

NERVATION ET TYPES FOLIAIRES CHEZ LES MEMECYLON (MELAST.) AFRICAINS

H. JACQUES-FÉLIX, J. A. MOUTON & M. CHALOPIN

JACQUES-FÉLIX, H., MOUTON, J. A. & CHALOPIN, M. — 18.09.1978. Nervation et types foliaires chez les Memecylon (Melast.) africains, *Adansonia*, ser. 2, 18 (1) : 67-81. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : Trois types foliaires, caractérisés par les formes de nervation et de sclérites, sont reconnus chez les espèces africaines de *Memecylon* et correspondent aux unités taxonomiques suivantes : 1, type mémécylloïde aux sections *Mouririoidea*, *Polyanthema* et *Azeliana*; 2, type spathandroïde aux sections *Spathandra* et *Biovulata*; 3, type strychnoïde à la section *Strychnoidea*.

ABSTRACT: Three foliar types, characterised by venation and sclereids patterns, are recorded in the African species of *Memecylon* and correspond to the following taxonomic units: 1, memecyloid type to sections *Mouririoidea*, *Polyanthema* and *Azeliana*; 2, spathandroid type to sections *Spathandra* and *Biovulata*; 3, strychnoid type to section *Strychnoidea*.

Henri Jacques-Félix, Jean A. Mouton & Monique Chalopin, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Les organes floraux des *Memecylon* étant peu différenciés et manquant souvent sur les spécimens de collection, les caractères des organes végétatifs sont davantage pris en considération par les systématiciens qui ont à traiter de ce genre. Ainsi, il est remarquable que ces auteurs placent toujours les caractères foliaires en priorité dans leurs clés dichotomiques, tant pour la distinction des principaux groupes, d'après la nervation, que pour la séparation des espèces, d'après les autres caractères de la morphologie et de la biométrie.

La nervation doit cet intérêt particulier à ce qu'elle se présente sous quelques aspects différents, dont certains ont été jugés suffisants par d'anciens auteurs pour distinguer le genre *Spathandra* du genre *Memecylon*. Malheureusement ce caractère n'est pas toujours également compris. COGNIAUX (1891) et GILG (1898), reconnaissaient indépendamment quatre grands groupes d'espèces d'après la morphologie foliaire; position tout à fait légitime pour des clés d'identification, mais qui serait peut-être discutable s'il s'agissait d'ériger ces groupes en autant d'unités systématiques. C'est ainsi que PERRIER DE LA BÂTHIE (1932), pour classer en sections les *Memecylon* de Madagascar, a renoncé aux données de la nervation, dont il disait, justement, que leur interprétation dépend du degré d'opacité des feuilles. De plus, certains cas sont effectivement ambigus et donnent lieu à confusion. C'est ainsi que ENGLER (1921) a réuni des espèces de types foliaires différents dans de mêmes sections basées, par lui-même, sur la nervation.

INTRODUCTION

Nous nous proposons d'éliminer ces contradictions par une étude précise des caractères du système vasculaire et de leurs rapports avec ceux de la morphologie externe, habituellement utilisés.

TECHNIQUES

Si un examen attentif des feuilles permet déjà un premier classement de la nervation primaire, d'autres méthodes sont nécessaires pour l'étude des nervures secondaires et tertiaires. Pour le limbe nous avons isolé les appareils vasculaires du mésophylle, selon une technique mise au point par l'un de nous (MOUTON, 1972), ou nous avons simplement éclairci des fragments de feuilles par la potasse (ou soude) caustique. Pour le pétiole nous avons également procédé par éclaircissage, ou par coupes transversales pratiquées à différents niveaux et plus particulièrement au point caractéristique (PETIT, 1887), c'est-à-dire à la limite pétiole-limbe.

GLOSSOLOGIE

Depuis quelques années plusieurs auteurs se sont préoccupés de normaliser les études de morphologie foliaire. Certains, comme MOUTON (1970), HICKEY (1973), DILCHER (1974), se sont surtout basés sur les travaux fondamentaux de C. VON ETTINGHAUSEN (1861); d'autres, comme MELVILLE (1976), ont proposé de nouvelles définitions. Par ailleurs, des études comme celles de MOUTON (1972), HICKEY & WOLFE (1975), sont plutôt consacrées à l'évolution de la morphologie foliaire au cours de la phylogénèse. Le classement analogique des formes de nervation, établi par C. VON ETTINGHAUSEN (1861) pour les besoins de la paléobotanique et conservé par certains des travaux récents, reste nécessairement à forte dominance physionomique, c'est-à-dire qu'il rassemble des formes de convergence, indépendamment des structures réelles, et qu'il néglige la notion de variabilité qui permettrait de rapporter de simples diversifications spécifiques à leurs types fondamentaux. Des recommandations faites par ces auteurs, nous retiendrons surtout les termes techniques, utiles à la description méthodique de l'appareil vasculaire, moins les termes nomenclaturaux appliqués aux types de nervation.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX

C'est au cours de la discussion que nous citerons les espèces choisies pour étude parmi les différentes catégories morphologiques dites « uninnerviées », « subtrinerviées » et « trinerviées »¹.

1. Hormis les études auxquelles nous nous référons, soit ici, soit à la suite de l'article sur les sclérites, il n'en existe guère d'autres qui soient consacrées à la feuille des *Memecylon* et elles sont répertoriées dans les ouvrages généraux comme ceux de METCALFE & CHALK (1950), ESAU (1965), NAPP-ZINN (1973), etc.

