

CROISSANCE DES UNITÉS REPRODUCTRICES. — Fig. 1, 2.

— *La croissance de la fleur* peut être décrite par les variations de la longueur du pédicelle (x) et de la longueur du périanthe (y) au cours du temps (Fig. 1, gauche). Ces paramètres suivent des courbes, simulables par des équations logistiques. On peut remarquer que : 1) l'épanouissement du calice (Ca) et surtout de la corolle (Co) a lieu très tôt au cours de la croissance, découvrant ainsi les organes sexuels encore immatures un mois environ avant la pollinisation ; 2) l'accroissement de la corolle est un phénomène relativement tardif, coïncidant avec un ralentissement de l'allongement du pédicelle ; 3) la phase de pollinisation (Po) prend place au moment où la croissance des pétales ralentit. Il est important de noter que la construction des courbes (Fig. 1, gauche) a nécessité des données portant sur 3 fleurs, en raison de la durée du développement (plus de 60 jours). De même, si les modalités de la croissance ne changent pas au cours de l'année, la longueur finale de la corolle est nettement plus grande en fin de saison des pluies (80 à 100 mm) qu'en début de celle-ci (60 à 80 mm).

— *La croissance des fleurs dans l'inflorescence cymeuse* (Fig. 1, droite) est analysée en n'utilisant que le paramètre y , à grande amplitude de variations. Dans l'inflorescence prise en

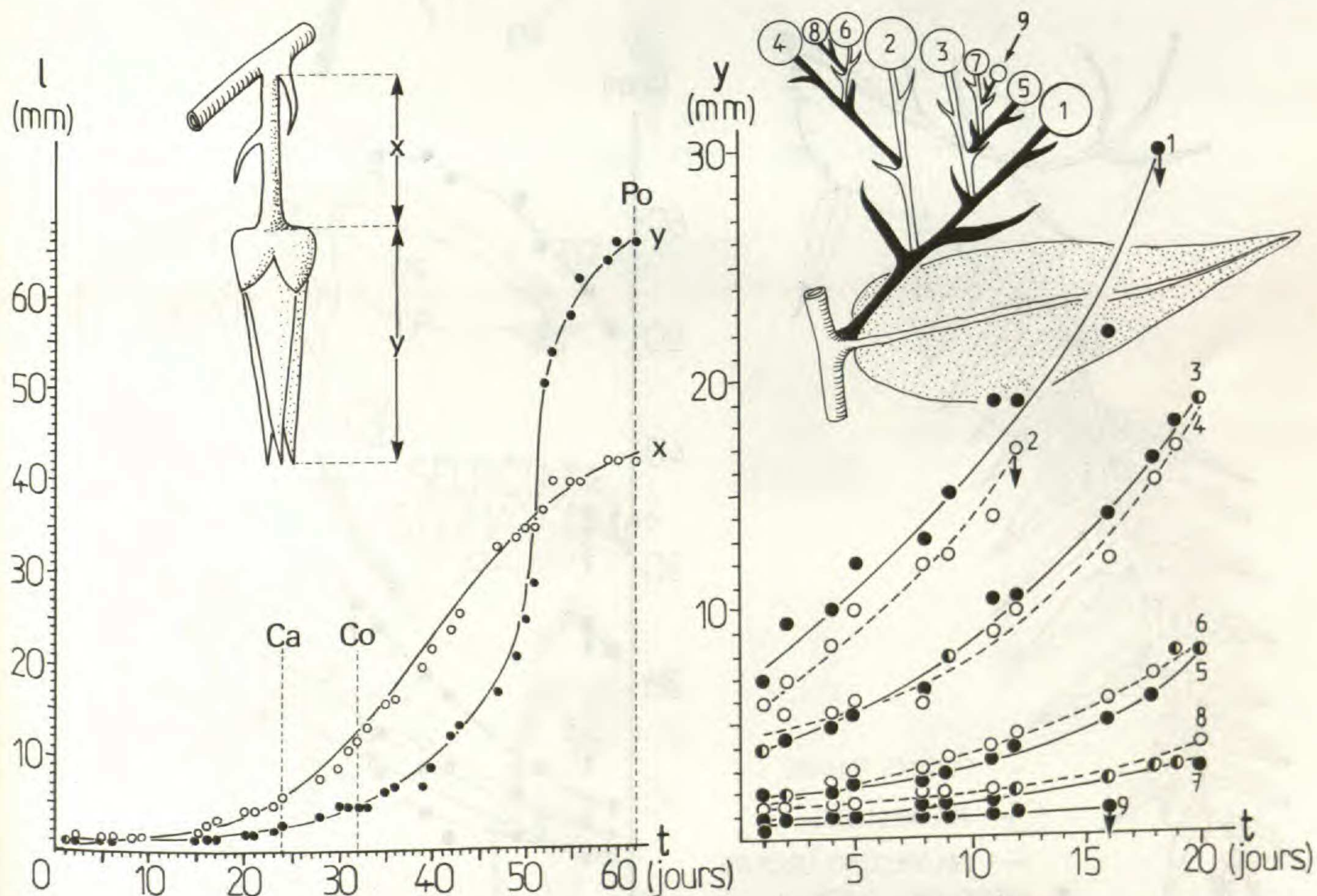


Fig. 1. — Courbes de croissance florale de *Cananga odorata* : à gauche, à l'échelle de la fleur (l : longueur ; x : longueur du pédicelle ; y : longueur de la corolle ; Ca : épanouissement du calice ; Co : épanouissement de la corolle ; Po : pollinisation) ; à droite, à l'échelle d'une inflorescence à 9 fleurs : seules les variations de y sont reportées. Les fleurs 1, 2 et 9 subissent une abscission au cours de la période d'observation.

exemple, les 9 fleurs peuvent être réparties en 5 groupes d'après leur taille. Il est clair que la croissance est parallèle à la morphologie, les fleurs d'ordre supérieur étant toujours moins développées. Un autre phénomène est mis en évidence, celui de l'abscission florale, concernant dans ce cas 3 fleurs (1, 2 et 9). Parmi les 6 à 12 fleurs d'une inflorescence, 3 au plus fructifient sur le terrain.

