fine chaque antipode géante avant l'écrasement (pl. I, 8) et même d'isoler quelques chromosomes géants (pl. I, 9). Le *Rhabdophyllum affine* ssp. *acutissimum* est incontestablement l'objet favorable à cette étude, et même à une étude plus détaillée que nous avons l'intention de faire un jour. De nombreux travaux récents, consacrés à la polyploïdie intraindividuelle, témoignent de l'intérêt de ces structures.

B. LE PISTIL ET LE FRUIT

Le gynécée des *Ourateae* offre une disposition bien curieuse qui a fait déjà couler beaucoup d'encre, et a suscité des controverses depuis de Candolle (1811) jusqu'au travail récent de Baum (1951) qui s'oppose aux conceptions exprimées jadis par Oliver (1868), Eichler (1875), Gilg (1895, 1903, 1925) et Hutchinson et Dalziel (1927). Nous renvoyons à ces auteurs pour la discussion. Il nous importe ici de préciser les termes employés dans les descriptions. Bornons-nous à signaler que d'après Baum (1951), le gynécée est syncarpe à l'époque de la floraison, ce que l'auteur démontre par l'existence de connexions vasculaires certaines entre le style et les

parties stérile et fertile du carpelle. A la fructification, le gynécée devient apocarpe (« ökologische Apokarpie » de Baum) non parce que les connexions vasculaires disparaissent, mais parce que les carpelles ont chacun sur le tore une région d'abscission propre.

Nous avons conscience que les termes consacrés par l'usage dans la description des *Ourateae* ne correspondent pas entièrement à leur réalité botanique. On distingue usuellement les méricarpes portés par un tore. Il est bon de rappeler que les méricarpes des ochnacées ne sont pas homologues de ceux des ombellifères ou des labiées, par exemple, et que le « tore » n'est pas l'équivalent de celui des renonculacées. Ce que nous appelons tore pour nous conformer à l'usage représente en réalité, selon Baum (1951), la partie stérile des carpelles.

Quelques mots encore pour souligner la convergence entre la structure du fruit des ochnacées et une graine arillée, dont Corner (1949) relève que la plupart sont noires avec une arille rouge. Remplaçons graine par méricarpe et arille par tore, nous trouvons une analogie frappante entre les deux structures, tant au point de vue de la forme que de la couleur et de la valeur qu'on peut leur attribuer pour la dissémination (transport par les animaux).

a) *Le tore*

La forme du tore est très variable suivant le nombre de méricarpes qui parviennent à maturité. Seules les parties du tore situées sous les méricarpes prennent leur développement maximum. Les parties du tore situées sous les carpelles avortés se développent beaucoup moins. Il est donc difficile de tenir compte de la forme du tore dans la description des espèces.

b) *Les méricarpes*

Les méricarpes, eux, ont approximativement la même taille qu'ils soient uniques ou quatre à cinq sur le même tore. Nous avons pu le vérifier en mesurant une grande quantité de méricarpes isolés, jumeaux, trijumeaux et quadrijumés de *Campylospermum flavum*. Il ressort de ces mesures (voir tableau 2) que le fait qu'un fruit possède un ou plusieurs méricarpes n'influence guère la longueur (et la taille générale) de ceux-ci. Tout au plus peut-on relever une légère réduction, presque insensible à l'œil nu, de la taille des méricarpes jumeaux par rapport aux méricarpes isolés.

Le nombre des méricarpes qui se développent sur un même fruit peut dépendre d'une cause spécifique. Il n'est pas possible de délimiter rigoureusement les espèces ou les groupes d'espèces au moyen de ce caractère, mais il nous semble que les *Campylospermum* isocotylés ont plus fréquemment quatre ou cinq méricarpes développés alors que les *Campylospermum* hétérocotylés (section *Monelasmun*) n'en développent généralement qu'un ou deux par fruit.

Les méricarpes eux-mêmes fournissent des éléments comparatifs de valeur générique.

L'enveloppe fibreuse (exo- et mésocarpe) est très mince chez les *Ouratea*; elle est plus épaisse chez les *Idertia*, *Campylospermum* et *Rhabdophyllum*.

Le méricarpe présente une côte dorsale saillante chez la plupart des *Campylospermum* et chez les *Rhabdophyllum*, alors qu'une telle formation semble manquer

chez les *Idertia*. Cette côte est d'ailleurs surtout visible sur le sec. Elle correspond à la nervure médiane du carpelle et semble marquer une zone de moindre résistance à l'ouverture. Bien qu'il n'y ait pas de véritable déhiscence, une forte pression sur les méricarpes des échantillons que l'on dessèche provoque parfois une pseudodéhiscence

Classe de longueur (mm)	Nombre de méricarpes				
	4-jumeaux	3-jumeaux	jumeaux	isolés	total
6.5 - 7.0	—	1	3	3	7
7.1 - 7.5	—	—	2	6	8
7.6 - 8.0	1	—	9	7	17
8.1 - 8.5	—	3	11	19	33
8.6 - 9.0	3	7	35	102	147
9.1 - 9.5	—	7	29	111	147
9.6 - 10.0	—	—	11	60	71
10.1 et plus	—	—	—	6	6
Total	4	18	100	314	436
Total des fruits	1	6	50	314	371

TABLEAU 2. — Longueur des méricarpes de *Campylospermum flavum*. (Les mesures, faites sur le frais, au $\frac{1}{10}$ de mm, au moyen d'un pied à coulisse, sont regroupées pour des raisons pratiques par classes de longueur de 0.5 mm).

que nous n'avons jamais observée dans les conditions naturelles. Ailleurs cette pseudodéhiscence (particulièrement dans la section *Monelasmum*) affecte les flancs du méricarpe qui se fend partiellement à l'endroit de moindre résistance situé entre les deux parties pliées de l'embryon. Pratiquement, en herbier, on peut reconnaître une espèce de la section *Monelasmum* à ce caractère.

C. L'EMBRYON DANS LA GRAINE MÛRE

A la suite de van Tieghem, nous avons examiné systématiquement l'embryon de toutes les espèces où il était possible de le faire sans compromettre l'intégrité du matériel d'herbier mis à notre disposition. Cette étude a été exposée dans un travail précédent (Farron 1963). Depuis lors, nous avons examiné beaucoup d'autres embryons, si bien que l'opinion émise alors s'est précisée. Nous renvoyons pour la terminologie à ce travail (l.c.: 201), qui reste valable dans ses grandes lignes.

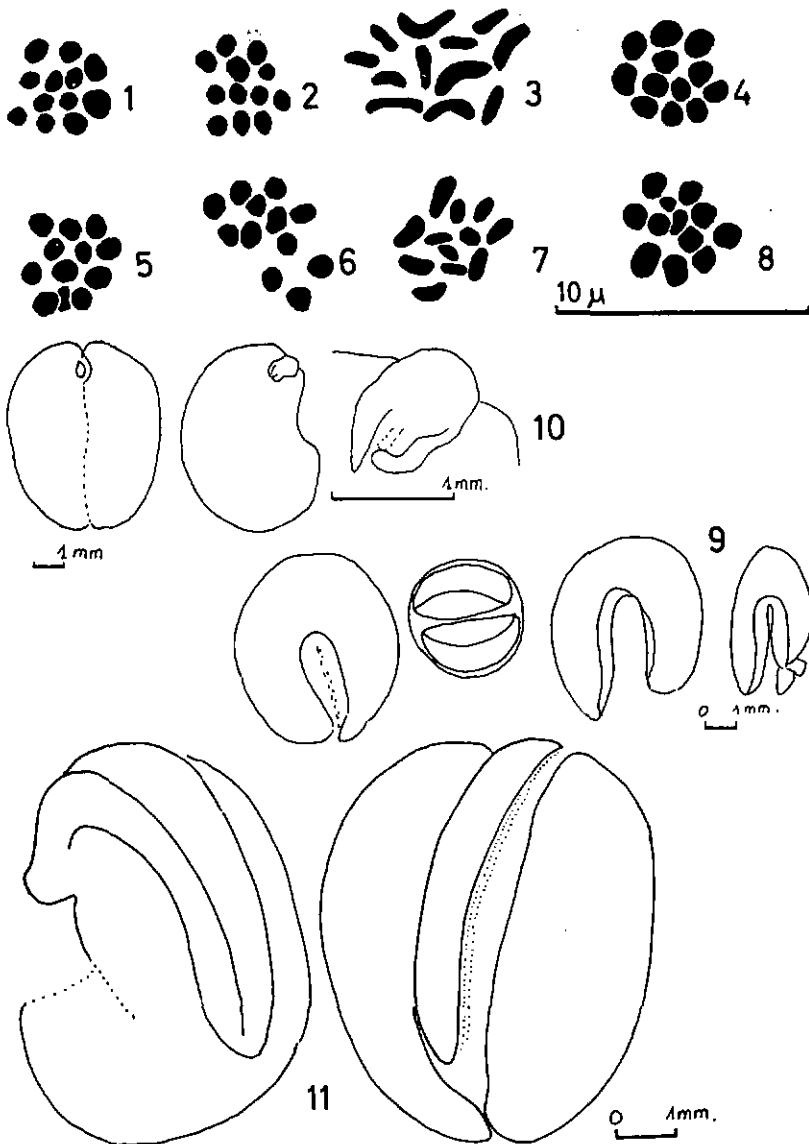


PLANCHE IV. — 1-8, plaques chromosomiques (pour les provenances, voir le tableau 3, p. 209): 1, *Idertia morsonii* (mét. I); 2, *Rhabdophyllum calophyllum* (mét. I); 3, *Campylospermum flavum* (mit. poll.); 4, *C. reticulatum* (mét. I); 5, *C. sulcatum* (mét. I); 6, *C. oliveranum* (mét. II); 7, *C. squamosum* (mét. I); 8, *C. glaberrimum* (mét. I); 9, embryon isocotylé incombant (*C. subcordatum*, d'après Roberty 1939); 10, embryon isocotylé accombant (*C. dybovskii*, d'après Vermeesen 1222); 11, embryon anormal à deux cotylédons égaux, en position accombante, et un troisième petit, en position incombante (*C. dybovskii*).

La distinction d'une série incombante (pl. IV, 9), avec les types II, VI, VII et VIII, et d'une série accombante (pl. IV, 10), avec les types Ia, Ib, III, IV et V, reste valable. La flèche qui, dans le tableau cité, conduit du type VI au type IX a peut-être été tracée un peu imprudemment. Nous nous attendions trop à découvrir des intermédiaires entre les types VI et IX, et à notre grande surprise nous avons trouvé (une fois) un intermédiaire entre les types V et IX, soit entre un type de la série accombante et un type de la série incombante. Cet embryon intermédiaire (pl. IV, 11), appartenant à *Campylospermum dybovskii* (qui généralement présente un embryon du type V) porte trois cotylédons, dont deux sont normalement constitués et dans la position accombante normale pour ce type, et un troisième rudimentaire, qui occupe par rapport aux deux autres la position que la cotylette prend dans un embryon hétérocotylé externe ! Nous ne nous prononçons pas sur la dérivation du type IX qui peut être issu de l'incombance comme de l'accombance, et peut-être même, par convergence, du type V pour certaines espèces et du type VI pour d'autres.

Une dernière remarque concerne la série accombante. Dans notre travail (Farron 1963: 202), les espèces africaines isocotylées accombantes nous paraissaient rares, et nous en faisons plutôt « une spécialité malgache et asiatique ». Nous connaissons les cas du *Campylospermum lecomtei* et du *C. dybovskii* par les observations de van Tieghem. Les observations de cet auteur sur le *Campylospermum elongatum* étaient contradictoires. Nous avons pu établir sur une bonne douzaine de dissections d'embryons chez ces deux espèces que l'isocotylie accombante y était absolument constante. Depuis lors, nous avons découvert cette disposition chez trois espèces nouvelles décrites récemment par nous (*Campylospermum letouzeyi*, *C. descoingsii* et *C. katangense*). C'est dire l'importance que revêt pour les *Campylospermum* d'Afrique l'examen de l'embryon.

III. ETUDE DE DIFFÉRENTS TYPES DE VARIATION

Nous avons choisi d'étudier différents types de variation au moyen de méthodes statistiques, ce qui nous a permis de mieux prendre position sur la hiérarchie de certains taxa.

Chez les *Idertia*, genre à aire fragmentée, nous avons étudié la variation de la forme et des dimensions des feuilles sur le peu de matériel connu. Cette variation ne paraît pas être continue, ce qui nous autorise à maintenir au rang d'espèces, au moins pour l'instant, les différents taxons reconnus. Toutefois, le matériel connu de ce genre est encore bien insuffisant et ne permet pas de traitement statistique significatif. Nous renonçons donc à publier ici le détail des mesures effectuées.

Chez le *Rhabdophyllum affine*, nous sommes en face d'une variation « en échiquier » où des sous-espèces géographiques sont distinguées.

Enfin chez le *Rhabdophyllum arnoldianum*, nous observons une variation clonale qui se traduit par la distinction de variétés.

Il eût été intéressant d'étudier aussi la variation d'une série écophyllétique (voir p. 216) qui n'a pu être entreprise faute de temps; la variation est encore plus compliquée à saisir chez les espèces ou groupes d'espèces de la section *Monelasium*, et il serait intéressant d'étudier plus à fond les taxa attachés aux *Campylospermum reticulatum*, *C. vogelii* et *C. laxiflorum*, ainsi que la « superespèce » *C. sulcatum*.