Pétiole (Pl. 1, A). — Le passage de l'appareil vasculaire de la tige à la feuille, tel qu'il peut être observé sur le pétiole, permet de reconnaître le nombre et le niveau d'individualisation des nervures primaires. Une coupe transversale, faite au point caractéristique chez diverses espèces, montre constamment trois faisceaux, le médian étant toujours plus développé que les latéraux. En quelques cas, ceux-ci sont plus nombreux, régulièrement disposés en arc de cercle et de moins en moins développés vers l'extérieur. Leur structure a fait l'objet de remarques de LIGNIER (1887), de VAN TIEGHEM (1891), plus incidemment de JACQUES-FÉLIX (1935), dont nous ne retiendrons que les particularités utiles à notre propos. Le faisceau médian se présente sous l'aspect d'un arc ligneux, plus ou moins largement ouvert ou involuté, avec du phloème sur ses deux faces. Parfois il y a formation d'un tissu ligneux antérieur; plus rarement le bois forme un anneau complet. Nous n'avons observé ce dernier caractère que chez deux espèces, alors que c'est la structure la plus fréquente chez les *Mouriri* du continent américain (MORLEY, 1976). Les faisceaux latéraux sont plus fréquemment fermés.

Limbe (Pl. 2). — Les trois faisceaux différenciés du pétiole sont ceux des trois nervures primaires : une médiane et deux latérales. Celles-ci, après un trajet curviligne, atteignent le sommet du limbe : nous les nommerons « convergentes », ou bien nous préciserons « convergentes principales » (*a* 1), par opposition aux « convergentes additionnelles » (*a* 2). La nervation secondaire est représentée par des nervures transversales (*b*), reliant plus ou moins directement la médiane aux convergentes et connectant aussi les convergentes entre elles. Ces connexions principales déterminent autant de champs internervaires, lesquels ne sont cependant pas des entités rigoureusement définies. Les nervures intersecondaires (*c*), issues des primaires ou secondaires, sont plus grêles et leurs connexions déterminent une deuxième catégorie d'aires fermées : les mailles. Les nervures tertiaires (*d*), occupent ces mailles et leur extrémité est généralement modifiée en sclérites. La nervation marginale, formée de nervures tertiaires, peut présenter quelques caractères particuliers.

L'appareil vasculaire forme un tout indissociable, et la hiérarchie de ses constituants, telle que nous venons de l'exposer, est surtout une commodité descriptive. Toutefois, ce sont les différences dans les rapports de prédominance, de nombre, de position et de structure de ces différentes parties, qui déterminent les formes de nervation et les types foliaires.

LES FORMES DE NERVATION

Nous rechercherons d'abord s'il existe une architecture fondamentale qui soit commune à l'ensemble du genre, puis nous en distinguerons les divers agencements qui déterminent les différents types foliaires.

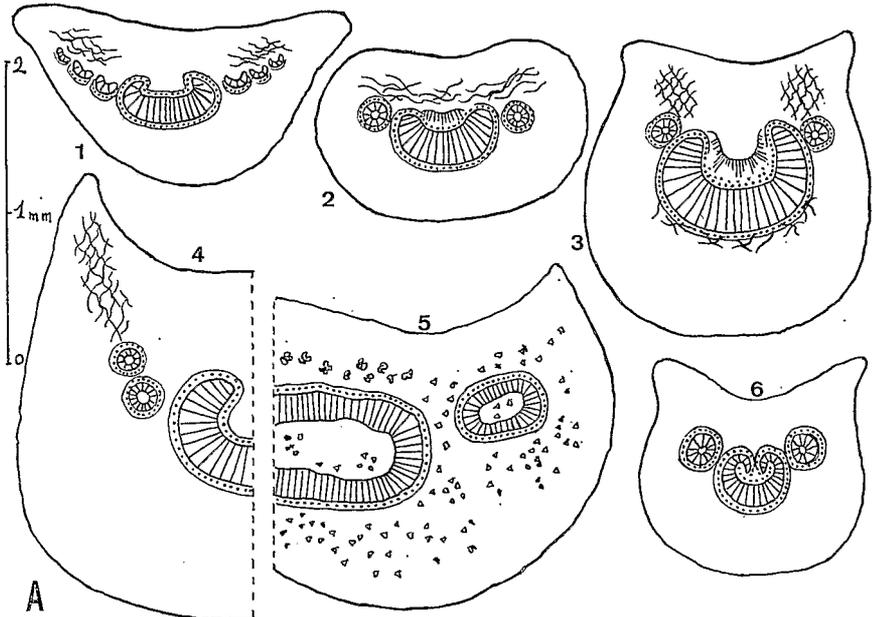
CARACTÈRE COMMUN : LA NERVATION ACRODROME

Le caractère commun et dominant est la présence constante de deux convergentes connectées transversalement avec la médiane. Lorsque ces convergentes sont ténues, apparemment peu fonctionnelles et rejetées près de la marge, elles ne sont pas toujours évidentes, d'où l'expression de feuilles « uninerviées » utilisée en morphologie externe. La mise à nu de l'appareil vasculaire de telles feuilles, celle du *M. germainii* par ex. (Pl. 2, 1), révèle bien leur existence. Parfois c'est leur nature de nervure primaire qui est ignorée par confusion avec la nervation brochidodrome, terme qui devrait ne s'appliquer qu'aux feuilles dont ce sont les nervures secondaires, étagées sur la médiane et connectées entre elles par « courbure et renforcement de leur extrémité », qui forment la nervure convergente. Ce n'est pas le cas pour les *Memecylon*, car même des nervures spectaculairement coarquées (brochidomorphes), comme celles du *M. zenkeri* (Pl. 4, 1) par ex., sont bien des primaires déjà différenciées sur le pétiole (Pl. 1, 4).