— *La croissance inflorescentielle dans le rameau plagiotrope* (Fig. 2) est observable en considérant le paramètre y pour la fleur la plus avancée de chaque inflorescence, qui est toujours axillaire. Le développement est parallèle à celui du rameau porteur, les altérations étant dues à des abscissions florales massives. Celles-ci prennent à ce niveau d'observation, l'allure de « vagues » (fleurs 6 à 10, 12) qui semblent corrélées avec les phénomènes ayant lieu en arrière (pollinisation et fructification) et en avant (accélération de la croissance des très jeunes fleurs).

En résumé, la croissance des unités reproductrices, fondamentalement conforme à leur ordre de développement, est considérablement modifiée au niveau individuel par un mécanisme de rejet très actif. Un pourcentage de fleurs de l'ordre de 10% participe donc réellement à la pollinisation.

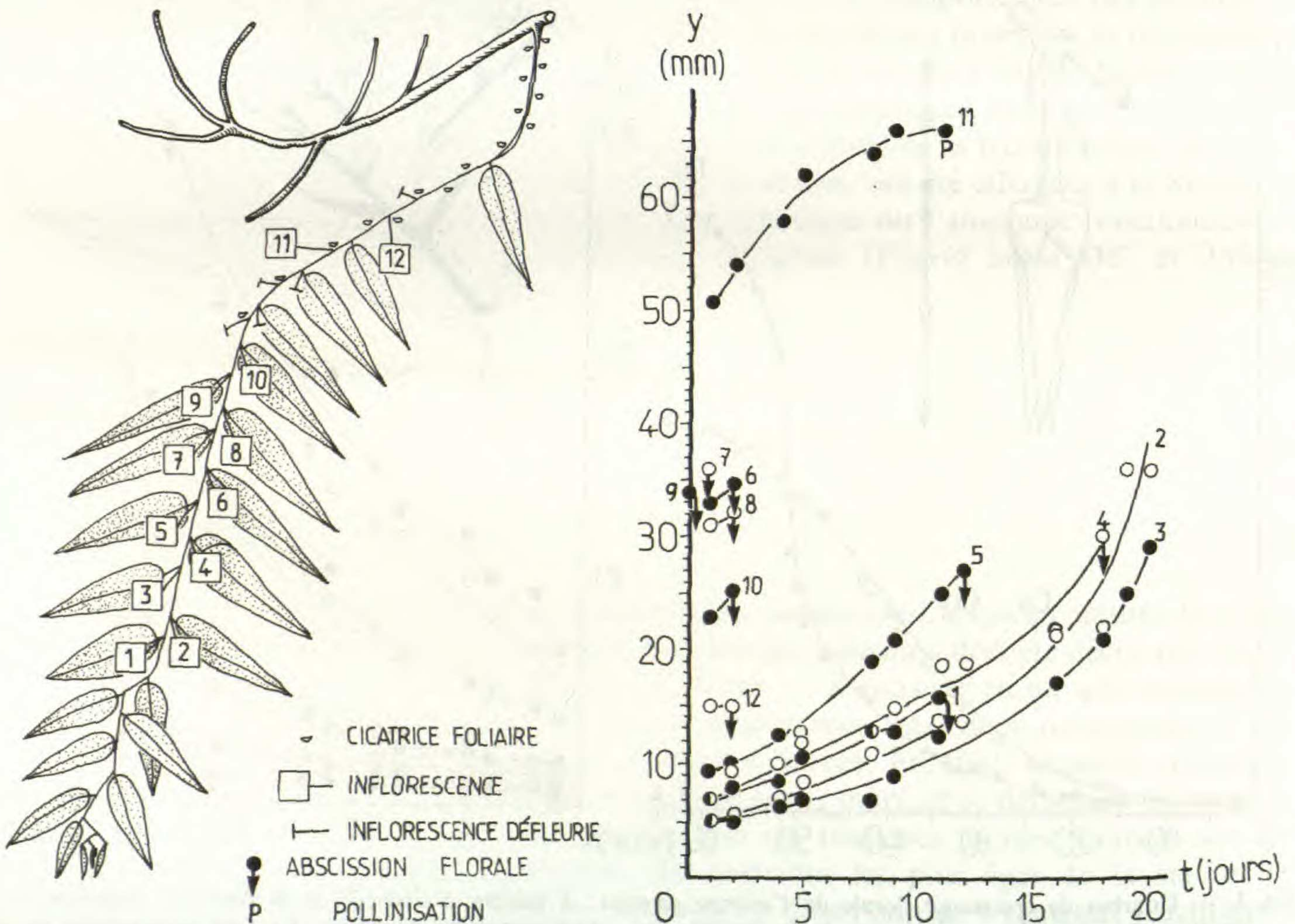


Fig. 2. — Courbes de croissance florale sur un rameau plagiotrope de *C. odorata*, représenté schématiquement à gauche. Seul le paramètre (y) est pris en compte, pour la fleur la plus avancée de chaque inflorescence.

PHASES DE LA POLLINISATION.

Le cycle floral. — Fig. 3-6.

La fleur est pendante. Elle possède un calice de 3 sépales verts réduits et réfléchis, et une corolle dialypétale verdâtre, formée de 6 pétales linéaires-lancéolés, semblables, arrangés sur deux cycles trimères (Fig. 3, 1). Les organes sexuels sont pressés les uns contre les autres ; il y a