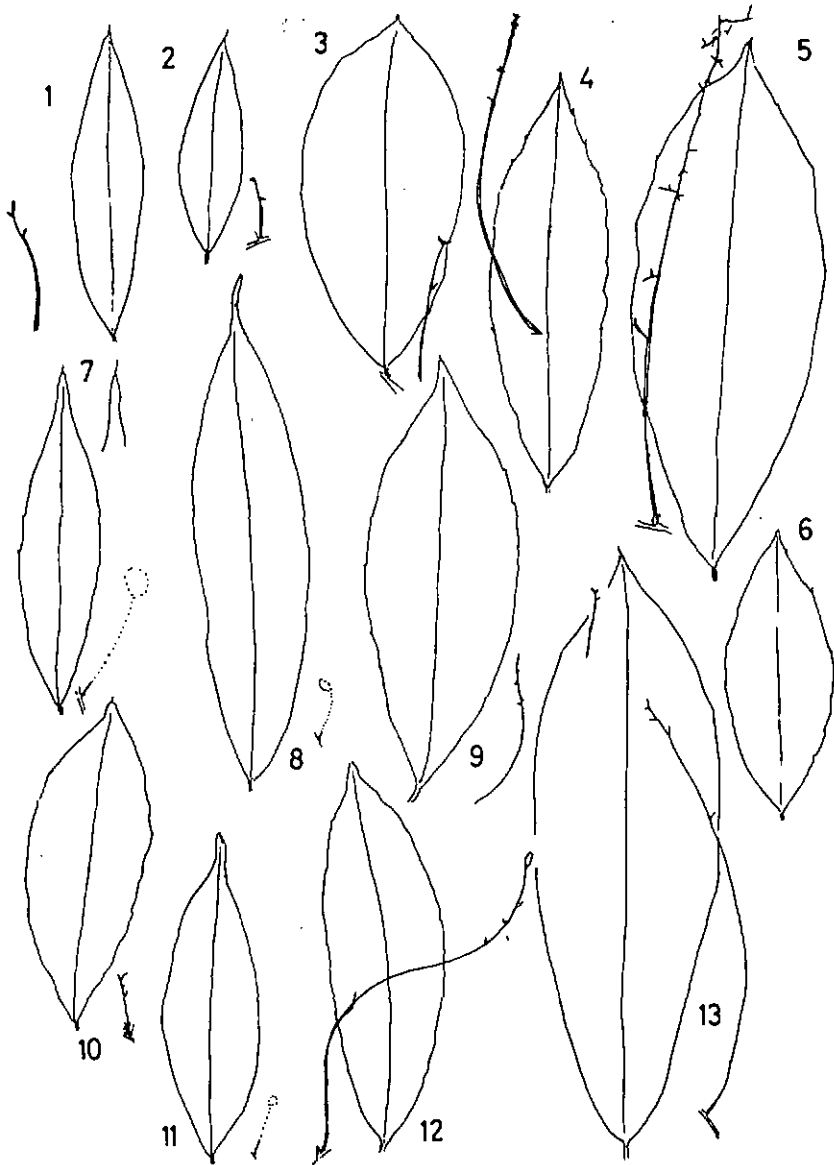


PLANCHE V. — *Rhabdophyllum* affines, silhouettes de feuilles et d'inflorescences: 1-3, ssp. *monanthum* (1, Glanville 171; 2, Scott Elliott 5916; 3, Leeuwenberg 2916); 4-5, ssp. *acutissimum* (4, de Wit 7190; 5, de Wilde 540); 6-7, incertae (6, Irvine 2385; 7, Robertson 118); 8, ssp. *pauciflorum* (Staudt 576); 9-10, ssp. *affine* (9, Brennan 8980; 10, Vogel 104); 11, incerta (Mildbraed 10742); 12-13, ssp. *myrioneurum* (12, Zenker 536; 13, Letozey 3258) [réduit de 42,3 %].

1. Etude des taxa gravitant autour de *Rhabdophyllum affine*

Au temps de Hooker (Oliver 1868) on distinguait le *Gomphia affinis* du *Gomphia calophylla*, en Afrique occidentale. Il y a suffisamment de bons caractères pour séparer ces deux espèces. Gilg (1903) a distingué, sous les noms d'*Ouratea pauciflora*, *acutissima*, *myrioneura*, *stenorhachis* et *affinis*, un ensemble d'espèces, reprises d'ailleurs par Hutchinson et Dalziel (1927, 1954), très difficiles à déterminer. Keay (note manuscrite dans l'herbier de Kew) se déclarait très insatisfait de ces distinctions spécifiques, mais ne disposait à ce moment ni du temps ni du matériel nécessaire pour étudier ces taxa. Cette opinion, ainsi que le polymorphisme (voir pl. V) que nous avons constaté nous-même en Côte-d'Ivoire, nous ont décidé à aborder ce problème sur une base statistique.

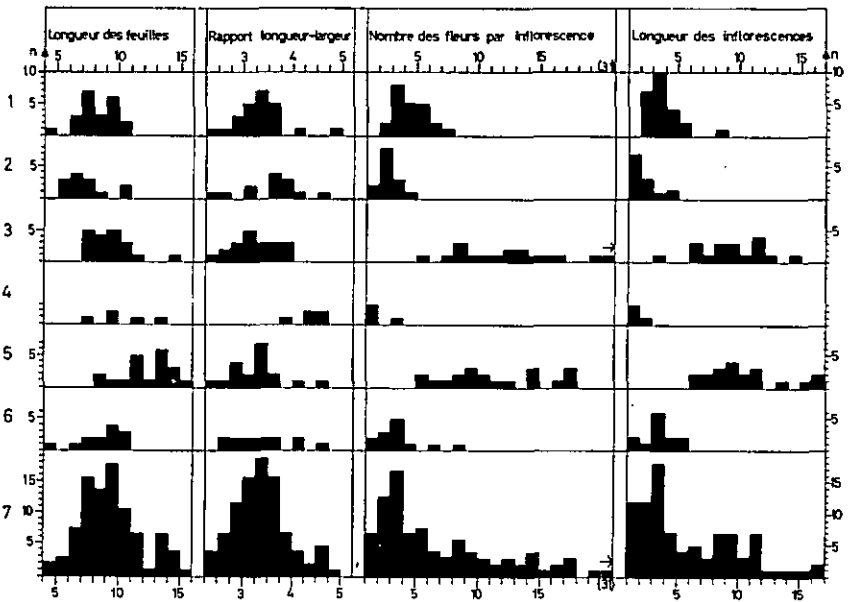


PLANCHE VI. — *Rhabdophyllum affine*. Histogrammes de quatre variables pour: 1, ssp. *affine*; 2, ssp. *monanthum*; 3, ssp. *acutissima*; 4, ssp. *pauciflorum*; 5, ssp. *myrioneurum*; 6, incertae; 7, totalité des échantillons (longueurs en cm).

Nous avons donc choisi une centaine d'échantillons représentant la variation de ce groupe dans l'ensemble de son aire, pour déterminer dans chacun d'eux les caractères les plus variables, et aussi les plus facilement accessibles à l'observation:

- la longueur et la largeur des feuilles,
- la longueur totale de l'inflorescence,
- le nombre moyen de fleurs par inflorescence,
- le rapport longueur-largeur des feuilles.

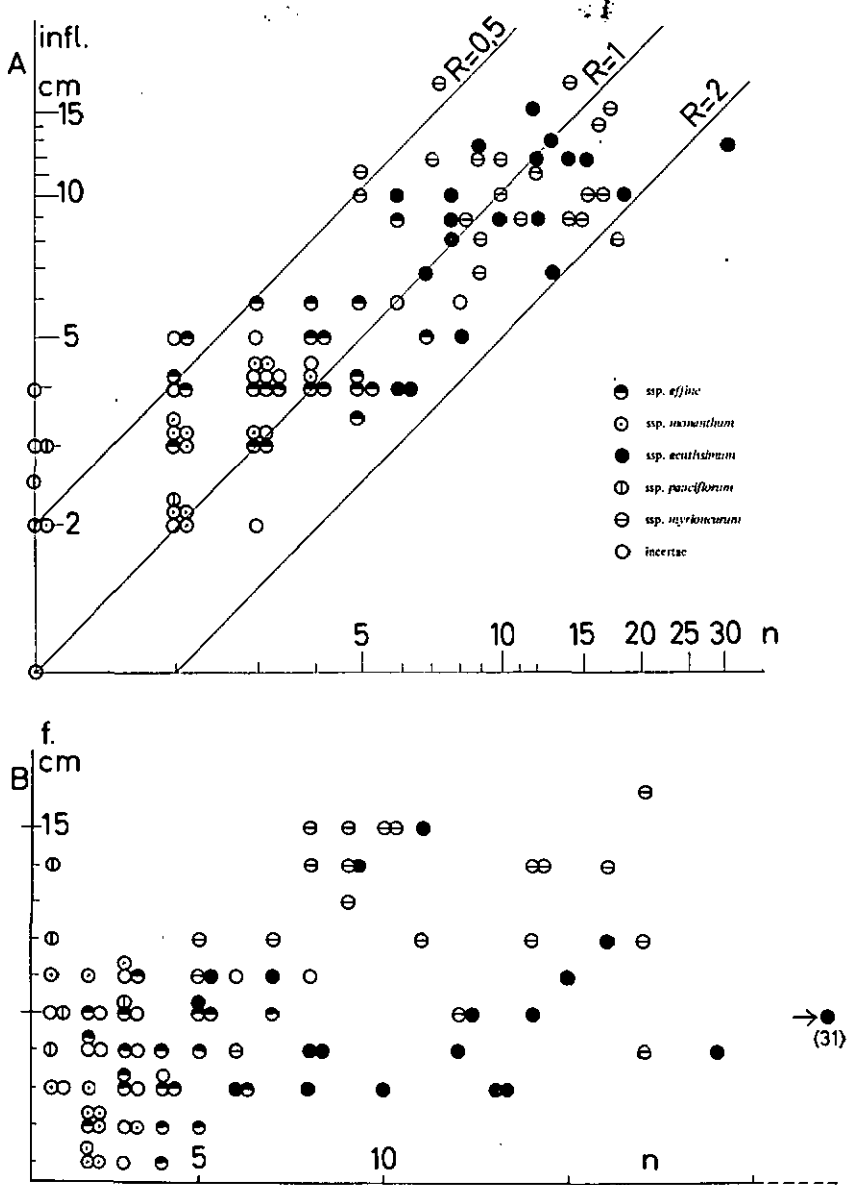


PLANCHE VII. — *Rhabdophyllum affine*. A: Corrélation entre le nombre des fleurs par inflorescence (n) et la longueur de celle-ci (infl.), R étant le rapport entre ces deux variables. B: Corrélation entre le nombre des fleurs par inflorescence (n) et la longueur des feuilles (f.).

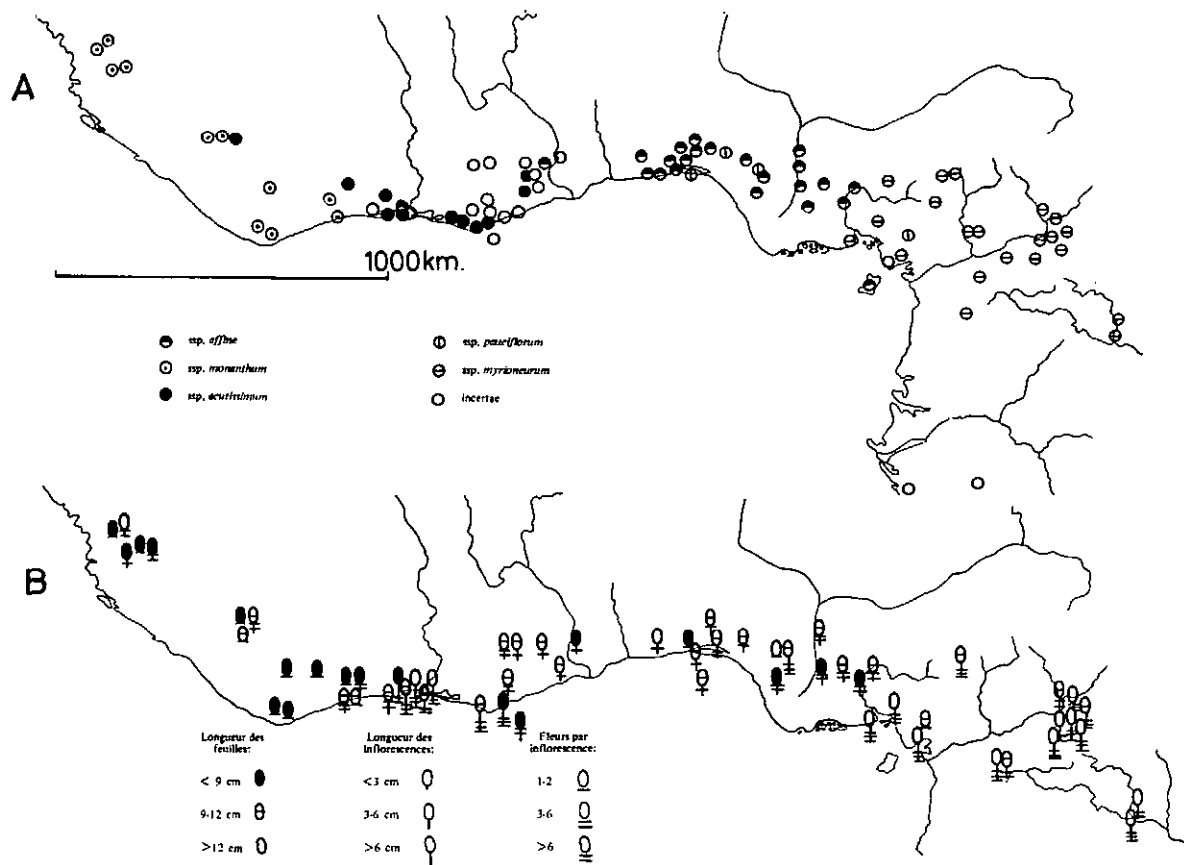


PLANCHE VIII. — *Rhabdophyllum affine*: distribution géographique **A**, des sous-espèces reconnues et **B**, des caractères pris en considération.