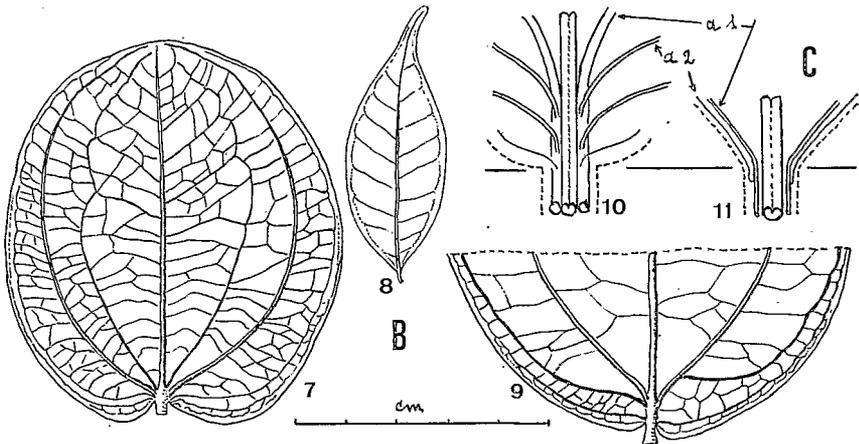
LIGNIER (1887), ayant étudié la nervation du *M. cunningianum*, soulignait déjà qu'une telle nervure submarginale est l'homologue de la première nervure latérale des feuilles plurinerviées, habituelles aux autres *Melastomataceæ*. Il nous est d'autant plus facile d'adopter ce point de vue que c'est parmi les *Memecylon* eux-mêmes que nous avons de telles feuilles, dont les convergentes principales sont manifestement accompagnées d'additionnelles. Lorsque le nombre de ces convergentes est élevé (il peut varier de deux à quatre paires, ce qui correspond à des feuilles 5-7 à 9-nerviées), les plus externes sont souvent récurvées, en rapport avec un limbe plus ou moins cordé. Qualifier une telle nervation de campylodrome, par opposition à une nervation acrodrome, serait accorder, à ce caractère numérique, une signification architecturale qu'il n'a pas. C'est ainsi que MELVILLE (1976), qui regroupe ces nervations sous le nom de « convergate leaves », donne l'exemple de plusieurs *Dioscorea* dont les feuilles ont de une à quatre paires de convergentes.

Dans sa minutieuse étude de 1887, LIGNIER faisait déjà remarquer que si la vascularisation des *Melastomataceæ* est diversifiée au niveau de la tige — particularité mise à profit par VAN TIEGHEM pour sa classification anatomique de la famille —, elle est homogène au niveau de la feuille. En d'autres termes, il estimait que la nervation des *Memecylon* ne diffère pas, fondamentalement, de celle des autres *Melastomataceæ*, tout en marquant une transition vers la famille voisine des *Myrtaceæ*.

Ce sera aussi notre première conclusion. Quelles que soient leurs apparences, « uninerviées » ou « plurinerviées », les feuilles de *Memecylon* ont toujours une nervation primaire constituée d'une médiane et de deux convergentes principales parfaites : c'est une nervation acrodrome, comme celle des autres *Melastomataceæ* (MOUTON, 1970, p. 173). Les convergentes additionnelles qui s'y ajoutent ne modifient pas cet élément primaire de la nervation. Nous remarquons aussi que les nervures secondaires établissent toujours, selon des modalités variables, des connexions transversales entre ces convergentes et la médiane : c'est une nervation fermée.



A
Bois . Phloème . Sclérites: fili formes , indifférenciés ou polyramésés  & 



Pl. 1. — A : Coupes transversales de pétioles de Memecylon : 1, *M. lateriflorum*; 2, *M. polyanthemos*; 3, *M. calophyllum*; 4, *M. zenkeri*; 5, *M. blakeoides*; 6, *M. cinnamomoides*. — B : Feuilles de Memecylon : 7, *M. macranthum* (*Le Testu 5804*); 8, *M. bebaiense* (*Tessmann 800*); 9, *M. memecyloides* (*Guillaumet 655*). — C : Types de pétioles (schémas) : 10, pétiole caulinare strychnoïde; 11, pétiole foliaire mémécylloïde. Explications dans le texte.

En résumé nous ramenons les divers agencements de la nervation primaire à un seul type architectural de base. User des termes hyphodrome, brochidodrome, campylodrome, etc., soit de façon inexacte, soit pour désigner des caractères spécifiques, sinon fluctuants, serait diluer la signification des types foliaires réels à établir sur d'autres bases. Les formes secondaires de nervation ont certes leur intérêt, mais elles sont à utiliser dans un travail de spéciation, ou à intégrer dans un contexte plus général.