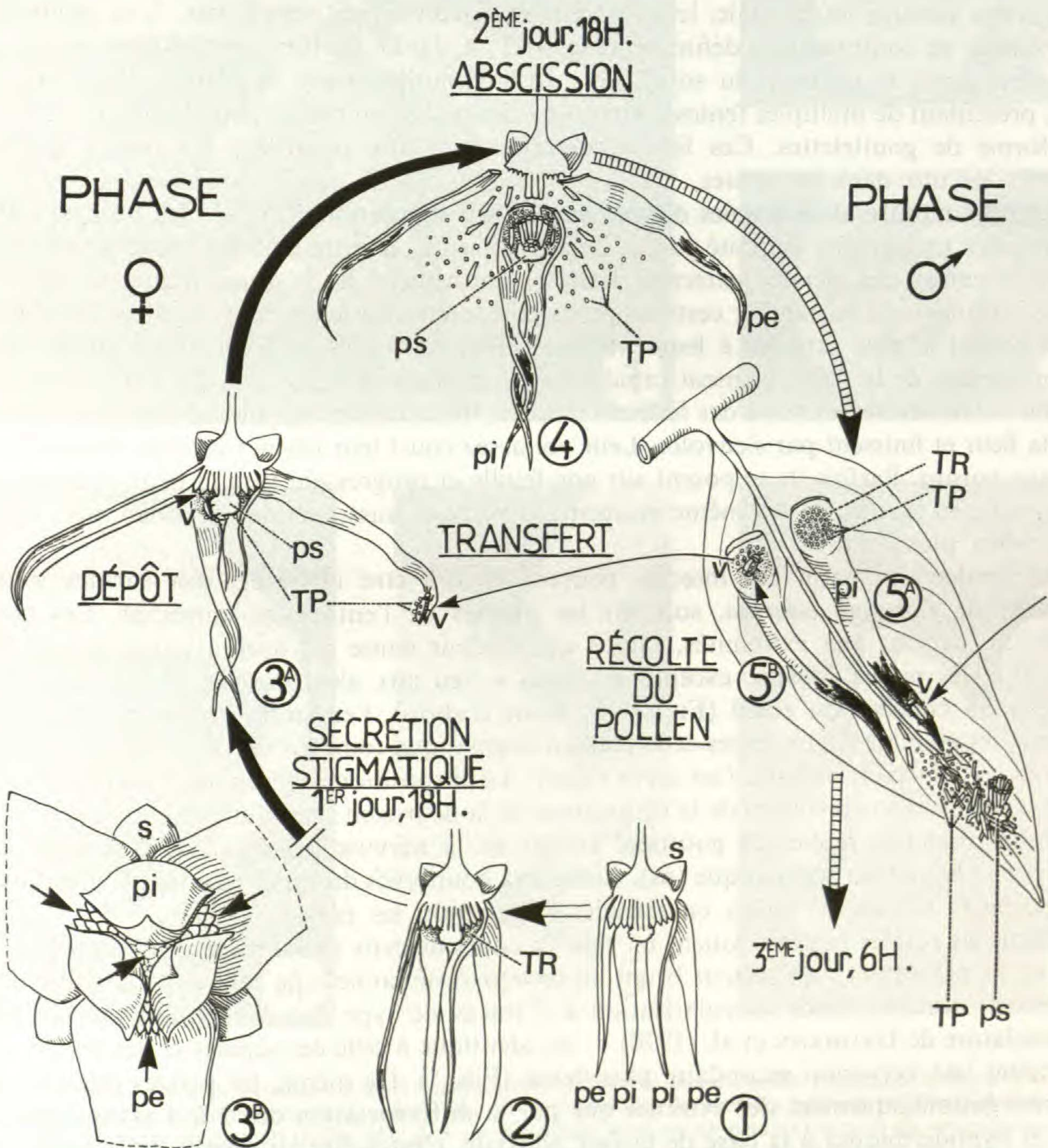


Fig. 3. — Cycle floral et phases de la pollinisation chez *C. odorata* : pe : pétale externe ; pi : pétale interne ; ps : plateau stigmatique ; s : sépale ; TP : tétrade pollinique ; TR : tache rouge ; v : vecteur de pollen.

environ 10 carpelles pour 150 étamines. Les stigmates confluent en un plateau stigmatique cohérent.

Trois jours avant le début de la phase réceptive femelle, la corolle prend une teinte jaune marquée. Le deuxième jour, les bases des pétales internes commencent à rougir et se rapprochent les unes des autres de façon à recouvrir les organes reproducteurs non protégés jusque-là (Fig. 3, 2). La veille du début de la phase femelle, la fleur commence à émettre une odeur caractéristique (parfum d'Ilang-Ilang). Les taches basales des pétales internes sont d'un rouge vineux brillant, tandis que les pétales externes s'écartent de la verticale jusqu'à prendre une position presque horizontale, leurs extrémités se recourbant vers le bas. A ce moment, la fleur possède sa conformation définitive (Fig. 3, 3; 4, 1). Le parfum s'intensifie et atteint son paroxysme après le coucher du soleil, vers 18 h. Simultanément le plateau stigmatique se dilate, présentant de multiples fentes à l'intérieur desquelles un mucus peu abondant est sécrété sous forme de gouttelettes. Ces fentes correspondent aux interfaces des divers stigmates encastrés les uns dans les autres.

La fleur montre alors 4 voies d'accès au plateau stigmatique (Fig. 3, 3B, flèches) : d'une part, l'orifice triangulaire délimité par les pétales internes ; d'autre part les 3 fenêtres ménagées par l'écartement des pétales externes. Ceux-ci constituent les « pistes d'atterrissage » des insectes visiteurs, en particulier certains petits coléoptères de teinte rose à reflets métalliques, qui se posent le plus souvent à leur extrémité (Fig. 4, 4) puis, probablement guidés par le parfum violent de la fleur, gagnent rapidement le gynécée (Fig. 3, v; 4, 5). Leur petite taille autorise le franchissement aisé des fenêtres d'accès. Ils ne restent pas plus de quelques minutes dans la fleur et finissent par s'envoler. Leur vol assez court leur permet surtout d'atteindre les rameaux voisins. Parfois ils se posent sur une feuille et progressent vers la fleur « femelle » la plus proche en marchant. Au même moment, ils peuvent aussi récolter le pollen mûr, comme on le verra plus loin.

Le lendemain matin ces insectes peuvent encore être observés, soit sur les organes végétatifs de *Cananga odorata*, soit sur les plantes de l'entourage immédiat. Les pétales brunissent, surtout aux extrémités, tandis que l'odeur émise est toujours très intense. Une abscission des pièces florales, excepté le calice, a lieu aux alentours de 18 h, c'est-à-dire à nouveau au coucher du soleil (Fig. 3, 4). Tout d'abord, l'ensemble formé par les pétales internes, les étamines déhiscentes et le plateau stigmatique tombe *d'une seule pièce*, les pétales externes se détachant ensuite, *l'un après l'autre*. La disposition axillaire des inflorescences est telle que les éléments résultant de la dislocation de la fleur sont recueillis préférentiellement sur les limbes foliaires, repliés en gouttière autour de la nervure principale. On retrouve ainsi (Fig. 3, 5) : le plateau stigmatique (ps), soudé aux connectifs du cycle staminal le plus interne, des étamines flétries, le pollen en tétrades (TP), enfin les pétales.