Pour exprimer ces données, nous avons appliqué la méthode graphique, employée entre autres par Hedberg (1958, 1961 a, b). Nos données dans leur ensemble (pl. VI, 7) se rapprochent bien d'une courbe de Gauss.

En comparant ensuite attentivement les échantillons, nous les avons séparés en 5 groupes correspondant grosso modo aux espèces décrites par les auteurs, tout en relevant les échantillons intermédiaires ou d'attribution incertaine. Les tableaux obtenus (pl. VI, 1-6) montrent une diversité moindre dans chaque groupe que dans l'ensemble des groupes, mais toujours un certain degré de chevauchement de l'un sur l'autre.

Ensuite, toujours comme Hedberg (1958), nous avons disposé nos mesures en diagrammes de dispersion symbolique (pl. VII), qui ont montré les discontinuités, mais aussi les intermédiaires attendus. Les formes de passage sont trop nombreuses pour que l'on puisse conserver le rang spécifique à chacun des éléments de l'ensemble.

Ces données purement statistiques gagnaient beaucoup à être complétées par leur mise en place dans le cadre géographique. Nous inspirant des travaux de DuVigneaud et al. (1952) sur *Diplorhynchus*, et d'Exell et al. (1951) sur *Clematopsis*, nous avons pensé que cette méthode, appliquée par ses auteurs à des espèces très variables de la savane, rendrait également service pour des espèces de la forêt dense. A la suite d'une carte de répartition classique (pl. VIII A), indiquant chaque sous-espèce, par le même signe que dans la planche VII, une carte de métroglyphes (pl. VIII B) synthétise, pour chaque échantillon, les caractères mesurés, choisis pour leur grande variabilité et en raison de l'absence de corrélation nécessaire entre eux. Nous avons limité à 3 le nombre des caractères quantitatifs envisagés, chacun faisant jouer 3 possibilités, qui, en se combinant toutes entre elles, donnent théoriquement 27 possibilités morphologiques différentes. Sur la carte, les cas identiques ou voisins se localisent en général dans une partie seulement de l'aire de l'espèce.

2. La variation chez le *Rhabdophyllum arnoldianum*

Jusqu'à présent, la distinction d'un *Ouratea staudtii* nigéro-camérounais et d'un *Ouratea arnoldiana* congolais ne semble jamais avoir été mise en doute. Keay (in Hutchinson et Dalziel 1954) n'éprouve aucune difficulté à réunir le matériel nigérian sous le binôme *Ouratea staudtii*, et les nombreux échantillons récoltés au Congo font de l'*Ouratea arnoldiana* une espèce généralement bien reconnue et correctement déterminée. Exell (1944) a rattaché, non sans quelque hésitation, les échantillons de São Tomé à l'*Ouratea quintasii*, endémique de cette île, tout en la considérant comme très voisine de l'*Ouratea barteri* (= *Ouratea staudtii*).

Les récoltes camérounaises récentes de Letouzey et de ses collaborateurs, complétées par quelques échantillons plus anciens de collecteurs allemands, remettent à notre avis en question la validité de la distinction *arnoldiana-staudtii*.

Nous avons fait les mesures et les dénombrements suivants dans une soixantaine d'échantillons (soit presque la totalité des échantillons nigériens, camérounais et gabonais, et une sélection d'échantillons du Congo provenant de toute l'aire de l'espèce dans ce pays):

longueur des feuilles;
 longueur de l'acumen;
 longueur des grappes florifères;
 nombre de fleurs par grappe.

Ces mesures nous ont donné les valeurs de l'amplitude de variation (voir aussi pl. IX) de ces différents caractères. Il s'agissait alors de les exprimer graphiquement, ce que nous avons fait au moyen de deux méthodes.

La première méthode employée est celle des diagrammes de dispersion symbolique, que Hedberg (1958, 1961 a, b) a utilisés avec succès pour mettre en évidence des discontinuités morphologiques. Nous ne trouvons pas illogique de l'employer en sens contraire, pour mettre en évidence une continuité morphologique. C'est bien ce que prouve le diagramme A de la planche X. Chaque cercle y représente un échantillon d'herbier, sur lequel nous avons mesuré 2 à 5 fois chacune des 3 valeurs que le cercle synthétise. En considérant isolément chacun des caractères qui a servi à élaborer ce diagramme de dispersion symbolique (pl. X, B-E), on retrouve la même séparation incomplète entre les deux taxa distingués par les auteurs.

La seconde méthode est, comme dans l'espèce précédente, celle de la géographie des caractères. Nous sommes ainsi parvenu à déceler une variation continue du Nigéria jusqu'au bassin oubangien (voir pl. XI). Les feuilles des échantillons nigériens sont plus petites que celles des récoltes du Congo. Elles sont généralement caudées: chez les premiers, alors que la majorité des feuilles des échantillons congolais sont acuminées; les inflorescences sont courtes et pauciflores dans le premier groupe, longues et multiflores dans le second, avec des intermédiaires. Au Cameroun et au Gabon, nous trouvons des feuilles caudées ou acuminées, des inflorescences de longueur moyenne, à nombre de fleurs très variable. Au Congo, les feuilles sont presque toujours acuminées, et les inflorescences très riches en fleurs peuvent même dépasser les feuilles en longueur. La carte de la planche XI montre bien les transitions qui séparent les types extrêmes.

Les conclusions à tirer de cette étude, au point de vue de la nomenclature et de la taxonomie, sont les suivantes:

- Nous proposons de ramener au rang de variété l'*Ouratea staudtii* et d'en faire un *Rhabdophyllum arnoldianum* var. *staudtii*, à côté du *Rhabdophyllum arnoldianum* var. *arnoldianum*. Cette solution, peut-être boiteuse lorsqu'il s'agit de classer certains échantillons camerounais, découle de l'absence d'une véritable discontinuité morphologique. Il faut cependant réserver l'avenir, et en particulier les résultats de l'étude cytologique.
- La mise en synonymie des *Rhabdophyllum viancinii*, *longipes* et *thollonii*, et celle de l'*Ouratea vanderystii*, avec le *Rhabdophyllum arnoldianum* var. *arnoldianum* ne pose, elle, aucun problème particulier. Les échantillons rattachés primitivement à ces espèces, incorporés à la carte et au diagramme (voir pl. XI et X A) rentrent en effet dans le cadre de cette variété.
- Nous réduisons au statut de variété du *Rhabdophyllum arnoldianum* le taxon endémique de São Tomé. Dans l'état de nos connaissances, c'est la solution la plus claire pour montrer l'interdépendance du taxon insulaire et des taxa continentaux reconnus.

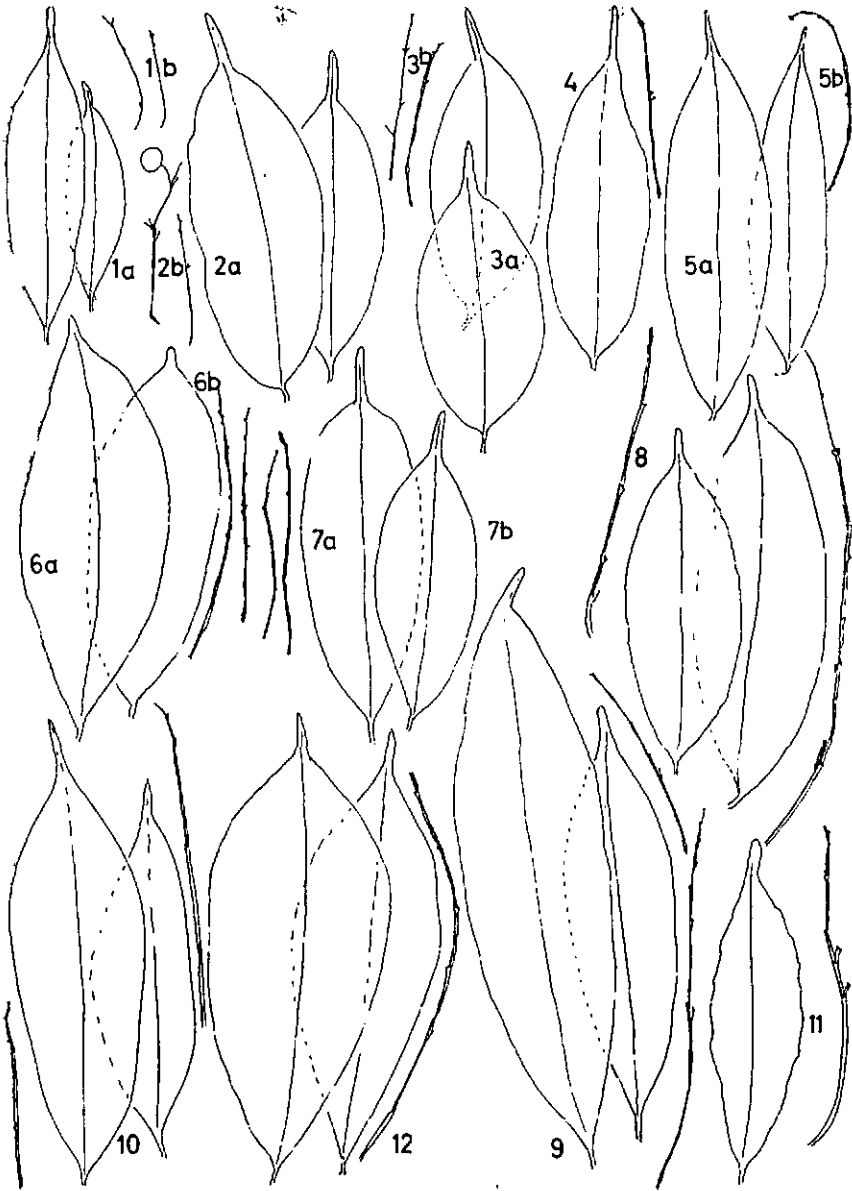


PLANCHE IX. — *Rhabdophyllum arnoldianum*, silhouettes de feuilles et d'inflorescences: 1-4, var. *staudtii* (1, Staudt 274; 2, Barter 1876; 3, FHI 28072; 4, Talbot 3260); 5, incerta (Bretelet 2011); 6-12, var. *arnoldianum* (6, Nana 43; 7, Le Testu 7763; 8, Descoings 8595; 9, Tisserant 28; 10, Thollon 42; 11, Viancin s.n.; 12, Thonet 135) [réduit de 50 %].

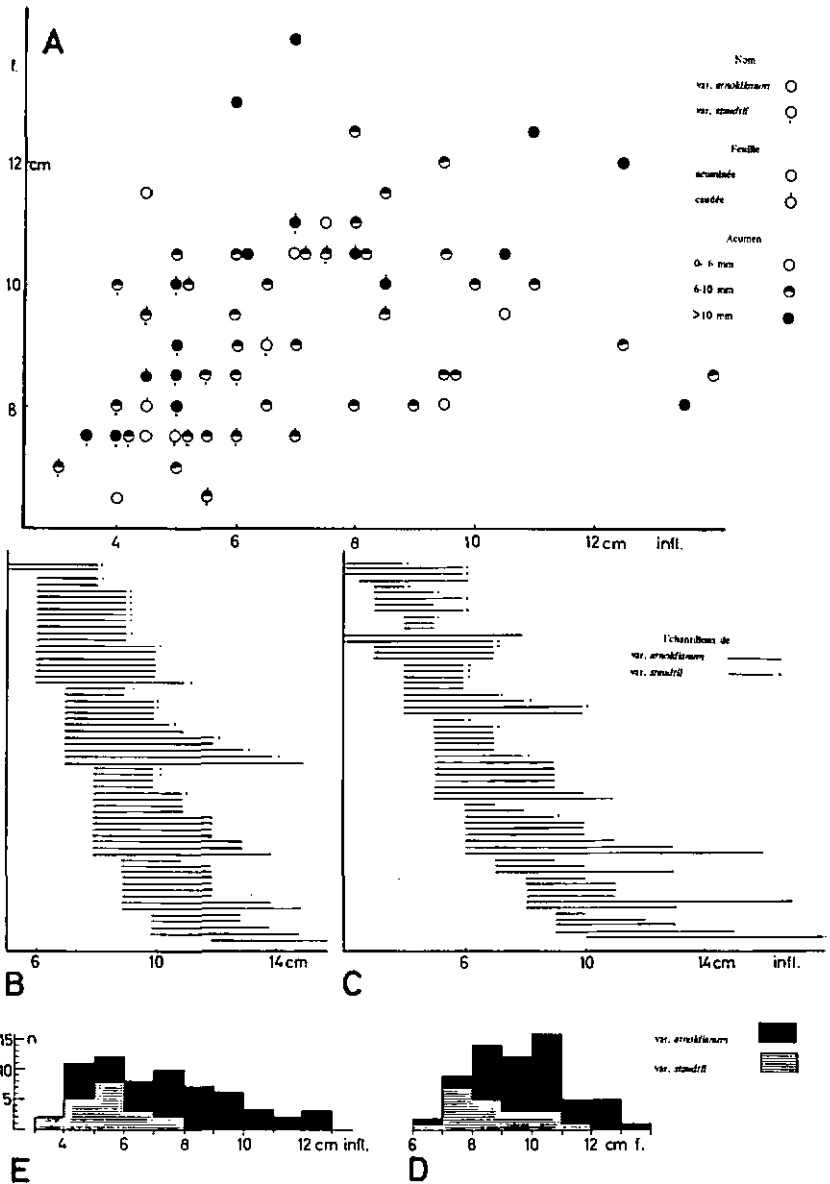


PLANCHE X. — *Rhabdophyllum arnoldianum*: longueur des feuilles (f) et des inflorescences (infl.). A: Diagramme de dispersion symbolique; B, C: variation sur chaque échantillon; D, E: histogrammes des tailles moyennes.