CARACTÈRES DISTINCTIFS : LES TYPES FOLIAIRES

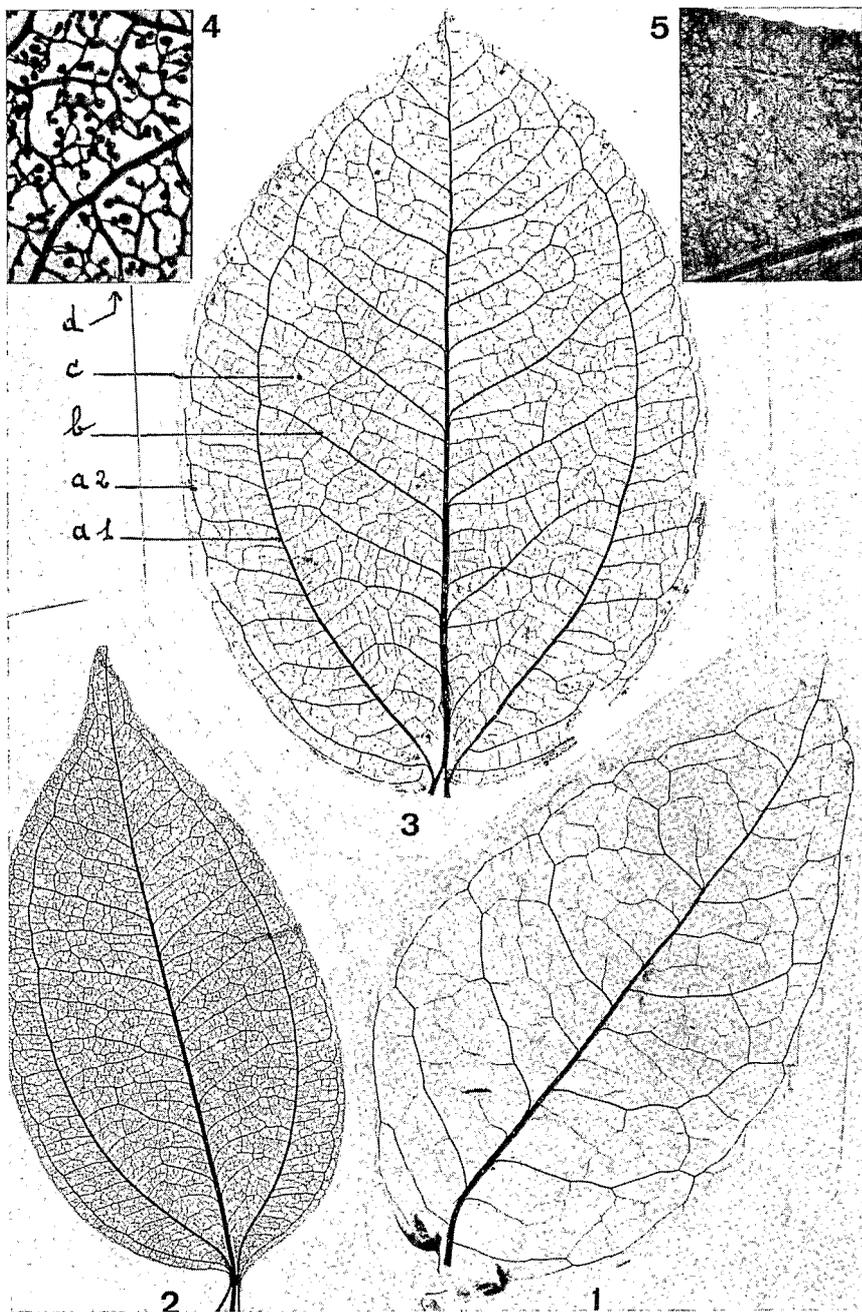
Le plus immédiat des caractères distinctifs concerne les rapports de prédominance et de position entre la nervure médiane et les convergentes. Puis viennent ceux relatifs au nombre et à la nature des convergentes additionnelles, ainsi qu'à la morphologie corrélative des secondaires. Enfin, les nervures tertiaires apportent l'argument décisif avec leurs sclérites. Sur un premier examen de la nervation et des sclérites, on pourrait n'établir que deux grands types foliaires, n'offrant entre eux aucune transition. Mais une étude plus détaillée des sclérites et la prise en considération de certains autres caractères essentiels à la classification, nous font préférer la proposition de trois types plus homogènes : 1) le type mémécycloïde, qui inclut le *M. capitellatum*, espèce-type du genre *Memecylon*; 2) le type spathandroïde, représenté par le *M. blakeoides* (= *Spathandra carulea*); 3) le type strychnoïde, propre à la section *Strychnoidea*.

1. — TYPE MÉMÉCYLOÏDE

C'est le type des feuilles dites « uninerviées » ou « subtrinerviées ». Le pétiole présente très tôt les caractères foliaires (Pl. 1, 11). Les faisceaux sont bien séparés; les latéraux de taille beaucoup plus réduite. La base des feuilles, même lorsqu'elle est exceptionnellement subcordée ou auriculée, est étroitement cunéée sur le pétiole, en rapport avec le passage des convergentes qui s'écartent dès leur entrée dans le limbe pour occuper leur position submarginale. En quelques cas la feuille est décurrense jusqu'à la base où une coupe transversale montre une troisième paire de faisceaux (Pl. 1, 1).

Homogène par ses caractères essentiels, le type mémécycloïde présente trois formes secondaires, inégalement distinctes.

Forme polyanthème. — Elle représente un état moyen, le plus répandu, que nous décrivons d'après les *M. germainii* (Pl. 2, 1) et *M. myrtilloides* (Pl. 2, 5). Les convergentes (*a*) sont submarginales, uniformément grêles sur tout leur trajet et bien différentes de la médiane. Les secondaires transversales (*b*), d'abord robustes, sont rapidement plus grêles dès qu'elles se ramifient, et ne sont connectées avec les convergentes qu'après un trajet sinueux, de sorte que les champs internervaires sont imprécis et les arcures



Pl. 2. — Appareils vasculaires de *Memecylon* : 1, *M. germainii* (les sclérites filiformes ont été éliminées, sauf là où elles sont représentées par des taches grises); 2, *M. cinnamomoides* (typiquement sans sclérites); 3, *M. memecyloides* (typiquement sans sclérites); 4, *M. guineense*; 5, *M. myrtilloides* (la feuille est orientée transversalement). 1-3 \times 1; 4-5 \times 10. Explications dans le texte.

imposées aux convergentes peu prononcées. Les intersecondaires (*c*) sont grêles et forment des mailles lâches. Enfin les tertiaires (*d*) sont capillaires et se résolvent en sclérites filiformes, qui sortent du plan de l'appareil vasculaire et occupent une place considérable du mésophylle (Pl. 2, 5; 3, 3, 4). Les convergentes additionnelles (*a* 2) sont très réduites et forment un feston irrégulier rattaché aux principales. Si, dans ce type de feuilles, les convergentes principales sont parfois visibles en examen externe, les additionnelles ne sont révélées que par dénudation de l'appareil vasculaire, bien que leur origine soit parfaitement basilaire, sinon pétioleaire.

Le pétiole est pourvu de sclérites, du même type que celles du limbe, disposées en écheveaux au-dessus des faisceaux, ou localisées de part et d'autre des faisceaux latéraux, là où s'amorcent les marges du limbe. Le faisceau central est ouvert; les latéraux sont fermés (Pl. 1, 1-4).

Forme afzeliane. — Les convergentes principales sont plus écartées de la marge, plus nettement coarquées par les transversales, avec lesquelles elles délimitent des champs internervaires mieux définis. Les arches formées par les additionnelles et les transversales sont plus précises et parfois visibles en examen externe (Pl. 4, 1). Parmi les espèces présentant cette forme, le *M. arcuato-marginatum* var. *simulans*, montre le cas assez rare de convergentes qui entrent ensemble dans la côte médiane pour ne se séparer que dans le limbe. Malgré cela la convergente additionnelle est suprabasilaire et c'est une nerville basipète qui irrigue cette partie libre du limbe.