Seuls les pétales internes jouent un rôle au cours de cette phase mâle. De l'extrémité vers la base, ils présentent : un secteur brun, un secteur resté jaune et la région de la tache rouge, légèrement concave. Leur vascularisation à 7 traces de type *flabellata-clausa* — d'après la nomenclature de DAUMANN et al. (1970) — est identique à celle des sépales et des pétales, avec cependant une nervation secondaire plus dense (Fig. 5). De même, les pétales internes ne se séparent histologiquement des externes que par la différenciation des 2 à 4 assises épidermiques et hypodermiques à la base de la face adaxiale, c'est-à-dire au niveau de la tache rouge (Fig. 6). Les cellules possèdent un contenu optiquement dense, colorable par la safranine sur du matériel fixé au F.A.A., et leurs parois tangentielles paraissent cutinisées. La tache rouge est

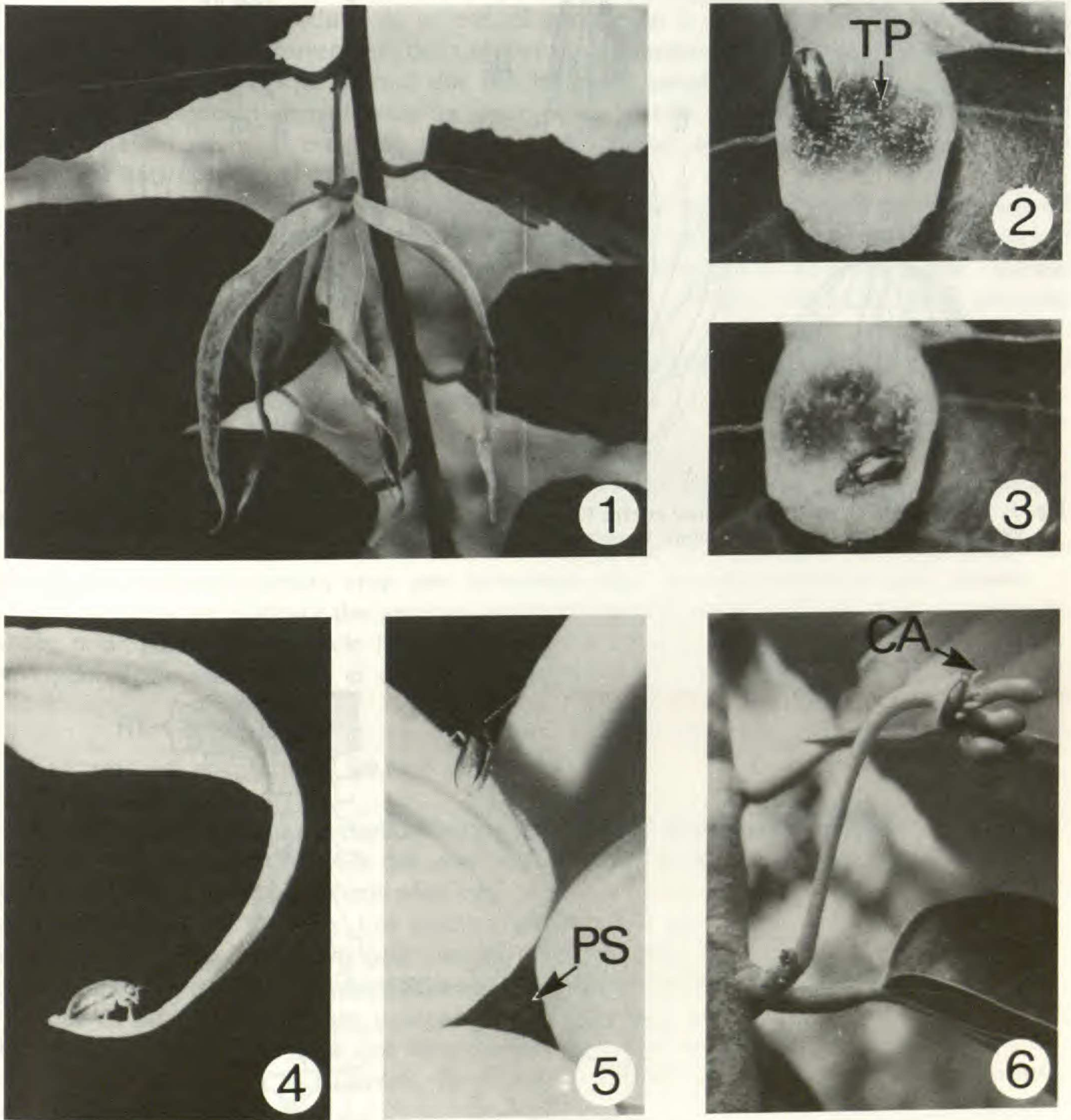


Fig. 4. — Détails de la pollinisation et de la fructification : 1, fleur en phase femelle, remarquer la chute de toutes les autres fleurs de l'inflorescence ; 2, 3, collecte par un *Chrysomelidae* des tétrades polliniques TP adhérent à la tache rouge, lors de la phase mâle (juillet 85) ; 4, 5, un *Nitidulidae* posé sur un pétale externe et au voisinage du plateau stigmatique PS, lors de la phase femelle (mars 86) ; 6, jeune fruit montrant des méricarpes centraux en cours de maturation et une couronne de carpelles avortés CA.