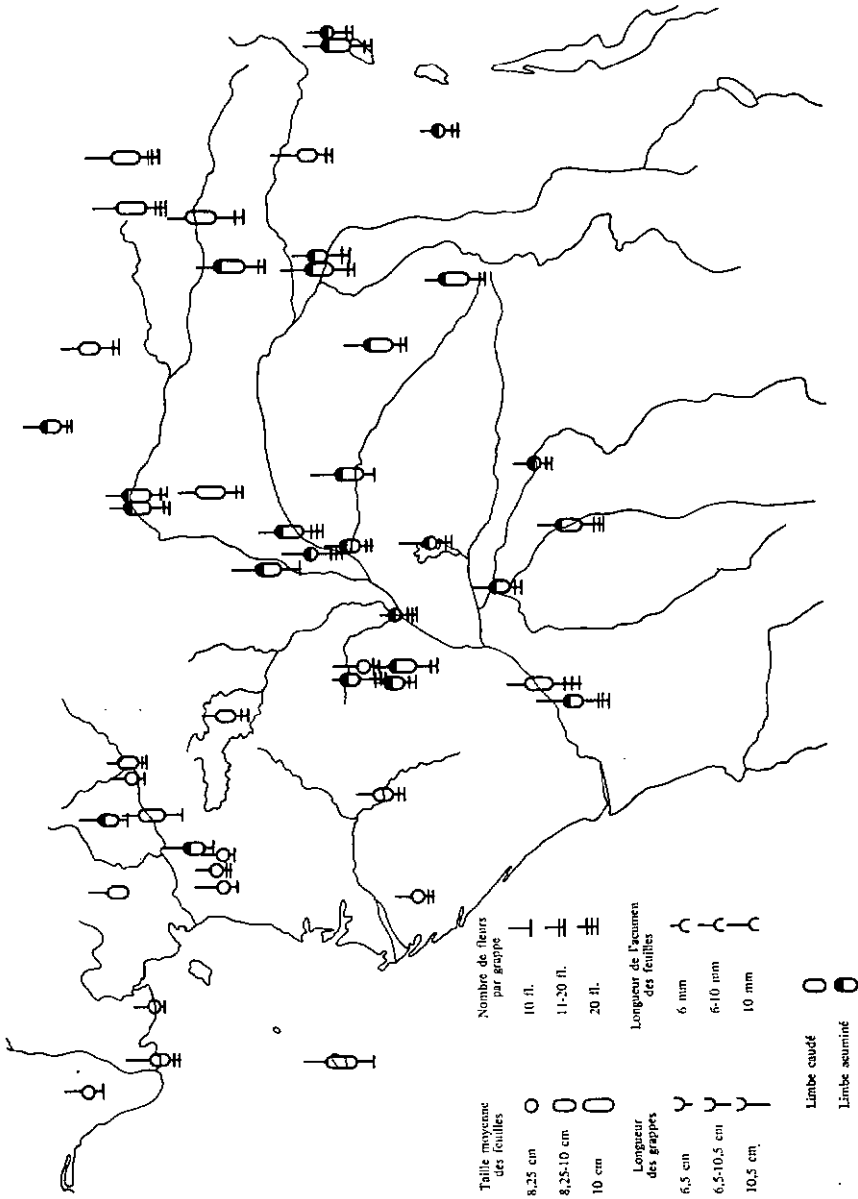


PLANCHE XI. — *Rhabdophyllum arnoldianum* : géographie des caractères.

IV. CYTOTAXONOMIE

Les données caryologiques publiées précédemment (Farron 1957 a, 1963) peuvent maintenant être placées dans un contexte systématique plus précis, puisque les espèces sont mieux délimitées. Ces espèces de la Côte-d'Ivoire s'intègrent dans une flore tropicale relativement bien connue au point de vue caryologique, grâce à l'étude de S. et G. Mangenot (1957, 1958, 1962). Interrogeons-nous d'abord, comme l'ont fait les auteurs cités, sur la valeur représentative des 13 nombres chromosomiques actuellement connus. Ils représentent toutes les espèces connues à ce jour en Côte-d'Ivoire, sauf deux; à l'échelle africaine, c'est un peu plus du quart des espèces retenues dans ce travail (49-51). Relevons que les trois genres étudiés sont représentés dans ces comptages et, chez *Campylospermum*, trois sections sur six.

Les figures ici publiées (voir pl. IV, 1-8, p. 197), comparées aux premières (Farron 1957 a), confirment encore l'uniformité caryologique des trois genres *Idertia*, *Rhabdophyllum* et *Campylospermum* (voir tableau 3). Elle se révèle autant dans le nombre que dans la taille des chromosomes, approximativement égale, et dont l'interprétation pour l'établissement d'un caryotype reste très problématique.

D'après les statistiques de S. et G. Mangenot (1962), qui portent, rappelons-le, sur plus de 500 espèces de la forêt dense de la Côte-d'Ivoire, $n = 12$ est un nombre gamétique fort bien représenté, au deuxième rang après $n = 11$. Signalons le fait déjà relevé précédemment (Farron 1957 a) du tétraploïde *Campylospermum vogelii*. Nous sommes d'avis que les «*Ouratea*» auraient pu figurer dans le tableau IV de S. et G. Mangenot (1962: 420) parmi les rares séries euploïdes reconnues.

Quel nombre de base assigner aux ochnacées étudiées? $x = 12$ est certainement à considérer comme un nombre de base dérivé, issu d'une ancienne polyploïdie (cf. Stebbins, cité par S. et G. Mangenot). On ne connaît pas d'ochnacées à $n = 6$. Selon la définition de Favarger (1960) il s'agirait de paléopolyploïdes, alors que l'espèce à $2n = 48$ serait un méso- ou peut-être un néopolyploïde. Pour en être sûr, il faudrait étudier plusieurs taxa de *Campylospermum vogelii* et savoir s'ils sont tous polyploïdes. Il est intéressant de relever que le seul cas connu de polyploïdie «récente» se trouve dans la section *Monelasmum*, qui nous paraît, pour d'autres raisons que nous expliquerons plus bas (voir p. 223), un groupe évolué.

V. PHÉNOLOGIE

Nous croyons utile de regrouper dans un tableau phénologique, pour chaque espèce représentée par un nombre suffisant de spécimens, l'état de végétation de tous les échantillons en fonction du mois de récolte. En regard de chaque mois de l'année, nous notons le nombre d'échantillons en boutons, en fleurs, avec fleurs passées, avec jeunes fruits immatures, avec fruits mûrs, fruits tombés ou stériles. Une dernière colonne rassemble le nombre total des récoltes prises en considération.

Ces données, souvent négligées dans les travaux de systématique, sont intéressantes à plus d'un point de vue: pour la connaissance du cycle de végétation des espèces; pour les études cytologiques (il est utile de savoir à quelle saison nous avons des chances de trouver des boutons floraux ou des graines mûres); et pour la génétique (on peut dépister par ce moyen d'éventuelles barrières de stérilité).

Espèce	Référence d'herbier	Localité et date	Localisation du comptage	Nombre chromosomique
<i>Idertia morsonii</i>	Farron TF 48-49	Arboretum du Banco, 30.11.57	Mét. I	$n = 12$
<i>Rhabdophyllum affine</i> ssp. <i>acutissimum</i>	Favarger 61	Adiopodoumé, sept. 1949	Mit. som. Mit. poll.	$2n = \text{env. } 24$ $n = 12$
<i>Rh. calophyllum</i>	Farron TF 243	Forêt d'Yapo, 31.10.58	Mét. I	$n = 12$
<i>Campylospermum duparquetianum</i>	Favarger s.n.	Forêt près de Taï, sept. 1949	Mét. II	$n = 12$
<i>C. subcordatum</i>	Favarger 85	Forêt d'Yapo, 31.8.49	Mit. poll.	$n = 12$
<i>C. schoenleinianum</i>	Favarger 231	Forêt primaire de Douékoué, sept. 1949	Mét. I	$n = 12$
<i>C. squamosum</i>	Farron TF 107	Forêt d'Yo (Touba), 20.3.58	Mét. I	$n = 12$
<i>C. glaberrimum</i>	Favarger s.n. Farron TF 88 (= 135)	Forêt de Biétry, 18.9.49 Rocher de Brafouédi, 12.2.58	Mit. som. Mét. I	$2n = 24$ $n = 12$
<i>C. reticulatum</i>	Farron TF 65-66	Arboretum du Banco, 28.12.57	Mét. I	$n = 12$
<i>C. flavum</i>	Farron TF 171-178	Adiopodoumé, 15.6.58	Mit. poll.	$n = 12$
<i>C. vogelii</i> var. <i>vogelii</i>	Favarger 87 Favarger 210	Forêt d'Abou-Abou, 18.9.49 Adiopodoumé, sans date	Mit. som. Mét. I	$2n = \text{env. } 48$ $n = 24$
<i>C. oliveranum</i>	Farron TF 268	Arboretum du Banco, 8.12.58	Mét. II	$n = 12$
<i>C. sulcatum</i>	Farron 145	Forêt d'Yapo, 26.8.58	Mét. I	$n = 12$

TABLEAU 3. — Les dénombrements chromosomiques effectués.

Il faut prendre quelques précautions afin que les données ainsi rassemblées puissent être interprétées correctement. Nous répondrons à certaines objections que l'on peut soulever tout en précisant les avantages, mais aussi les limites d'application d'une telle méthode, qui, rappelons-le, ne se fonde que sur l'examen d'un matériel d'herbier dûment daté.

Une indication phénologique isolée mérite toujours d'être mentionnée. En pays tropical, elle risque cependant de ne pas être très significative. Plusieurs renseignements qui se recoupent sont plus précieux et d'autant plus significatifs que les récoltes sont plus nombreuses et plus dispersées dans le temps et qu'elles sont le fruit de nombreuses prospections indépendantes les unes des autres. Plutôt que d'accumuler les données de très nombreux échantillons, mieux vaut les choisir soigneusement. C'est la première précaution à prendre. Un collecteur très zélé (ou une équipe de collecteurs) peut récolter plusieurs fois la même espèce dans un court laps de temps. Dans notre tableau, nous mentionnerons tous les états de végétation rencontrés, mais jamais plus d'une seule fois par mois pour un même collecteur ou une même équipe.

Il est nécessaire de connaître le contexte géographique et climatologique d'une espèce, surtout lorsque sa répartition est assez vaste pour couvrir plusieurs régions distinctes. Il faut donc grouper les échantillons choisis par pays ou par région. La pluviosité, par sa répartition dans l'année et les quantités mensuelles d'eau tombée, nous paraît refléter de manière suffisamment claire pour notre but le climat d'une région. Nous avons en outre choisi ce facteur parce qu'il a une influence humaine (voir ci-dessous) sur la fréquence des récoltes au cours de l'année. Nous avons donc réparti, par mois et par régions, toutes les dates de récoltes, considérées globalement, de notre matériel d'étude. Nous avons ainsi établi un calendrier des récoltes.

Enfin, si l'on place en regard la répartition mensuelle des récoltes et celle des pluies, on observe très nettement que le maximum des premières correspond au minimum des secondes, et vice versa. Si les pluies sont réparties de juin à octobre, comme en Guinée, les récoltes se font presque toutes de décembre à mai. Au Nigéria et au Cameroun, les pluies diminuent fortement les récoltes de juin à août-septembre. Dans les régions où les pluies sont à peu près également réparties sur tous les mois, on observe aussi que le nombre des récoltes subit des fluctuations moindres (Libéria, Côte d'Ivoire, Congo, etc.).