Forme mouririöide. — Cette forme, représentée par le *M. lateriflorum* (Pl. 4, 2), est plus originale et caractérisée par de nombreuses nervures secondaires, équivalentes, peu obliques, formant, avec les intersecondaires, des mailles étroites, oblongues à losangiques. Les tertiaires qui les occupent sont nettement médiotropes (Pl. 3, 4). Les convergentes additionnelles sont bien définies, d'origine pétioleaire, parallèles et peu connectées aux principales; leur autonomie est confirmée par l'émission de tertiaires médiotropes. La nervation marginale est plus ou moins convergente.

Le pétiole est plus ou moins laminé; les faisceaux sont largement ouverts, parfois avec du bois antérieur; les sclérites sont du type général (Pl. 1, 1).

En résumé, la nervation du type mémécylöide est surtout caractérisée par le nombre restreint des convergentes. On reconnaît que cette limitation est typique à ce que l'espace marginal, qui serait parfois assez large dans la forme afzeliane pour laisser place à une deuxième additionnelle, est occupé par une nervation dendroïde riche en sclérites bordant la marge (Pl. 2, 5).

Au titre des variations on peut noter que chez les feuilles ayant un large espace médian, la vascularisation conduit parfois à la brochidomorphie en privilégiant certaines connexions intersecondaires. Cela apparaît dans *M. germainii* (Pl. 2, 1), et quelques cas, plus prononcés, existent chez d'autres

espèces. Ainsi pourrait-on croire à une nervation « brochidodrome festonnée » si l'on méconnaissait la prédominance des convergentes primaires¹.

2. — TYPE SPATHANDROÏDE

Les types spathandroïde et strychnoïde correspondent, l'un et l'autre, aux feuilles « trinerviées » ou « plurinerviées ». Le type spathandroïde étant plus homogène, de ce fait qu'il n'intéresse que quelques espèces, nous développerons nos observations d'après le type strychnoïde.

Les sclérites spathandroïdes sont ramiformes ou polyrameuses (Pl. 3, 1, 2), toujours présentes et généralement abondantes. VAN TIEGHEM (1891, p. 40) avait déjà remarqué que l'association entre ces sclérites et les feuilles « trinerviées », s'opposait à celle des sclérites filiformes avec les feuilles « uninerviées ».

Sur le pétiole les sclérites sont nombreuses, dispersées dans le parenchyme, différenciées ou non. Le faisceau médian est fermé chez le *M. blakeoides* (Pl. 1, 5), ouvert chez le *M. barteri*.

3. — TYPE STRYCHNOÏDE

Variable dans le détail, il ne présente pas de formes distinctes et on peut le décrire d'après les *M. cinnamomoides* et *M. memecyloides* (Pl. 2, 2, 3).

Le pétiole conserve plus longtemps les caractères caulinaires, c'est-à-dire que les faisceaux sont tardivement différenciés, presque équivalents, et entrent tous les trois dans la côte médiane (Pl. 1, 10). En conséquence, les convergentes principales (*a* 1) sont suprabasilaires, elles se détachent sous un angle aigu, sont presque aussi robustes que la médiane, ont un trajet mésotrope et ne sont parfois coarquées que vers le sommet où elles sont plus grêles. Les convergentes additionnelles (*a* 2) ne se forment donc elles-mêmes qu'au niveau du limbe et peuvent, de ce fait, augmenter en nombre avec l'élargissement de la feuille au cours de la croissance. Ces convergentes successives sont indépendantes les unes des autres et leur origine se situe en position de plus en plus proximale sur les deux faisceaux principaux (Pl. 1, 7, 9, 10). Les secondaires principales (*b*), qui connectent directement la médiane et les convergentes, ne prennent de l'importance, en délimitant des champs internervaires assez précis, qu'à une certaine distance au-dessus de la base. Quant aux transversales interconvergentes, elles sont plus régulièrement distribuées, plagiotropes ou arquées. Les intersecondaires (*c*) sont différentes de celles du type mémécycloïde, car elles restent relativement robustes, sont immédiatement ramifiées-réticulées et forment des mailles étroites, irrégulières ou polygonales. Les tertiaires (*d*) sont linéaires, obtuses à leur extrémité, c'est-à-dire dépourvues de sclérites (Pl. 2, 2, 3), ou différenciées en sclérites sphéroïdes (Pl. 2, 4).

1. En réalité il s'agit de feuilles opaques à nervation obscure et ces particularités ne sont guère visibles en morphologie.