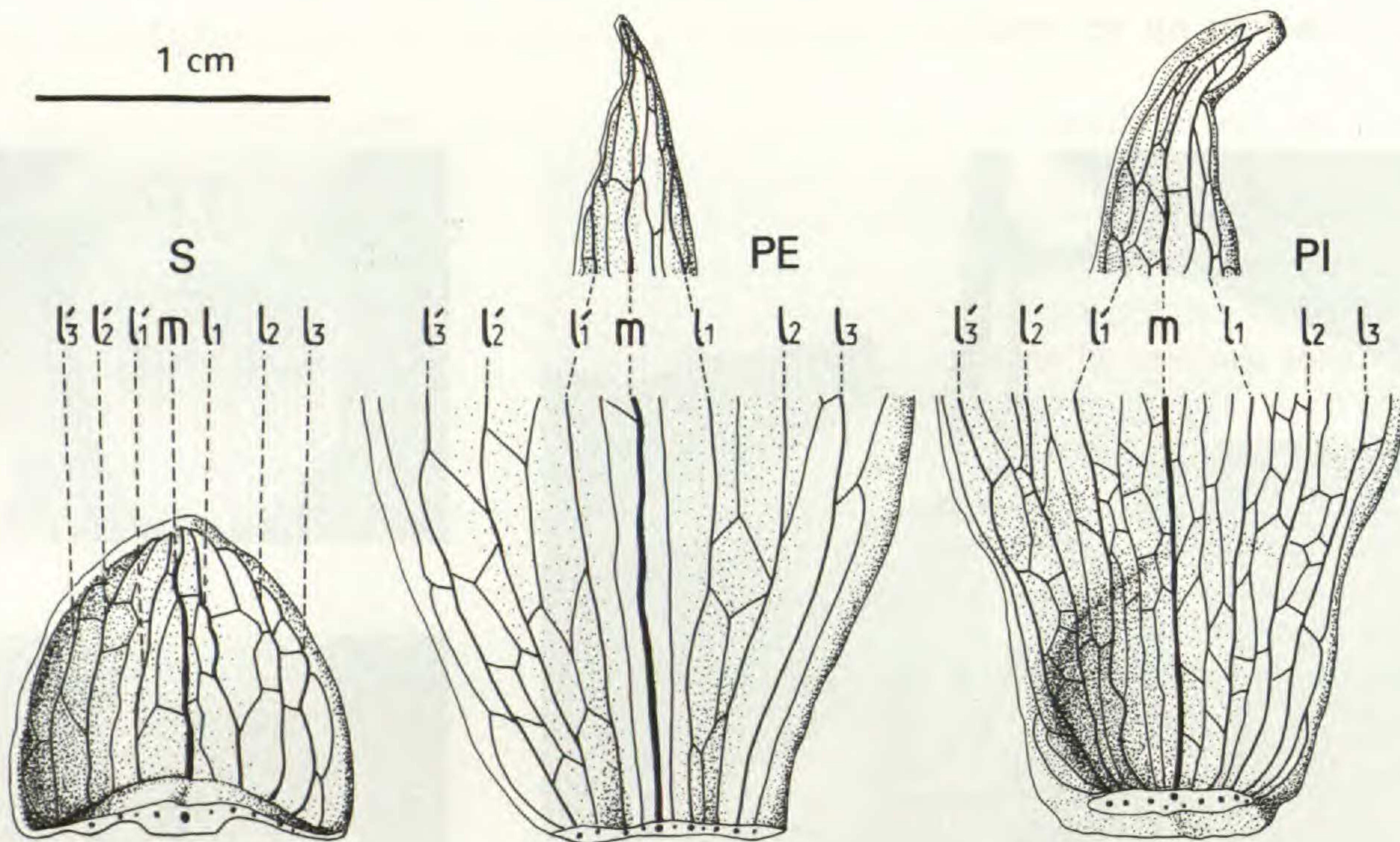


Fig. 5. — Nervation du sépale S, du pétale externe PE et du pétale interne PI de *C. odorata*. Seuls la base et l'apex sont figurés pour les pétales. L'architecture vasculaire fondamentale est constante.