Nous sommes mieux préparés maintenant à interpréter nos tableaux phénologiques. Prenons immédiatement un exemple précis: le *Campylospermum umbricola* du Cameroun, très rarement récolté (tableau 4). Si nous plaçons en regard le régime des pluies de Douala, où le climat est le même que dans l'aire de cette espèce, nous voyons que la floraison a lieu pendant la saison des pluies. Le calendrier des récoltes nous montre que l'on récolte 2 à 3 fois moins en cette saison qu'en d'autres plus propices. Nos quelques récoltes, assez bien groupées, prennent dès lors un grand poids, parce qu'elles permettent d'affirmer sans trop de risques de se tromper que cette espèce magnifique fleurit et fructifie au Cameroun pendant le début de la saison des pluies. Ses grandes fleurs très voyantes n'échapperaient pas aux observations et aux récoltes abondantes des expéditions groupées de décembre à mars.

Prenons un deuxième exemple, celui d'une espèce à aire beaucoup plus étendue, exposée à des climats assez différents: le *Campylospermum squamosum*, que l'on rencontre de la Gambie à la Haute Côte-d'Ivoire, mais qui est surtout très répandu

en Guinée et en Sierra Leone. Nous disposons pour cette espèce de 145 données d'herbier (tableau 5), dûment choisies selon les normes établies ci-dessus.

La phénologie de cette espèce est intéressante parce qu'elle couvre deux aires climatiques différentes: le climat guinéen maritime, en Basse-Guinée (Aubrville 1940 a), et le climat guinéen forestier en Sierra Leone, au Libéria et en Côte-d'Ivoire. Le second diffère du premier par le nombre plus bas de mois secs, une pluviosité mieux répartie et un seul mois excédant 500 mm de précipitations (pour 3 mois en climat guinéen maritime). Nous pouvons constater que les récoltes sont mieux étagées en climat guinéen forestier, et concentrées pendant les 6 mois les plus secs en Guinée.

Mois	Boutons	Fleurs	Fruits tombés	Récoltes de l'espèce	Calendrier des récoltes (Cameroun)	Pluies à Douala (mm)
J					20	30
F					24	80
M					21	200
A	1	1		1	12	230
M	1	1		1	12	320
J	1	2	2	3	9	550
J					8	700
A			1	1	7	700
S		1		1	10	490
O					6	420
N					11	150
D					18	75

TABLEAU 4. — Phénologie du *Campylospermum umbricola*.

Lorsque nous constatons un décalage entre le maximum de floraisons et le maximum de fructifications, et que nous disposons de matériel stérile récolté aux périodes intermédiaires, nous avons la certitude d'un cycle saisonnier. Or, ici, ces conditions sont partiellement réalisées. Si l'on tient compte des récoltes nulles en Guinée à partir de mai-juin, et de l'étalement de celles-ci dans les pays voisins, on peut affirmer l'existence d'un maximum de floraison en mars et d'une floraison moindre durant les autres mois de l'année. Il est difficile de préciser le nombre des données nécessaires pour connaître le cycle de végétation d'une espèce. Quelques échantillons peuvent suffire dans certains cas, alors que dans d'autres quelques centaines ne donnent pas de certitude absolue. On pourra objecter que notre méthode n'est pas fondée sur une base sûre, que les conditions changent d'une année à l'autre, que seule une étude suivie sur le terrain donnerait une réponse satisfaisante. Cependant nous pouvons défendre notre méthode qui présente au moins un avantage certain: si l'on admet que la prospection botanique du continent africain a débuté vers 1895, nous disposons de données étagées sur plus de 70 années. Pour certaines

Mois	Boutons	Fleurs	Fleurs passées	Fruits jeunes	Fruits mûrs	Fruits tombés	Stérile	Récoltes de l'espèce	Calendrier des récoltes	Pluies
	G S L T	G S L T	G S L T	G S L T	G S L T	G S L T	G S L T	G S L T	G S L	G S L
J	6 4 3 13	5 4 4 13	1 --- 1	---	1 --- 1	---	---	8 4 4 16	8 8 13	I I II
F	7 2 6 15	7 2 4 13	---	1 1 2	2 --- 2	1 --- 1 2	---	9 2 8 19	16 5 17	I II II
M	12 4 7 23	15 6 8 29	1 --- 1	3 --- 1 4	4 1 3 8	---	---	18 6 10 34	17 10 19	I II II
A	4 3 1 8	4 3 1 8	---	1 --- 1	4 --- 1 5	3 --- 3	1 --- 1	12 3 3 18	16 8 12	I II II
M	3 2 2 7	4 3 2 9	1 --- 1 2	---	1 1 2	2 --- 2	1 --- 1	6 3 3 12	10 6 12	II II III
J	--- 2 2 4	--- 2 3 5	---	---	---	3 3	1 --- 1	1 3 4 8	2 4 13	III III III
J	--- 1 --- 1	--- 1 --- 1	---	---	1 --- 1	---	---	---	1 3 11	IV III III
A	--- 3 2 5	--- 3 2 5	---	---	1 1 2	---	---	---	2 3 15	IV III II
S	---	---	---	---	---	---	2 2	---	2 2 14	IV IV II
O	--- 3 2 5	--- 3 2 5	---	---	1 --- 1	1 1	---	---	3 4 18	III III III
N	--- 1 1 2	---	---	---	1 --- 1	---	---	---	---	II II II
D	4 4 4 12	6 4 5 15	1 --- 1	1 --- 1	1 --- 1	---	1 --- 1	6 6 5 17	7 8 22	I I II

TABLEAU 5. — Phénologie du *Campylospermum squamosum*. G, Guinée; S, Sierra Leone; L, Libéria et Côte-d'Ivoire; T, Total. I-IV: Pluviosité (I, < 60 mm; II, 60-200 mm; III, 200-500 mm; IV > 500 mm).

espèces richement représentées dans les herbiers, nous nous sommes assuré que les récoltes portent souvent sur 40-50 années différentes, résultat qui ne serait jamais atteint par les observations d'une vie d'homme.

Les limites de notre méthode sont imposées par le matériel étudié, elles sont celles que rencontre toujours le systématique d'herbier. On peut cependant attendre de celui-ci qu'il facilite le travail de ses successeurs qui entreprendront un jour des études de biosystématique.

VI. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les faits tirés au clair au cours de nos études permettent d'avancer quelques hypothèses sur la phylogénie des espèces étudiées dans ce travail. Il est certes prématuré de se prononcer sur la phylogénie des *Ourateae* en général. Il faudrait pour cela connaître à fond les *Ochna* et les *Ouratea* s. str., posséder exactement les données chorologiques et au moins se livrer à un sondage au point de vue caryologique. Cependant, la diversité des formes d'*Ourateae* nous paraît plus grande en Afrique qu'en Amérique tropicales (5 genres en Afrique pour 2 en Amérique). En outre, l'importance des *Ochna* dans un ancien territoire de conservation qu'est l'Afrique du Sud nous autorise à dire que les *Ourateae* ont probablement leur centre primaire de distribution en Afrique, et peut-être seulement un centre secondaire en Amérique tropicale. Nous n'avons soulevé ces problèmes que pour remettre en place le contexte systématique des genres *Rhabdophyllum*, *Idertia* et *Campylospermum*.

Quels critères pouvons-nous adopter pour apprécier l'ancienneté des taxa de nos 3 genres? Nous disposons en premier lieu de critères morphologiques. Il est certes hasardeux d'affirmer qu'un caractère est plus ancien qu'un autre; mais nous pouvons disposer de plusieurs critères concomitants, qui s'appuyent l'un sur l'autre. La cytologie des espèces peut nous apporter sa contribution, en particulier lorsqu'on disposera de données suffisantes sur la polyploïdie et les caryotypes. Il se peut alors que l'ensemble de ces caractères soit en corrélation avec un critère d'un autre ordre, par exemple chorologique.

Ces critères vont nous donner les éléments nécessaires pour apprécier l'ancienneté relative des taxa en présence; mais, comme « la chorologie n'est pas un fait statique, mais dynamique et partant, soumis aux vicissitudes de l'histoire » (Favarger 1964: 41), elle débouche forcément sur la géographie botanique historique ou la paléobiogéographie. Ces sciences synthétisent les données fournies par les disciplines précitées, encore éclairées par d'autres. A la limite, elles devraient nous renseigner sur la chronologie absolue des faits.

Nous allons donc regrouper les faits importants de notre étude et voir comment ils peuvent s'intégrer dans les hypothèses ou théories proposées par les botanistes ou les biogéographes.

1. Regroupement des faits

A. LES FAITS MORPHOLOGIQUES

Nous allons nous arrêter à deux séries de structures morphologiques dont l'évolution est relativement facile à retracer: l'architecture de l'appareil végétatif et la structure de l'embryon de la graine mûre.

a) *L'appareil végétatif*

On pourrait s'étonner que des arbustes ou de petits arbres présentent une architecture assez diversifiée pour appuyer une hypothèse ! La théorie du Durian, de Corner (Il. cc.), nous apporte des vues nouvelles sur l'origine de l'arbre moderne. Il nous a semblé pouvoir appliquer les vues de Corner à d'autres plantes ligneuses, en particulier à des arbustes.

L'arbre primitif de Corner se caractérise, entre autre, par un axe court non ramifié et des feuilles énormes peu nombreuses. Pour les détails, nous renvoyons le lecteur à notre chapitre sur la morphologie (p. 185) et aux articles de Corner.

Nous trouvons dans le genre *Campylospermum* des arbustes à axe court non ramifié (*C. elongatum*, *sacleuxii*, *subcordatum*, *klainei*, *mannii*, *zenkeri*, etc.), correspondants aux « Schopfpflanzen » des auteurs allemands (Mildbraed 1914, 1922); des arbustes à axe court ramifié, à feuilles encore grandes, souvent embrassantes (*C. amplectens*, *schoenleinianum*, etc.¹); enfin des arbustes normalement ramifiés, à feuilles nombreuses de taille diverse (la majorité des espèces). Si nous suivons l'hypothèse de Corner, ces trois types correspondraient à autant d'échelons successifs de l'évolution.

b) *Les embryons*

Van Tieghem s'était attaché à observer spécialement la structure de l'embryon dans la graine mûre, et en a tiré parti pour établir la classification que l'on sait. Pour les détails nous renvoyons à notre chapitre sur la morphologie (p. 185). Bornons-nous à rappeler ici que nous trouvons, dans la graine des espèces étudiées, un embryon droit ou recourbé; que s'il est recourbé, il est incombant ou accombant; et que l'incombant peut être hétérocotylé.

Nous avons relevé la présence, dans un travail précédent (Farron 1963), de nombreux passages entre l'isocotylie incombante et l'hétérocotylie interne. Beaucoup d'espèces de *Campylospermum* ont développé une hétérocotylie externe dont l'origine n'est pas complètement élucidée. En effet, pour des raisons que nous avons expliquées plus haut, il est difficile d'affirmer que l'hétérocotylie externe est dérivée de l'isocotylie incombante plutôt que de l'isocotylie accombante. En tout état de cause, on peut suggérer que l'évolution de la structure de l'embryon a passé de l'embryon droit à l'embryon recourbé isocotylé, qui s'est à son tour transformé en embryon hétérocotylé selon deux modalités bien distinctes.

Est-il possible de rapprocher les faits concernant le port et ceux qui touchent à l'embryon? Certes oui! Nous constatons que toutes les espèces pachycaules, sans exception, sont isocotylées, et qu'aucune espèce hétérocotylée n'est pachycaule. Il y a certes des isocotylées leptocauls, par exemple les *Idertia* que nous considérons comme très primitifs quant à l'embryon: mais grosso modo les deux séries de faits morphologiques observés se corroborent mutuellement. Ils permettent donc d'esquisser la phylogénie des espèces du groupe étudié.

¹ Nous réservons le cas du *Campylospermum umbricola*, à feuilles énormes, dont le port ne nous est pas connu.

B. LES FAITS CYTOLOGIQUES

L'étude caryologique ne nous a pas offert les résultats attendus, mais, comme nous le verrons par la suite, il n'y a là rien de particulièrement étonnant. L'uniformité caryologique constatée en 1957 s'est confirmée. Il est vrai qu'elle concerne uniquement la Côte-d'Ivoire et porte seulement sur 13 espèces (voir tableau 3, p. 209). Rappelons toutefois que ces espèces ont une grande valeur représentative, puisque l'on compte $n = 12$ chez les *Idertia*, les *Rhabdophyllum* et chez les *Campylospermum*, qu'ils soient pachycaules ou leptocaulés, isocotylés ou hétérocotylés. Le seul tétraploïde connu, le *Campylospermum vogelii* var. *vogelii*, est leptocaulé et hétérocotylé. Ce résultat, bien qu'isolé, est important. Il corrobore les arguments morphologiques qui sont en faveur de la jeunesse des *Campylospermum* de la section *Monelasnum*, les seuls, dans l'état actuel de nos connaissances, à receler la polyploïdie.