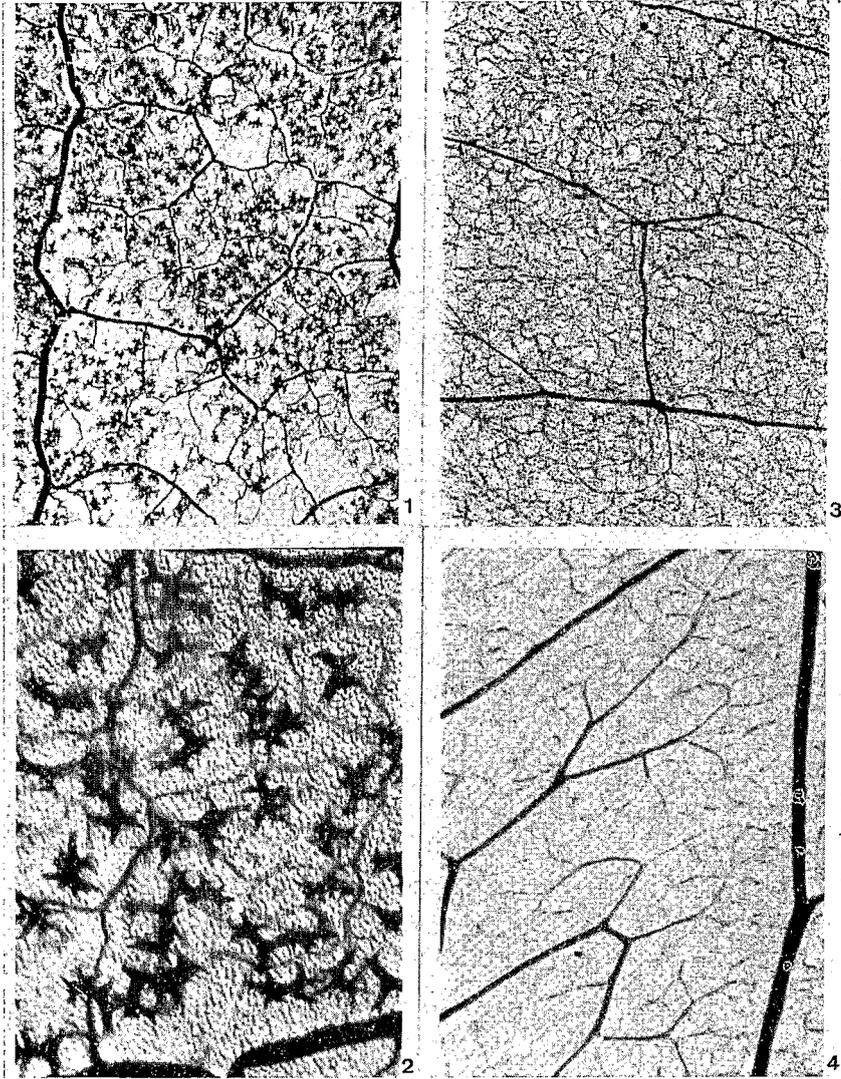
La nervation marginale conserve ces mêmes caractères, de ce fait qu'elle est également réticulée, avec une bordure fermée ou presque.

Les variations et « anomalies » portent sur le nombre et la formation des convergentes additionnelles. Lorsque ces convergentes sont nombreuses (jusqu'à quatre paires), les plus externes sont nécessairement incomplètes et prennent de plus en plus le caractère de nervures secondaires, bien qu'elles conservent, normalement, leur origine basilare. Parfois, cependant, elles semblent, ou sont effectivement, supplantées par une secondaire plus robuste; mais il existe toujours une ultime convergente submarginale, différenciée en dessous de la pénultième sur le faisceau de la convergente principale. Ces caractères peuvent varier chez une même espèce. Chez les *M. cinnamomoides*, ou *M. memecyloides*, par ex., il est fréquent que telle feuille montre des convergentes principales et additionnelles presque équivalentes, parce que différenciées simultanément en un même point, et que telle autre, en raison d'une croissance accélérée, montre inversement des additionnelles suprabasilaires. Normalement leur symétrie est maintenue sur les deux moitiés de la feuille; cependant il peut y avoir décalage, comme dans le cas figuré (Pl. 1, 9). Un exemple différent, similaire à celui que nous avons souligné pour une feuille mémécyloïde (Pl. 2, 1), est fourni par le *M. macranthum* (Pl. 1, 7), dont certaines feuilles ont une convergente, basilare au départ, brochidomorphe vers le haut, intercalée entre la médiane et les convergentes principales. Il y a aussi quelques cas pièges comme celui du *M. bebaiense* (Pl. 1, 8), chez lequel les convergentes principales sont submarginales, coarquées dès la base, et les additionnelles très obscures. Ce sont là les apparences du type mémécyloïde, mais les autres caractères, dont l'absence de sclérites filiformes, permettent d'éviter l'erreur.

Sur le pétiole les sclérites sont dispersées dans le parenchyme et sont indifférenciées, ou bien elles manquent totalement (Pl. 1, 6). Le faisceau médian est généralement canaliculé avec des marges très infléchies; il est cylindracé chez le *M. fasciculare*.

Notre deuxième conclusion est que la nervation convergente additionnelle est l'élément variable qui s'ajoute à la nervation acrodrome, primaire et stable. Elle couvre une gamme qui va de la paire additionnelle unique, obscure et souvent subordonnée à la principale, comme dans le type mémécyloïde, à la formation de plusieurs convergentes bien individualisées, comme dans les types spathandroïde et strychnoïde. Nécessairement issues des deux principaux faisceaux latéraux, les additionnelles sont immédiatement plus grêles que les principales et il serait vain de discuter de leur origine, primaire ou non, laquelle peut varier selon le rythme de la croissance foliaire. Le caractère architectural de la feuille n'est pas modifié par ces variations : il consiste toujours dans la formation de nervures basilaires, qui subissent une orientation acrodrome et dont les plus externes sont toujours submarginales. Il existe cependant deux tendances :

— La feuille mémécyloïde, caractérisée par la prédominance de la médiane et des secondaires transversales qui occupent la presque totalité



Pl. 3. — Nervations tertiaires de *Memecylon* : 1, *M. blakeoides*, nervation et sclérites spathandroïdes ; 2, même espèce, on voit très bien les rapports entre les sclérites et les mailles de la nervation ; 3, *M. arcuato-marginatum* (la feuille est orientée transversalement), nervation et sclérites mémécyoïdes ; les sclérites débordent largement des mailles ; 4, *M. lateriflorum*, les nervures se résolvent en sclérites filiformes réfringentes. 1, 3 \times 50 ; 2, 4 \times 200.

du limbe, au détriment des convergentes, tend vers une architecture penninerviée. Elle se rapproche en cela d'un type foliaire fréquent chez les *Myrtaceæ*, duquel HICKEY & WOLFE (1975) disent qu'il tend au parallélisme transversal des nervures secondaires, intersecondaires et tertiaires. Mais il convient surtout de faire le rapprochement avec d'autres genres de *Memecyloideæ*. La forme mouririoïde ressemble beaucoup à celle de nombreux *Mouriri*, décrits comme penninerviés, et dont le pétiole ne présente effectivement qu'un seul faisceau (MORLEY, 1976).

— La feuille spathandroïde, ou strychnoïde, dont la médiane et les convergentes se partagent l'appareil vasculaire, avec moindre importance des transversales, a une architecture plurinerviée qui se rapproche davantage de celle présentée par de nombreuses *Melastomatoideæ*.