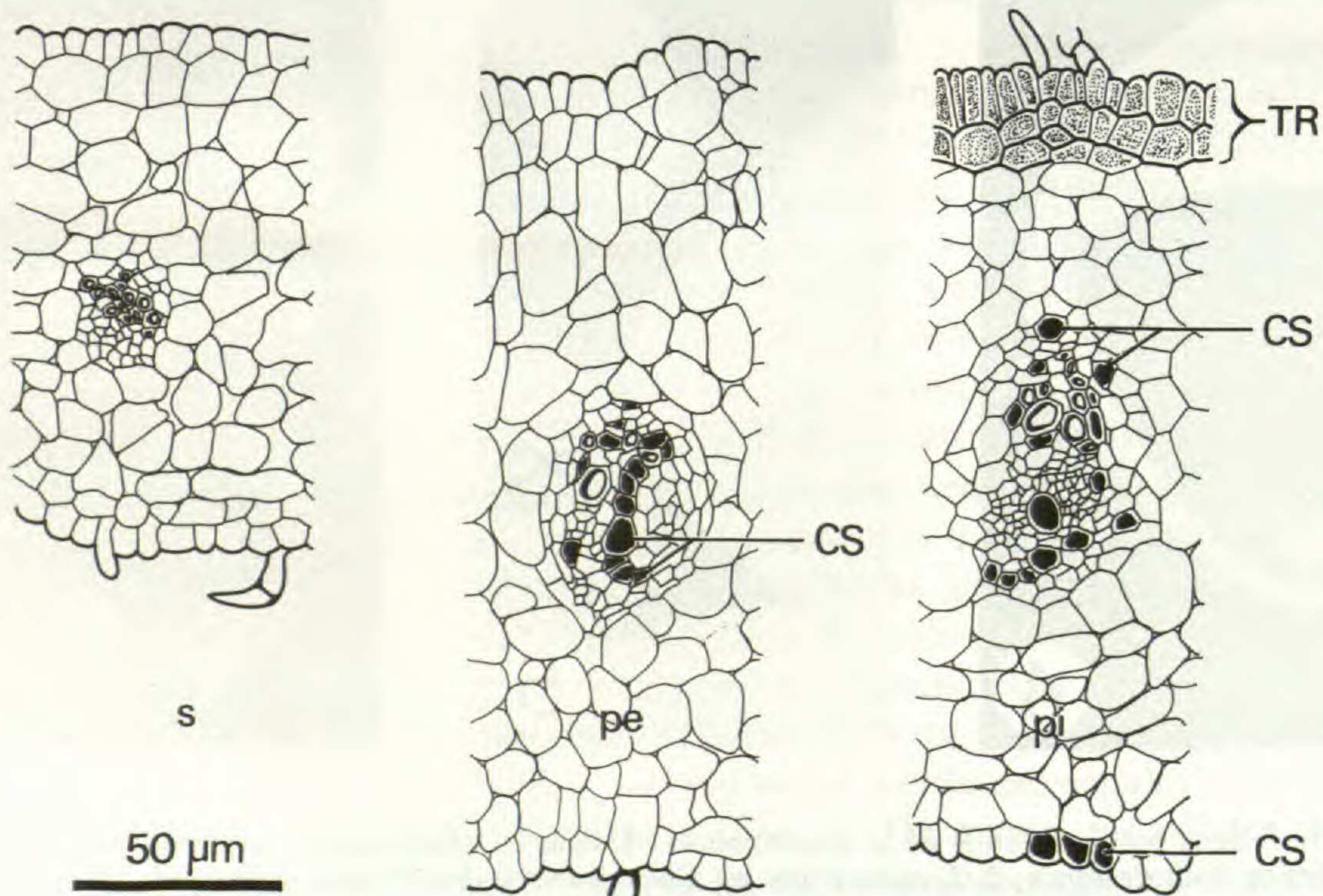


Fig. 6. — Anatomie comparée des pièces périnthaires de *C. odorata*. Les sections sont effectuées vers la base. (CS : cellules safraninophiles; TR : zone de la tache rouge).

tapissée de tétrades polliniques qui semblent y adhérer en raison de leur revêtement de globules lipidiques. Le coléoptère déjà repéré dans la phase femelle (Fig. 3, 3A, v) se pose sur la feuille, gagne l'extrémité du pétale (Fig. 3, 5A), et de là remonte en ligne droite vers la tache rouge (Fig. 3, 5B). Arrivé en bordure de celle-ci, il commence à collecter les tétrades pour s'en nourrir. De nombreux mouvements de la tête et des antennes sont exécutés, l'insecte pivotant parfois sur lui-même, ce qui permet une récolte quasi complète des tétrades (Fig. 4, 2, 3). Après 5 à 10 minutes il s'envole vers un autre pétale interne fonctionnellement mâle ou une fleur en phase femelle. Il est alors susceptible de réaliser la pollinisation par les tétrades adhérant à son corps.

Le rôle essentiel de ces coléoptères a été démontré en isolant six fleurs par un sachet de gaze avant leur maturité : aucune fructification n'a lieu. La pollinisation est donc bien assurée par ces coléoptères roses présents aux stades femelle et mâle de la fleur. Enfin, aucune différence n'a été constatée dans les modalités de la pollinisation pour les 2 périodes d'observation.

L'appartenance systématique des pollinisateurs.

En juillet 1985, les insectes récoltés appartiennent à deux genres, rapportés à deux sous-familles de *Chrysomelidae* : *Gabonia* sp. (*Alticinae*) ; *Monolepta* aff. *tenuicornis* Jaoly (*Galerucinae*).

En mars 1986, les pollinisateurs sont membres d'une autre famille : les *Nitidulidae*. Le matériel est malheureusement trop peu abondant pour une détermination plus précise.

On met donc en évidence des groupes systématiques de vecteurs se succédant au cours de l'année pour participer au cycle floral. Ces pollinisateurs si divers présentent d'étonnantes convergences morphologiques et comportementales.

CULTURE DE POLLEN SUR MILIEUX ARTIFICIELS.

Les tétrades polliniques, recueillies au moment de leur dispersion, sont mises à germer sur des carrés de cellophane couvrant des solutions aqueuses de saccharose, à des concentrations allant de 0 % à 30 %. Une seconde série expérimentale utilise les mêmes milieux auxquels on ajoute 0,05 % d'acide borique. Les cultures se déroulent pendant 1 h à 25°, sont fixées et colorées *in toto* par du carmin propionique, puis montées dans du sirop d'Apathy. Pour chaque milieu les taux de germination du pollen sont établis sur 150 grains.

Chez *C. odorata* aucun tube pollinique n'est émis dans les milieux sucrés simples, alors qu'un optimum est obtenu pour une solution boratée à environ 7 % de saccharose (Fig. 7). La germination a lieu par la face latérale des grains en tétrades ou la face proximale des grains dissociés.

Un comportement différent est révélé par l'espèce *Uvaria ovata* : l'adjonction de bore influe peu sur le taux de germination, surtout pour des concentrations élevées de saccharose (Fig. 7). Le pollen de *C. odorata* paraît donc plus « exigeant » du point de vue nutritif.