Cependant, on ne pourra affirmer que $n = 12$ est vraiment le nombre de base (vraisemblablement secondaire) de notre groupe avant de connaître le nombre chromosomique des espèces d'Afrique centrale, en particulier des espèces isocotylées et pachycaules. Il faudrait également confirmer la tétraploïdie des autres variétés du *Campylospermum vogelii* en Afrique centrale avant de pouvoir interpréter ce fait correctement. Il faudrait en outre étudier la cytologie des genres *Ochna* et *Brackenridgea*¹. L'existence de $x = 7$ chez *Ochna*, où l'on ne connaît actuellement que les nombres $2n = 28$ et 35 , suggère que ce genre appartient à un phylum distinct de celui que nous avons étudié (*Idertia*, *Rhabdophyllum*, *Campylospermum*).

C. LES DONNÉES CHOROLOGIQUES

Dans un travail récent, White (1962) affirme que les connaissances actuellement disponibles en Afrique sont suffisantes pour que l'on puisse établir les relations morphologiques, la chorologie et l'écologie des espèces aussi facilement que pour des espèces des régions tempérées de l'hémisphère nord. Nous possédons à l'heure actuelle assez de matériel pour connaître dans les grandes lignes l'aire des espèces et pour affirmer tout au moins que telle espèce a une aire restreinte, disjointe, ou plus large.

Retraçons brièvement les faits chorologiques révélés par les collections étudiées (les représentations cartographiques de ces aires paraîtront avec la partie systématique de ce travail). Nous envisagerons successivement les espèces endémiques, les espèces à aire disjointe, les groupes d'espèces affines à aire totale disjointe (qui sont en somme des espèces allopatriques à aires non contiguës), les groupes d'espèces allopatriques à aires contiguës, les groupes d'espèces incomplètement allopatriques, enfin les cas particuliers, comme des espèces collectives où un certain type de variation apparaît clairement.

a) Les espèces endémiques

La plupart des espèces endémiques sont localisées dans une bande côtière qui va du sud-est nigérien jusqu'à l'embouchure du Congo. D'autres existent dans le domaine forestier Libéria-Côte-d'Ivoire-Ghana, dans la cuvette congolaise, dans le domaine zambésien et dans la région côtière d'Afrique orientale.

¹ La cytologie et la palynologie permettront peut-être de trancher la position systématique très discutée des espèces du genre *Brackenridgea*.

b) *Les espèces à aire disjointe*

Plusieurs espèces (p. ex. le *Rhabdophyllum calophyllum*) ont une aire coupée en deux par la césure nigériane. Le *Campylospermum duparquetianum* est absent entre le Ghana et le Gabon. Le *C. squamosum*, d'Afrique occidentale, a une localité isolée au Nigeria du Nord. Le *C. dybovskii*, d'Afrique centrale, a une localité isolée en Basse Côte-d'Ivoire.

c) *Les groupes d'espèces à aire totale disjointe*

Le genre *Idertia* est remarquable à ce point de vue: il comprend une espèce en Afrique occidentale forestière (Côte-d'Ivoire-Sierra Leone), une espèce au Cameroun-Gabon et une espèce en Afrique centrale (cuvette congolaise-Ouganda). Le genre est également représenté à São Tomé par une espèce imparfaitement connue.

Le *Campylospermum elongatum* et le *C. sacleuxii* habitent l'un l'Afrique centrale, l'autre l'Afrique orientale (Tanganyika et Zanzibar). Le *C. scheffleri* est une espèce de la même section, constituant peut-être, au Tanganyika, une vicariante altitudinale du *C. sacleuxii*.

d) *Les espèces allopatriques à aires contiguës (espèces vicariantes)*

Nous citons ici quelques exemples et renvoyons pour plus de détails aux cartes de la partie systématique: les *Rhabdophyllum calophyllum*, *bracteolatum* et *rigidum*; les *Rh. affine* et *welwitschii*; les *Campylospermum sulcatum*, *oliveranum*, *glaucum* et *cabrae*; et les *C. flavum* et *bukobense*.

e) *Les espèces incomplètement allopatriques*

Le groupe des *Campylospermum amplexens*, *schoenleinianum*, *squamosum*, *glaberrimum* et *congestum* présente une interpénétration partielle des aires, accompagnée d'une gradation écologique. Lorsque nous groupons ces espèces en une série basée sur l'évolution morphologique probable, nous constatons que chacune d'entre elles occupe une aire sensiblement plus grande que celle de l'espèce précédente, en même temps qu'elle s'éloigne progressivement de la forêt dense. Le *C. amplexens* est localisé dans la grande forêt primaire, et semble représenter le type primitif. Le *C. schoenleinianum* est plus largement répandu dans la forêt dense. Le *C. squamosum* prend la relève plus au nord, il est plus montagnard que l'espèce précédente. Le *C. glaberrimum*, espèce la plus répandue, est également celle que l'on retrouve le plus au nord dans les régions à plus longue saison sèche. Il est vrai qu'aucune de ces espèces ne sort de la forêt, et qu'elles sont toutes localisées dans les galeries forestières ou les forêts reliques. Le *C. congestum*, qui appartient aussi à ce groupe, est confiné en forêt dense, et semble issu du *C. squamosum*. Ces observations semblent bien confirmer ce que nous écrivons (Farron 1963; 202) à propos de la série écophylétique.

f) *Les espèces collectives*

Dans tous les groupes on peut rencontrer des espèces très complexes, telles qu'elles furent récemment mises en lumière chez le *Clematopsis scabiosifolia* (Exell et al. 1951) et les *Diplarhynchus* (Duvigneaud et al. 1952). Nous avons cartographié deux types de variation chez des espèces complexes: chez le *Rhabdophyllum affine* (pl. VIII, p. 202) une variation du type échiquier, chez le *Rh. arnaldianum* (pl. XI, p. 207)

une variation clinale. D'autres espèces, bien qu'étudiées avec moins de détails, paraissent présenter l'une ou l'autre de ces variations, par exemple les *C. laxiflorum*, *reticulatum* et *vogelii* (variation en échiquier probable).

2. Confrontation des faits

Essayons de rapprocher les faits chorologiques des faits morphologiques que nous venons d'énumérer.

a) *Pachycaulie et aire*

Toutes les espèces pachycaules sauf une (le *Campylospermum elongatum*) sont endémiques ou présentent une aire disjointe.

b) *Isocotylie et aire*

Les trois quarts des espèces isocotylées sont endémiques, pour un quart seulement des espèces hétérocotylées. D'une manière générale, les hétérocotylées ont une aire plus vaste que les isocotylées, même lorsqu'il s'agit d'espèces endémiques comme les *Campylospermum claessensii* et *cabrae*.

c) *Endémisme*

Nous connaissons maintenant plusieurs faits concordants au sujet de l'ancienneté relative des taxa. On peut se demander si la terminologie de Favarger et Contandriopoulos (1961) et de Favarger (1964) peut s'appliquer à nos taxa endémiques, bien que nous ignorions leur nombre chromosomique. Il est tentant, par exemple, de considérer les taxa isocotylés à aire très restreinte, relativement isolés systématiquement (par exemple les *Campylospermum lecontei* et *letouzeyi*), ou les espèces pachycaules (par exemple le *C. klainei*) qui présentent le même type de distribution, comme des paléo-endémismes. Il est également vraisemblable de tenir pour patroendémique une espèce comme le *C. amplexens*, qui est peut-être la plus primitive d'une série écophylétique.

3. Comparaison avec d'autres groupes : tentative d'explication biogéographique

Il nous paraît plus intéressant de comparer entre elles les aires spécifiques de plusieurs groupes choisis, formant une unité systématique (genre, tribu), plutôt que de comparer la répartition d'espèces prises au hasard.

Nous ne nous abusons pas sur la valeur de cette comparaison. Elle est faite, faute de mieux — et faute de temps — sur des données très partielles, en l'absence de renseignements suffisamment détaillés et exploités statistiquement pour l'ensemble de la flore africaine forestière. L'état actuel de la connaissance de cette flore est d'ailleurs très insuffisant pour permettre de grandes comparaisons statistiques. Ajoutons qu'aucune étude biogéographique sérieuse ne saurait être entreprise sans examiner également plusieurs groupes animaux. Furon (1958: 15) donne à cet égard des indications sur les objets les plus favorables à une telle comparaison. Le mode ou la rapidité de dispersion de certaines espèces peuvent masquer le vrai visage de bien des phénomènes lents. Notre groupe rentre dans la catégorie des plantes « dont il est rigoureusement impossible d'expliquer la distribution actuelle sans faire intervenir

des migrations vraies ». Ce sont les plantes à faculté germinative très limitée (nous avons appris à nos dépens, lors de nos essais de germination, combien c'était le cas pour nos espèces dont les semences sont presque intransportables et perdent très rapidement leur pouvoir germinatif) « qu'il faut choisir de préférence pour comprendre les répartitions géographiques ». « Parmi les animaux, on choisira aussi les animaux terrestres, ceux qui se déplacent peu comme les scorpions, ceux qui ne nagent pas longtemps comme les amphibiens, les reptiles terrestres et les mammifères terrestres. »

Ainsi, nous avons choisi de comparer les ochnacées étudiées dans ce travail aux landolphiées étudiées par Pichon (1953) et aux *Diospyros* étudiés par White (1955, 1962). Il était intéressant de comparer notre groupe d'arbustes à un groupe de lianes et à un groupe de petits arbres. Les herbes ne constituent peut-être pas un groupe bien favorable à notre comparaison, et d'ailleurs nous n'en avons pas trouvé qui fût suffisamment connu.

La comparaison ci-dessous ne porte pas sur l'ensemble des taxa du groupe étudié, mais seulement sur les plus anciens ou ceux qui nous ont paru tels. Le texte de Pichon donne à cet égard un certain nombre d'indications; White traite séparément les espèces forestières isolées systématiquement; dans notre groupe, l'isocotylie a servi de critère. Ces critères d'ancienneté, disparates à première vue, répondent en fait à la définition des « bonnes espèces » forestières, par opposition aux espèces mal délimitées de la savane.

Il ressort au moins deux faits généraux de cette comparaison:

- L'indépendance relative des espèces d'Afrique occidentale par rapport à celles d'Afrique centrale. Un petit nombre, 10-20%, sont communes aux deux districts. Relevons le fait que la section *Notocampylum* est propre à l'Afrique occidentale et la section *Cercanthemum* à l'Afrique centrale et orientale, d'où elle déborde vers Madagascar et l'Asie.
- La richesse en espèces de la bande côtière, large de 150-250 km, qui va de l'est nigérian (à peu près du cours du Cross-River) jusqu'à l'embouchure du Congo. White a déjà relevé le fait curieux qu'un territoire qui représente une toute petite partie du bloc forestier renferme une grande partie des espèces de ce bloc, dont la moitié au moins sont des endémiques. Pichon isole un bloc gabonais, où il note la plus grande abondance d'équivalence d'endémisme (12.4) de toute la région guinéo-congolaise. Léonard (1965) a qualifié la région de l'Ogooué de « fantastiquement riche ».

Ces faits prennent tout leur intérêt si on les intègre dans une explication biogéographique générale. De grands bouleversements ont eu lieu en Afrique qui ont sculpté, par vagues successives, la physionomie actuelle des distributions géographiques: Miss Manton (1950) le relevait déjà. Mangenot (in Mangenot 1954: 16-17) incite à la prudence lorsqu'il écrit: « Il est impossible d'interpréter la phytogéographie de l'Europe, ou celle de l'Amérique du Nord, sans tenir compte des glaciations quaternaires. Il est pareillement impossible d'élucider les causes de la répartition des végétaux en Afrique sans tenir compte de ces épisodes anciens. Or, l'on n'a pas encore réuni toutes les données de détail, géographiques et pédologiques, qui permettraient d'obtenir une exacte vue d'ensemble de ces vicissitudes climatiques. »

Le géologue Furon (1958: 165) rejoint les conclusions des botanistes lorsqu'il écrit que « la répartition actuelle des animaux et des végétaux est difficilement explicable ou parfois totalement inexplicable. C'est qu'elle ne se situe pas à la suite des répartitions des temps tertiaires, mais qu'elle est la conséquence directe de la catastrophe glaciaire qui a atteint son paroxysme au quaternaire ».

C'est bien ce qui ressort des deux mémoires d'Aubréville (1949 b, 1963 a) où l'hypothèse paléoclimatique est envisagée dans un premier travail pour l'Afrique, pour l'ensemble de la zone équatoriale dans le second.

Nous sommes très frappé de constater que les bastions de forêt dense dessinés sur la carte d'Aubréville (1963 a: 62), correspondent à l'emplacement actuel de la presque totalité des espèces endémiques ou à aire disjointe, et ceci non seulement dans notre groupe, mais aussi dans ceux auxquels nous l'avons comparé. D'ailleurs Pichon et White se sont également appuyés sur l'hypothèse d'Aubréville. Nous pensons que les bastions de forêt dense peuvent être interprétés comme des territoires refuges (au sens de Schwarz, cité par Favarger 1964) et que nous rencontrons là un paléoendémisme qui « était bien le résultat d'une élimination plus ou moins cataclysmique de biotypes, donc le signe d'un passé troublé » (l.c.: 35).