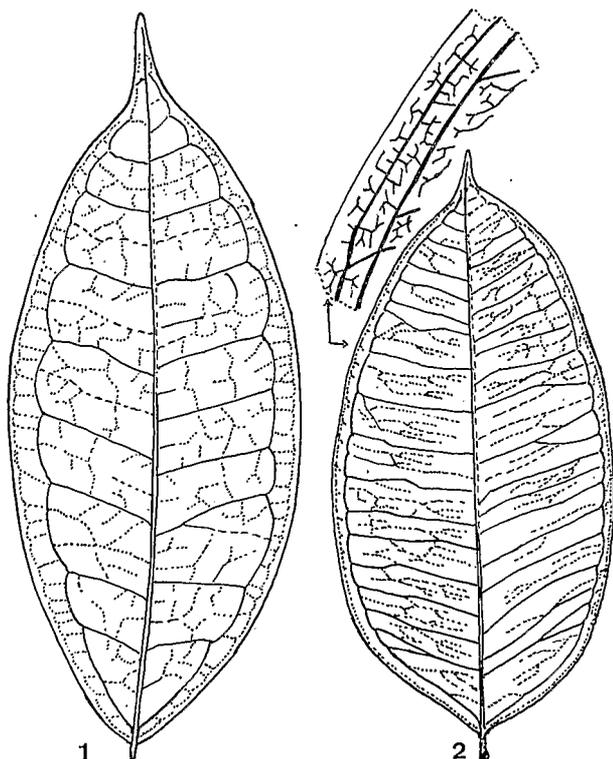
TYPES FOLIAIRES ET CLASSIFICATION

Ces trois grands types structuraux : mémécylloïde avec sclérites filiformes; spathandroïde avec sclérites ramiformes ou polyrameuses; strychnoïde sans sclérites ou avec sclérites sphéroïdes, sont indépendants du milieu et de la biomorphologie foliaire qui en découle. Ils se répartissent également parmi les espèces héliophiles ou sciaphiles, qu'elles soient de type foliaire moyen (mésophylles), ou extrême (macrophylls ou microphylls). Par contre ils sont associés aux autres groupes de caractères, de la fleur ou du fruit, qui ont permis la subdivision du genre en six sections (JACQUES-FÉLIX, 1977).

La feuille mémécylloïde correspond exactement à un type d'embryon et ne comporte aussi qu'un type de sclérites. Cependant nous y avons reconnu plusieurs formes qui correspondent à autant de sections. La forme mouririoïde est parfaitement originale et concerne la section *Mouririoides*. Les deux autres sont moins différentes entre elles. La forme afzeliane, dite « subtrinerviée », est pourtant au centre de notre problème par les confusions qu'elle a pu entraîner. En 1898, dans sa clé dichotomique, GILG en faisait justement une rubrique particulière, dont la composition correspond, à une espèce près (*M. memecyloides*), à notre section *Afzeliana*, basée, entre autres caractères, sur la forme ellipsoïde du fruit; et ce fut l'erreur de ENGLER (1921) de classer tout ce groupe d'espèces dans sa section *Strychnoidea*. La forme polyanthème, qui marque au maximum la réduction des convergentes sur des feuilles dites « uninerviées », s'accorde avec la section *Polyanthema*, caractérisée par des fruits sphéroïdes.

La feuille spathandroïde concerne deux petites sections, *Spathandra* et *Biovulata*, dont les embryons sont apparentés, mais non identiques, et que séparent aussi quelques autres caractères moins importants, dont la forme des sclérites.

La feuille strychnoïde concerne davantage d'espèces. Variable par le nombre des convergentes et la nature des sclérites, elle reste parfaitement distincte des précédentes. Ainsi comprise elle correspond à la section *Strychnoidea*, bien définie par son embryon et quelques autres caractères.



Pl. 4. — Feuilles mémécycloïdes $\times 2/3$: 1, *Memecylon zenkeri*, forme *afzeliana*; 2, *M. lateriflorum*, forme *mouririoides*. Nervation schématisée d'après des feuilles éclaircies. Explications dans le texte.

NERVATION ET MORPHOLOGIE FOLIAIRE

Bien que cela ne soit pas de notre propos, nous pouvons faire quelques remarques sur les rapports entre la nervation et quelques autres caractères morphologiques, généraux ou spécifiques.

La nervation marginale ne produit jamais de ces nervilles excurrentes qui déterminent les marges serretées-ciliées ou dentées, caractéristiques de nombreuses *Melastomatoideæ*. Si la marge est toujours entière, elle est parfois ondulée et parallèle aux arches des convergentes principales, comme cela peut s'observer, de façon inconstante, dans la section *Afzeliana*.

Les deux principaux types de nervation sont en corrélation avec la forme générale du limbe. Les feuilles mémécycloïdes ont fréquemment un développement longitudinal, avec des formes lancéolées, elliptiques ou oblongues; les fluctuations biométriques portent surtout sur l'allongement, avec augmentation du nombre des nervures transversales. Les feuilles strychnoïdes ont plus souvent des formes lancéées, ovales, cordées, parfois

presque circulaires (Pl. 1, 7); les fluctuations biométriques se font surtout par élargissement de la base, avec augmentation du nombre des convergentes.

Chez quelques espèces de la section *Afzeliana*, le limbe est parfois bullé par les champs internervaires réalisés entre médiane, transversales et convergentes, ce qui fait que ces nervures apparaissent fortement imprimées au-dessus. Cela s'observe aussi, à un moindre degré, chez certaines feuilles strychnoïdes, qui ont un espace marginal plan et régulier, relativement à la surface bombée des espaces médians.

La saillie plus ou moins prononcée des nervures, sur l'une ou l'autre face, peut tenir à plusieurs causes. D'une manière très générale, la nervure médiane est imprimée au-dessus, en rapport avec le caractère canaliculé du faisceau. Nous avons une exception avec le *M. fasciculare*, dont le faisceau médian cylindracé provoque la saillie de cette nervure à la face supérieure.