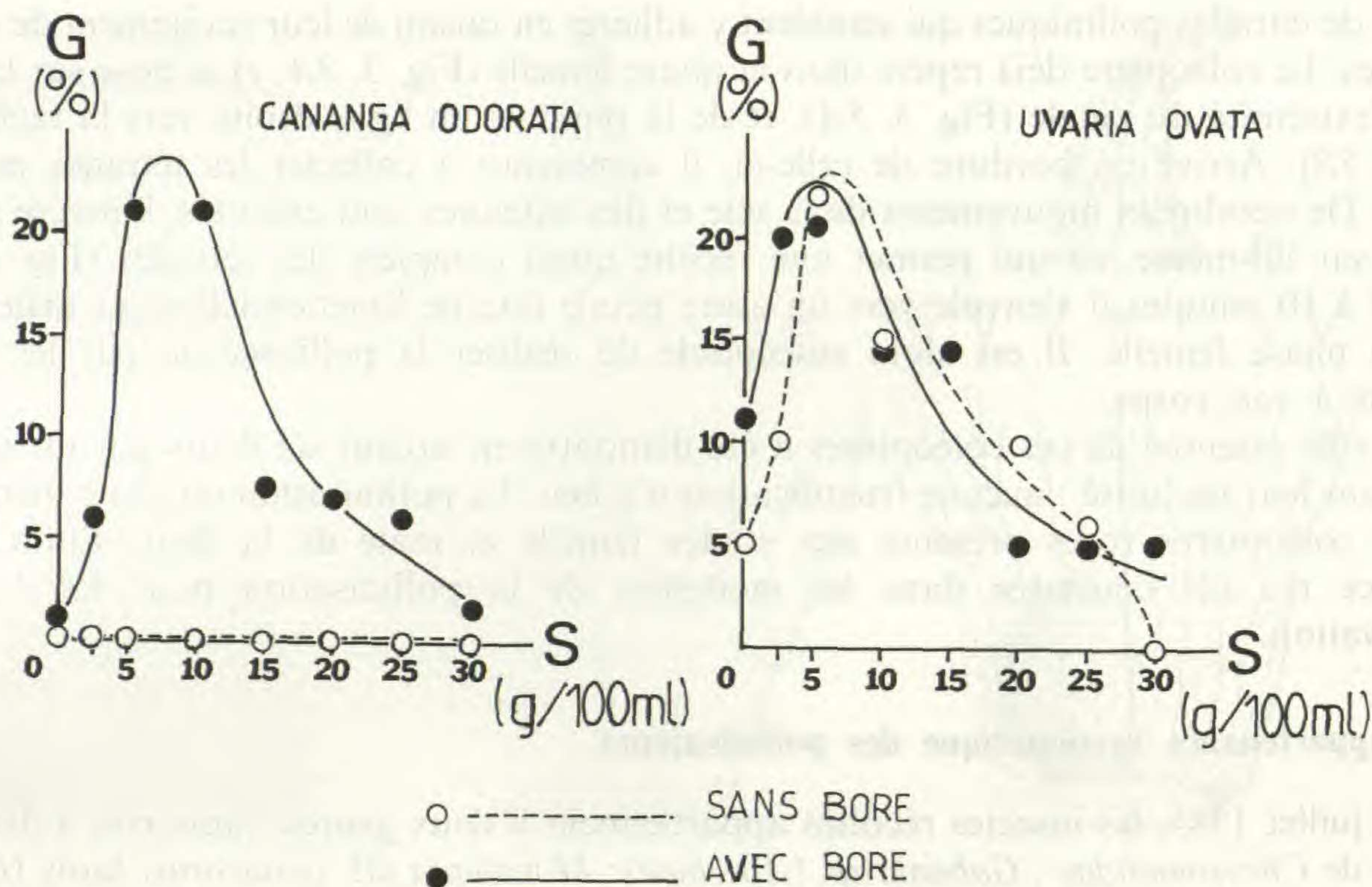


Fig. 7. — Taux de germination du pollen G sur milieux artificiels. (S : concentration en saccharose, le bore est fourni par 0,05 % d'acide borique).

MODALITÉS DE LA FRUCTIFICATION.

Comme toutes les autres phases reproductrices, la fructification peut être envisagée sous divers aspects. Du point de vue floral, les carpelles s'écartent beaucoup les uns des autres au cours de leur développement, se transformant ainsi en méricarpes. Il est intéressant de noter que les carpelles périphériques avortent fréquemment (Fig. 4, 6, CA). Ce fait peut partiellement s'expliquer par la structure du plateau stigmatique (Fig. 8), dans lequel les zones stylaires des 2 carpelles centraux fusionnent en un *compitum* véritable selon la définition de CARR & CARR (1961). D'autre part, l'abscission des fruits aux divers stades n'a pas été observée.

Le nombre de graines par méricarpe mûr (Fig. 6) oscille entre 1 et 12 (mode : 4), pour environ 12 ovules. On peut remarquer au passage que les individus croissant en Indochine présentent 18 ovules par carpelle (FINET & GAGNEPAIN, 1907).

Une comparaison avec *Xylopiya aethiopica* (Fig. 9) montre que les méricarpes de cette espèce renferment 3 à 8 graines (mode : 6) pour 8 ovules. Ces données peuvent être rapprochées des aptitudes différentes à la reproduction végétative des 2 espèces : *C. odorata* drageonne très abondamment, chaque arbuste s'entourant d'un « buisson » d'individus-fils, tandis que *X. aethiopica* ne régénère pas facilement lorsqu'il est coupé.

On notera enfin que les graines de *C. odorata* sont fréquemment parasitées par des bruches (*Curculionidae*), mais une estimation précise n'a pas été effectuée.