Le tableau 6 montre une richesse en espèces très différente dans les bastions de la forêt dense de l'Afrique occidentale et ceux de la région Nigeria-Mayombé, où le nombre d'espèces est beaucoup plus important. Dans la mesure où l'on peut séparer dans la réalité les notions de Schwarz (1938) de territoires refuges (Refugiumsgebiete) et de territoires de conservation (Erhaltungsgebiete), les bastions occidentaux ressortiraient du premier, la région côtière Nigeria-Mayombé du second. Dans la pratique, on observe des espèces isolées systématiquement, de véritables reliques, dans l'un et l'autre bastion, et il n'est pas exclu que dans le cas de la série écophylétique des *Campylopermum amplexans* à *glaberrimum* l'Afrique occidentale ait plutôt fonctionné comme territoire de conservation, à moins que l'on admette comme très récent le développement de cette série écophylétique.

4. Tentative d'interprétation phylogénique

Il n'est peut-être pas vain, au terme de notre étude, d'esquisser la phylogénie des espèces, tout au moins d'agencer les espèces ou les groupes d'espèces d'après ce que l'on sait de leur plan d'organisation et de leur chorologie actuelle.

A. LE GENRE *RHABDOPHYLLUM*

Ce genre ne comprend pas d'espèces pachycaules. Pour dresser une phylogénie, on ne peut actuellement se baser que sur l'étude de la structure de l'embryon, combinée avec l'examen des aires de répartition. La nervation \pm espacée des feuilles peut aussi donner un indice.

Deux espèces nous paraissent primitives: le *Rhabdophyllum letestui* et le *Rh. thonneri*. Isocotylées, les deux présentent le même type de nervation encore un peu hiérarchisée. (Cela n'exclut donc pas une insertion phylogénique du genre *Rhabdo-*

	<i>Idertia</i> , <i>Rhabdophyllum</i> <i>Campylospermum</i>		<i>Diospyros</i>		<i>Landolphiées</i>	
	Espèces isoco- tylées	Espèces hétéroco- tylées	Espèces isolées	Micro- espèces	Espèces primiti- ves	Espèces évoluées
Croissant dans la région guinéo-congolaise	27	18	34	13	31	31
Spéciales au domaine Sierra-Leone-Nigeria	6	—	4	3	7	6
Spéciales à l'aire orien- tale des forêts denses humides	17	10	24	4	20	22
Croissant dans l'en- semble de la région guinéo-congolaise	4	8	6	6	4	3
Croissant dans la bande côtière du domaine Nigeria-Mayombé	14	13	22	5	17	19
Spéciales à la bande côtière du domaine Nigeria-Mayombé	10	3	11	2	10	8
Nombre d'espèces afri- caines	52		90		72	
Nombre total d'espèces	env. 80		400		92	
Répartition générale	Afrique et Asie		pantropicale		Afrique et Mada- gascar (un genre en Amérique du Sud)	
Ecologie	forêt dense		forêt dense et savane		forêt dense (rarement savane)	
Types biologiques	arbustes		petits arbres		lianes	

	<i>Idertia</i> <i>Rhabdophyllum</i> <i>Campylosperrum</i>	<i>Diospyros</i>	<i>Landolphiées</i>
Bibliographies consultées	observations personnelles	White (1956, 1962); Hutchinson et Dalziel (1954-1963)	Pichon (1953); Hutchinson et Dalziel (1954-1963)
Base de distinction en espèces primitives et plus évoluées	embryon, architecture végétative	isolement systématique; indications de White	isolement systématique; indications de Pichon
Nombres chromosomiques	$n = 12, 24$ (Farron 1957 a, 1963)	$n = 15 (30, 45)$ (Mangenot 1962)	$n = 11$ (Mangenot 1962)

TABLEAU 6. — Comparaison des aires des espèces de plusieurs groupes africains bien représentés en forêt dense.

phyllum sur le genre *Campylosperrum*.) Les deux espèces présentent des aires rélictuelles. Il en est peut-être issu un phylum dont les espèces sont restées isocotylées, comprenant les *Rh. affine*, *welwitschii* et *refractum*.

Les origines du *Rh. arnoldianum* nous paraissent plus obscures: l'embryon présente une transition vers l'hétérocotylie, qui n'est pas encore aussi prononcée que dans le groupe des *Rh. calophyllum*, *bracteolatum* et *rigidum*. Il semble que ces dernières espèces terminent le « phylum » du *Rh. arnoldianum*. Des découvertes nouvelles gabonaises par exemple (nous pensons à l'espèce mal connue représentée par l'échantillon *Morel 117*) pourraient éclairer ce problème sous un jour nouveau.

B. LE GENRE CAMPYLOSPERMUM

L'évolution du genre *Campylosperrum* est certainement plus compliquée. Nous possédons aussi davantage d'indices à ce sujet, mais là encore le schéma proposé demeure très hypothétique.

Dans le type d'organisation pachycaule, que nous considérons comme primitif, nous rencontrons d'emblée des embryons isocotylés accombants et incombants (accombants chez les *C. elongatum* et *sacleuxii*, incombant chez les *C. duparquetianum* et *subcordatum*). Il est très frappant de constater que la répartition des espèces « incombantes » et « accombantes » n'est pas le fruit du hasard, mais semble répondre au phénomène de la vicariance. Les espèces « incombantes » ne pénètrent pas dans la cuvette congolaise. A une exception près (le *C. dybovskii*) les espèces « accombantes »

ne dépassent pas la forêt nigériane vers l'ouest, et à l'est atteignent Madagascar et l'Asie où, selon van Tieghem, on trouve toujours l'accompagne. Il y aurait du Nigeria au Gabon une sorte de « front de combat » entre les deux structures, puisque l'on rencontre dans cette région autant d'espèces incombantes qu'accompagnantes.

Si nous suivons la série incombante, nous voyons dans le port des espèces une série de changements et d'intermédiaires entre la pachycaulie et la leptocaulie, accompagnée d'une diminution graduelle de la taille des feuilles (voir, dans l'ordre les *C. klainei*, *subcordatum*, *amplectens*, *schoenleinianum*, *squamosum* et *glaberrimum*). Relevons que les inflorescences sont latérales (et portées par des rameaux spécialisés munis de feuilles embrassantes) chez les *C. klainei*, *duparquetianum* et *subcordatum*, et qu'elles deviennent terminales chez le *C. amplectens* et les autres espèces. Tout se passe comme si les rameaux spécialisés s'étaient développés grandement aux dépens du tronc pachycaule pour former finalement toute la plante à inflorescence terminale. Il en serait resté les feuilles embrassantes chez le *C. amplectens* et le *C. schoenleinianum*. Ceci est évidemment très hypothétique. La suite de l'évolution en une série écophylogétique paraît plus facile à suivre, comme nous l'avons écrit plus haut (p. 216).

La série accompagnante paraît elle-même polyphylétique. On y rencontre un phylum (section *Cercanthemum*) dont toutes les espèces ont une inflorescence latérale; son développement, du moins en Afrique, semble assez clair: il va du *C. elongatum* au *C. saclexii* et enfin au *C. scheffleri*.

Le *C. lecomtei*, à inflorescence également latérale (ou plutôt subterminale) et à feuillage « rhabdophyllien » reste isolé. Il est difficile d'interpréter son port peu ramifié qui évoque les formes pachycaules (ou les plantules, qui dans bien des groupes d'*Ouvateae* ont des feuilles juvéniles très étroites) et la position de l'inflorescence qui « hésite » à être terminale, comme c'est le cas dans certaines espèces d'Extrême-Orient.

Les mêmes incertitudes planent sur l'interprétation du port de l'extraordinaire *C. umbricola*, qui paraît bien ramifié, mais dont les énormes feuilles évoquent la pachycaulie, pour autant que l'on puisse en juger d'après des échantillons d'herbier très fragmentaires. Cette espèce, dont nous avons exposé la phénologie très particulière (cf. p. 211), paraît très voisine du *C. dybovskii*. Nous ne connaissons malheureusement pas son embryon. La cytologie permettra peut-être de savoir un jour si cette espèce est une relique ancienne ou une adaptation récente à une « niche écologique » (sensu Huxley, 1939-1940: 4) camérounaise qui reçoit 4 m d'eau de pluie par année !

La position relative des *C. dybovskii*, *calanthum*, *letouzeyi*, *descoingsii* et *katangense* est très difficile à débrouiller. Ces espèces, endémiques pour la plupart, sont toutes très stables. Elles se différencient par un assez grand nombre de petits caractères constants, dont plusieurs sont diagnostiques.

La grande difficulté de notre tableau est l'implantation des espèces hétérocotylées sur le fond primitif isocotylé. Nous trouvons là un hiatus morphologique complet au niveau de l'embryon, contrairement à ce que nous avons constaté chez les *Rhabdophyllum*. Les espèces hétérocotylées forment un groupe très homogène, où les séparations spécifiques sont malaisées à établir, parce que la variation est souvent du type clinal ou en échiquier, et la diversification est à sa phase inchoative. Le plan végétatif fondamental est toujours pareil. Bref, l'ensemble des caractères plaide pour le monophylétisme d'une part, la jeunesse d'autre part de ce groupe:

leptocaulie, inflorescences terminales, parfois polyploïdie, grandes aires de répartition du type allopatrique contigu, localisation à l'Afrique (Madagascar n'est pas atteint par les espèces hétérocotylées).

Par l'ensemble de leurs caractères, les hétérocotylées rappellent beaucoup la section *Campylospermum*. Il est en effet parfois difficile de distinguer le *C. dybovskii* d'une espèce voisine hétérocotylée comme le *C. densiflorum*; le *C. calanthum* des *C. laxiflorum* et *oliveranum*, ou le *C. katangense* du *C. strictum*. Il est possible que d'autres isocotylées aient fourni une souche à la section *Monelasmum*; mais il reste difficile de discerner dans ce magna ce que l'on doit à la phylogénie et ce qu'il faut attribuer à la convergence. Il est probable que l'hybridation joue encore actuellement un rôle important au sein de ce groupe. Rappelons également, pour situer les hétérocotylées par rapport aux isocotylées, le cas tératologique, observé chez le *C. dybovskii*, d'un embryon à trois cotylédons (voir pp. 198 et pl. IV, 11) qui permettrait peut-être de faire dériver l'embryon hétérocotylé externe d'un embryon isocotylé accombant.

En conclusion, nous avons l'impression de voir dans les groupes isocotylés le reste d'un passé mouvementé et d'une évolution brusquement interrompue, alors que les hétérocotylées nous montrent l'évolution en marche et en pleine période active.

Quelle est la cause profonde de tout cela? Il est certes tentant de penser que l'équivalent du phénomène glaciaire ait marqué brusquement de son sceau le groupe étudié. Toutes les espèces isocotylées seraient-elles des espèces tertiaires et toutes les espèces hétérocotylées des espèces « post-glaciaires »? Nous n'oserions nous aventurer à répondre. Que les hétérocotylées soient plus jeunes que les isocotylées, nous l'admettons. Cette jeunesse leur confère peut-être une plus grande aptitude à envahir des territoires neufs où le climat autorise une vocation forestière, si l'hypothèse d'Aubréville est correcte.

Mais il subsiste bien des inconnues. Par exemple, nous ne pouvons pas nous expliquer la dispersion des hétérocotylées, ignorant comment les semences germent. Pourtant ces espèces paraissent très communes sur d'immenses territoires, ce qui implique tout de même un mode de dispersion très efficace. Ridley (1930) signale que les fruits vivement colorés en rouge et noir attirent particulièrement l'attention des oiseaux qui pourraient jouer le rôle d'agents de dispersion.

Nous ignorons également tout des mécanismes — polyploïdie mise à part — qui sont entrés en jeu pour déterminer une telle variation à une époque relativement récente.

BIBLIOGRAPHIE

- Aubréville, A. (1949 a) *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale*. Paris.
 — (1949 b) *Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale*. Paris.
 — (1963 a) Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia* ser. 2, 3: 17-84.
 — (1963 b) Classification des formes biologiques des plantes vasculaires en milieu tropical. *Adansonia* ser. 2, 3: 221-226.
- Baum, H. (1951) Die Frucht von *Ochna multiflora*, ein Fall ökologischer Apokarpie. *Österr. Bot. Z.* 98: 383-394.