CONCLUSIONS

Les caractères foliaires des *Memecylon*, utilisés jusqu'alors de manière empirique, ont une valeur taxonomique certaine. La présente étude ayant montré la concordance entre caractères structuraux et caractères morphologiques, il est possible, désormais, de classer correctement les espèces d'après le seul examen raisonné de leurs feuilles.

La recherche des homologues de la nervation, sous-jacentes aux variations superficielles, spécifiques ou évolutives, a permis de reconnaître un type architectural fondamental, commun à l'ensemble du genre et identique à celui des autres *Melastomataceæ*, comme cela est normal pour des unités taxonomiques bien établies dans leurs limites naturelles.

L'interprétation exacte des divers agencements de ce type architectural et l'étude de certains caractères structuraux, comme ceux des sclérites, a permis de reconnaître trois principaux types foliaires associés à d'importants caractères des organes reproducteurs.

Ces trois types foliaires principaux et leurs formes secondaires, correspondent à six sections que l'on pourrait regrouper en trois unités supérieures.

Établis d'après les *Memecylon* africains, sur une somme de caractères dont ils sont l'expression synthétique, les types foliaires, mémécylloïde, spathandroïde et strychnoïde, ne concernent vraisemblablement qu'une partie des espèces non africaines et ne sont valables que pour ce genre seulement.

BIBLIOGRAPHIE

- COGNIAUX, A., 1891. — *Melastomaceæ, Monogr. Phan.* 7, 1256 p., Paris.
DILCHER, D. L., 1974. — Approaches to the identification of angiosperm leaf remains, *Bot. Rev.* 40 : 1-157.

- ENGLER, A., 1921. — Memecylon, *Pflanzenw. Afr.* 3 (2) : 763-769.
- ESAU, K., 1965. — *Plant Anatomy*, ed. 2, 767 p.
- ETTINGHAUSEN, VON C., 1861. — Die Blattskelete der Dikotyledonen mit besondere Rücksicht auf die Untersuchung und Bestimmung der fossilen Pflanzenreste, *Kön. Hof. und Staatsdruckerei*, 308 p., Vienne.
- GILG, E., 1898. — Melastomataceæ *Monogr. Afr.* 2, 52 p., 10 pl., Leipzig.
- HICKEY, L. J., 1973. — Classification of the architecture of dicotyledonous leaves, *Amer. Journ. Bot.* 60 : 17-33.
- HICKEY, L. J. & WOLFE, J. A., 1975. — The bases of Angiosperm Phylogeny: vegetative morphology, *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62 : 538-589.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1935. — Un nouveau Memecylon de la Côte d'Ivoire, *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, ser. 2, 7 : 148-150.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1977. — La graine et l'embryon chez les Memecylon (Mélast.) africains, *Adansonia*, ser. 2, 17 (2) : 193-203.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1978. — Les subdivisions du genre Memecylon en Afrique, *Adansonia*, ser. 2, 17 (4) : 415-424.
- LIGNIER, O., 1887. — Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthées, des Mélastomacées et des Myrtacées, *Arch. Bot. Nord de la France* 4 (Thèse), 455 p., 18 pl.
- MELVILLE, R., 1976. — The terminology of leaf architecture, *Taxon* 25 : 549-561.
- METCALFE, C. R. & CHALK, L., 1950. — *Anatomy of the Dicotyledons*, Melast. 1 : 637-649.
- MORLEY, T., 1976. — Memecyleæ, *Fl. Neotropica*, Monogr. n° 15, 295 p.
- MOUTON, J. A., 1970. — Architecture de la nervation foliaire, *C. R. 92^e Congrès nation. Soc. sav., Strasbourg et Colmar, 1967*, *Sciences* 3 : 165-176.
- MOUTON, J. A., 1972. — Contribution de la Morphologie foliaire à la Phylogénie des Angiospermes, *C. R. 93^e Congrès nation. Soc. sav., Tours, 1968*, *Sciences* 3 : 199-209.
- MOUTON, J. A., 1972. — Une nouvelle méthode d'isolement de la nervation des feuilles d'arbres, *Bull. Soc. Bot. Fr.* 119 : 581-590.
- NAPP-ZINN, K., 1973. — *Anatomie des Blattes. II Angiospermen*, 2 vol.
- PERRIER DE LA BATHIE, H., 1932. — Les Mélastomacées de Madagascar, *Mém. Acad. Malgache* 12, 292 p.
- PETIT, L., 1887. — *Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie*, Thèse, 191 p., 6 pl., Paris.
- RAO, T. A. & JACQUES-FÉLIX, H., 1978. — Les types de sclérites foliaires et la classification des Memecylon africains, *Adansonia*, ser. 2, 18 (1) : 59-66.
- VAN TIEGHEM, Ph., 1891. — Sur la structure et les affinités des Mémécylées, *Ann. Sci. nat.* 7 (13) : 23-92.

INDEX DES MEMECYLON CITÉS

- M. arcuato-marginatum* Gilg ex Engl. var. *simulans* Jac.-Fél., *ined.*
- M. barteri* Hook. f. (= *M. dinklagei* Gilg)
- M. bebaiense* Gilg ex Engl.
- M. blakeoides* G. Don (= *Spathandra cærulea* G. & P.)
- M. calophyllum* Gilg
- M. capitellatum* L.
- M. cinnamomoides* G. Don
- M. cumingianum* Presl. (= *M. clausiflorum* Naud.)
- M. fasciculare* (Planch. ex Benth.) Naud.
- M. germainii* A. & R. Fern.
- M. guineense* Key
- M. lateriflorum* G. Don (= *M. donianum* Planch.)
- M. macranthum* Jac.-Fél., *ined.*
- M. memecyloides* (Benth.) Exell (= *M. vogelii* Gilg, non Bak.)
- M. myrtilloides* Markg.
- M. polyanthemos* Hook. f.
- M. zenkeri* Gilg