- Bodard, M. (1954) Notes sur quelques colatiers africains. *J. Agric. Trop. Bot. Appl.* 1: 312-316.
- Candolle, A.-P. de (1811) Monographie des ochnacées et des simaroubées. *Ann. Mus. Hist. Nat.* 17: 398-425.
- (1824) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Vol. 1. Paris.
- Corner, E. J. H. (1949) The Durian Theory or the origin of the modern tree. *Ann. Bot. (London)* ser. 2, 13: 367-414. (Voir aussi l'adaptation française par F. et N. Hallé, *Adausonia* ser. 2, 3: 422-445. 1963; 4: 156-184. 1964.)
- (1953 a) The Durian Theory extended. *Phytomorphology* 3: 465-476.
- (1953 b) The Durian Theory — A criticism. *Phytomorphology* 3: 80-88.
- (1954 a) The Durian Theory extended. II. The arillate fruit and the compound leaf. *Phytomorphology* 4: 152-165.
- (1954 b) The Durian Theory extended. III. Pachycauly and megaspermy. Conclusion. *Phytomorphology* 4: 263-274.
- Duvigneaud, P., M. L. Marlier et J. Dewit (1952) La géographie des caractères chez le genre zambézien *Diplorhynchus*. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 84: 243-268.
- Eames, A. J. (1961) *Morphology of the Angiosperms*. New York.
- Eichler, A. W. (1875) *Blüthendiagramme*. 2 Vol. Leipzig.
- Engler, A. (1874) Über Begrenzung und systematische Stellung der natürlichen Familie der Ochnaceae. *Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. German. Nat. Cur.* 37/2: 3-28.
- Exell, A. W. (1944) *Catalogue of the vascular plants of S. Tomé*. London.
- J. Léonard et E. Milne-Redhead (1951) Les espèces africaines du genre *Clematopsis*. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 83: 407-427.
- et F. A. Mendonça (1951) Ochnaceae. In L. W. Carrisso, *Conspectus florae ongolensis* 1: 283-297. Lisboa.
- Farron, C. (1957 a) Première contribution à la cytologie des *Ouratea* d'Afrique occidentale française. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 67: 26-32.
- (1957b) Noyaux géants et chromosomes géants dans les antipodes d'*Ouratea* affinis. *Arch. Julius-Klaus-Stiftung Vererbungs-f.* 32: 570-574.
- (1963) Contribution à la taxinomie des *Ouratea* Engl. (Ochnacées). *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 73: 196-217.
- Favarger, C. (1960) Sur l'emploi des nombres de chromosomes en géographie botanique historique. *Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel* 32: 119-146.
- (1964) Cytotaxinomie et endémisme. *Compt. Rend. Sommaires Séances Soc. Bio-géogr.* 357: 23-44.
- et J. Contandriopoulos (1961) Essai sur l'endémisme. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 71: 384-408.
- Furon, R. (1958) *Causes de la répartition des êtres vivants*. Paris.
- Gilg, E. (1895) Ochnaceae. In A. Engler et K. Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 3/6: 131-153. Berlin.
- (1903) Ochnaceae africanac. *Bot. Jahrb. Syst.* 33: 231-275.

- Gilg, E. (1904) Beiträge zur Kenntnis der Ochnaceae, besonders in Hinblick auf die neueste Bearbeitung dieser Pflanzenfamilie durch van Tieghem. In I. Urban et P. Graebner, *Festschrift zur Feier des siebenzigsten Geburtstages des Herrn Professor Dr. Paul Ascherson*: 97-117. Leipzig.
- (1925) Ochnaceae. In A. Engler et K. Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien* ed. 2, 21: 53-87. Berlin.
- Hedberg, O. (1958) The taxonomic treatment of vicarious taxa. *Uppsala Univ. Årsskr.* 6: 186-195.
- (1961 a) Modern taxonomic methods and the flora of tropical Africa. In A. Fernandes, *Comptes rendus de la 1^{re} réunion plénière de l'AETFAT*: 265-278. Lisboa.
- (1961 b) Monograph of the genus *Canarina* L. (Campanulaceae). *Svensk Bot. Tidskr.* 55: 17-62.
- Hutchinson, J. et J.-M. Dalziel (1927) *Flora of West Tropical Africa*. Vol. 1. London.
- et J.-M. Dalziel (1954-1963) *Flora of West Tropical Africa*. Ed. 2. London.
- Huxley, S. J. (1939-1940) Towards the new systematics. In S. J. Huxley, *The new systematics*: 1-46. Oxford.
- Lawrence, H. M. (1951) *Taxonomy of vascular plants*. New York.
- Léonard, J. (1957) Genera des Cynometreae et des Amherstieae africaines (Leguminosae Cesalpinioideae). Essai de blastogénie appliquée à la systématique. *Mém. Acad. Roy. Sci. Belgique, Cl. Sci. (8^o)* 30: 1-314.
- (1958) Intérêt de l'étude des plantules en systématique. *Naturalistes Belges* 39: 99-107.
- (1962) Attitude du systématicien à l'égard de l'emploi de caractères autres que ceux basés sur la morphologie traditionnelle. In A. Fernandes, *Comptes rendus de la 1^{re} réunion plénière de l'AETFAT*: 251-263. Lisboa.
- (1965) Contribution à la subdivision phytogéographique de la région guinéo-congolaise d'après la répartition géographique d'euphorbiacées d'Afrique tropicale. *Webbia* 19: 627-649.
- Mangenot, G. et S. Mangenot (1957) Nombres chromosomiques nouveaux chez diverses dicotylédones et monocotylédones d'Afrique occidentale. *Bull. Jard. Bot. Etat* 27: 639-654.
- et S. Mangenot (1958) Deuxième liste de nombres chromosomiques nouveaux chez diverses dicotylédones et monocotylédones d'Afrique occidentale. *Bull. Jard. Bot. Etat* 28: 315-329.
- J. Miège et R. Schnell (1954) Côte-d'Ivoire-Guinée. *Not. Bot. Itin. Commentés VIII^e Congr. Internat. Bot.* V-4. Paris.
- Mangenot, S. et G. Mangenot (1962) Enquête sur les nombres chromosomiques dans une collection d'espèces tropicales. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 25: 411-447.
- Manton, I. (1950) *Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta*. Cambridge.
- Mildbraed, J. (1914) *Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1907-1908. II. Botanik*. Leipzig.
- (1922) *Wissenschaftliche Ergebnisse der zweiten deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1910-1911. II. Botanik*. Leipzig.
- Oliver, D. (1868) *Flora of tropical Africa*. Vol. 1. London.
- Pichon, M. (1953) Monographie des Landolfiées. *Mém. Inst. Franç. Afrique Noire* 35: 1-437.

- Planchon, J. (1846-1847) Sur le genre *Godoya* et ses analogues avec des observations sur les limites des ochnacées, et une revue des genres et espèces du groupe. *London J. Bot.* 5: 584-600; 6: 1-31.
- Raunkiaer, C. (1934) *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford.
- Ridley, H. N. (1930) *The dispersal of plants throughout the world*. Ashford, Kent.
- Rothmaler, W. (1950) *Allgemeine Taxonomie und Chorologie der Pflanzen*. Jena.
- Schlittler, J. (1953) Blütenartikulation und Phyllokladien der Liliaceae organophylogenetisch betrachtet. *Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 55: 154-258.
- Schwarz, O. (1938) Phytochorologie als Wissenschaft, am Beispiele der vordcrasiatischen Flora. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.* 100: 178-228.
- Stebbins, G. L. (1950) *Variation and evolution of plants*. New York.
- Tieghem, Ph. van (1902a) Deux ochnacées nouvelles, par leur habitat géographique. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)* 8: 47-52.
- (1902 b) L'embryon des ochnacées et son emploi dans la définition des genres. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)* 8: 208-218.
- (1902 c) Le cristarque dans la tige et la feuille des ochnacées. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)* 8: 266-273.
- (1902 e) Sur la préfloraison des ochnacées. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)* 8: 273-279.
- (1902 e) Quelques genres nouveaux d'ochnacées. Constitution actuelle de la famille. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)* 8: 371-381.
- (1902 f) Encore quelques genres nouveaux d'ochnacées. Tableau résumant la composition actuelle de la famille. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)* 8: 543-549.
- (1902 g) Sur les ochnacées. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 8, 16: 161-416.
- (1902 h) Setouraté, Campylosperme et Bisetaire, trois genres nouveaux d'ochnacées. *J. Bot. (Morot)* 16: 33-47.
- (1902 i) Constitution nouvelle de la famille des ochnacées. *J. Bot. (Morot)* 16: 181-212.
- (1902 j) Sur la germination des ochnacées. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)* 9: 286-287.
- (1903) Nouvelles observations sur les ochnacées. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 8, 18: 1-60.
- (1907) Supplément aux ochnacées. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 9, 5: 158-192.
- White, F. (1955) Distribution of the african species of « *Diospyros* ». *Webbia* 11: 525-540.
- (1962) Geographic variation and speciation in Africa with particular reference to *Diospyros*. *Publ. Syst. Assoc.* 4: 71-103.
- Wildeman, E. de (1903) *Plantae Laurentianae ou énumération des plantes récoltées au Congo par E. Laurent en 1893 et 1895-1896*. Bruxelles.
- (1905-1907) *Mission Emile Laurent (1903-1904)*. Bruxelles.
- (1910) *Compagnie du Kasai. Mission permanente d'études scientifiques*. Bruxelles.
- (1911) *Etudes sur la flore des districts des Bangala et de l'Ubangi (Congo belge)*. Bruxelles.
- (1919-1920) Notes sur quelques espèces congolaises du genre *Ouratea* Aubl. *Rev. Zool. Africaine (Suppl. Bot.)* 7: 41-71.
- (1926-1929) *Plantae Bequaertianae*. Vol. 4. Gand et Paris.
- et Th. Durand (1900) *Plantae Thonnerianae congolenses ou énumération des plantes récoltées en 1896 par M. Fr. Thonner dans le district des Bangala*. Bruxelles.

APPENDICE: CONSPECTUS DES TAXA

I. *Idertia* Farron

1. *axillaris* (Oliver) Farron
2. *mildbraedii* (Gilg) Farron
3. *morsonii* (Hutch. et Dalz.) Farron
4. sp. non satis nota

II. *Rhabdophyllum* van Tieghem

1. *letestui* Farron
2. *thonneri* (de Wild.) Farron
3. *refractum* (de Wild. et Th. Dur.) van Tieghem
4. *welwitschii* van Tieghem
5. *affine* (Hooker fil.) van Tieghem
 - a) ssp. *affine*
 - b) ssp. *monanthum* (Gilg ex Engler) Farron
 - c) ssp. *acutissimum* (Gilg) Farron
 - d) ssp. *pauciflorum* (van Tieghem) Farron
 - e) ssp. *myrioneurum* (Gilg) Farron
6. sp. non satis nota
7. *arnoldianum* (de Wild. et Th. Dur.) van Tieghem
 - a) var. *arnoldianum*
 - b) var. *staudtii* (van Tieghem) Farron
 - c) var. *quintasii* (van Tieghem) Farron
8. *calophyllum* (Hooker fil.) van Tieghem
9. *rigidum* (de Wild.) Farron
10. *bracteolatum* (Gilg ex Mildbr.) Farron

III. *Campylopermum* van Tieghem

- A. sect. *Bisetaria* (van Tieghem) Farron, stat. nov.¹
 1. *lecomtei* (van Tieghem) Farron
- B. sect. *Cercanthemum* (van Tieghem) Farron, stat. nov.²
 2. *elongatum* (Oliver) van Tieghem
 3. *sacleuxii* (van Tieghem) Farron
 4. *scheffleri* (Engler ex Gilg) Farron
- C. sect. *Campylopermum*
 5. *dybovskii* van Tieghem
 6. *calanthum* (Gilg) Farron
 7. *katangense* Farron
 8. *descoingsii* Farron
 9. *letouzeyi* Farron
 10. *umbricola* (Engler ex van Tieghem) Farron

¹≡ *Bisetaria* van Tieghem, J. Bot. (Morot) 16: 44. 1902.

²≡ *Cercanthemum* van Tieghem, J. Bot. (Morot) 16: 198. 1902.

- D. sect. *Diphyllopodium* (van Tieghem) Farron, stat. nov.¹
11. *duparquetianum* (Baillon) van Tieghem
 12. *klainei* (van Tieghem) Farron
 13. *subcordatum* (Stapf) Farron
- E. sect. *Notocampylum* (van Tieghem) Farron, stat. nov.²
14. *zenkeri* (Engler ex van Tieghem) Farron
 15. *mannii* (Oliver) van Tieghem
 16. *oliveri* (van Tieghem) Farron
 17. *amplectens* (Stapf) Farron
 18. *schoenleinianum* (Klotzsch) Farron
 19. *squamosum* (DC.) Farron
 20. *congestum* (Oliver) Farron
 21. *glaberrimum* (P. Beauv.) Farron
- F. sect. *Monelasmum* (van Tieghem) Farron, stat. nov.³
22. *laeve* (de Wild. et Th. Dur.) Farron
 - 22bis. (*Ouratea lundensis* Cavaco, spec. non satis nota)
 23. *strictum* (van Tieghem) Farron
 24. *reticulatum* (P. Beauv.) Farron
 - a) var. *reticulatum*
 - b) var. *turnerae* (Hooker fil.) Farron
 25. *engama* (de Wild.) Farron
 26. *densiflorum* (de Wild. et Th. Dur.) Farron
 27. *flavum* (Schum. et Thonner ex Stapf) Farron
 28. *bukobense* (Gilg) Farron
 29. *vogelii* (Hooker fil.) Farron
 - a) var. *vogelii*
 - b) var. *costatum* (van Tieghem) Farron
 - c) var. *poggei* (Engler) Farron
 - d) var. *angustifolium* (Engler) Farron
 - e) var. *molleri* (van Tieghem) Farron
 30. *laxiflorum* (de Wild. et Th. Dur.) van Tieghem
 31. *claessensii* (de Wild.) Farron
 32. *excavatum* (van Tieghem) Farron
 33. *oliveranum* (Gilg) Farron
 34. *sulcatum* (van Tieghem) Farron
 35. *glaucum* (van Tieghem) Farron
 36. *cabrae* (Gilg) Farron

¹ ≡ *Diphyllopodium* van Tieghem, J. Bot. (Morot) 16: 200. 1902.

² ≡ *Notocampylum* van Tieghem, J. Bot. (Morot) 16: 199. 1902.

³ ≡ *Monelasmum* van Tieghem, J. Bot. (Morot) 16: 202. 1902.