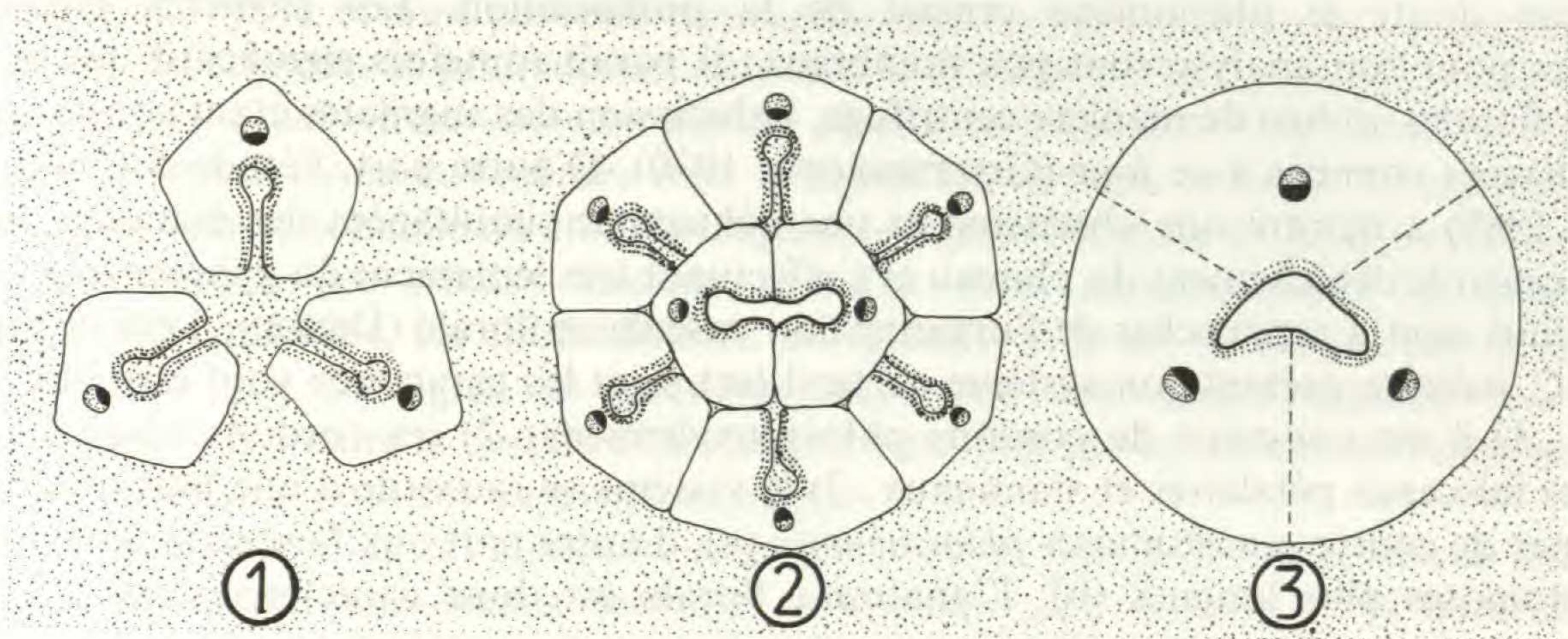


Fig. 8. — Morphologie comparée du plateau stigmatique : 1, plateau lâche (*Meiocarpidium*) ; 2, plateau confluent à *compitum* partiel central (*Cananga odorata*), comparer avec Fig. 4, 6 ; 3, plateau à *compitum* du gynécée syncarpe d'*Isolona*.

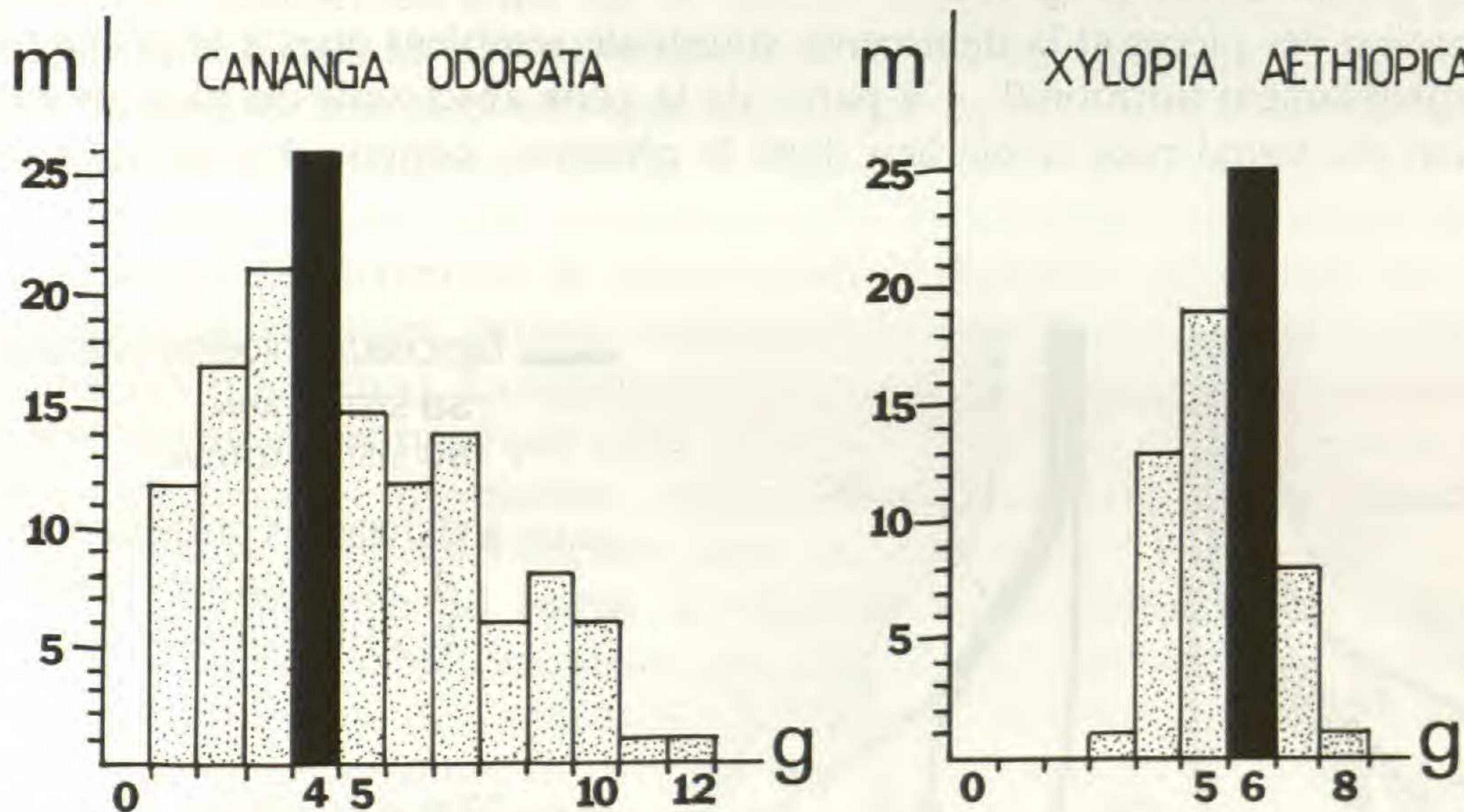


Fig. 9. — Histogrammes de répartition du nombre de graines g chez *Cananga odorata* (sur 139 méricarpes m) et *Xylopia aethiopica* (sur 67 méricarpes). Le mode est en noir.

INTERPRÉTATION

L'ensemble des résultats obtenus peut être considéré comme illustrant quelques-uns des mécanismes régulateurs de la reproduction dans cette espèce.

Les phases florales sont caractérisées par des conformations pétales précises auxquelles correspondent des états fonctionnels définis des organes reproducteurs. L'abscission brutale du plateau stigmatique, des étamines et de la corolle — impliquant une protogynie absolue — est

sans aucun doute le phénomène crucial de la pollinisation. Les éléments biologiques disponibles pour son analyse sont peu nombreux ; il paraît toutefois significatif que la chute des pièces florales ait lieu de manière centrifuge, l'abscission des stigmates étant constante dans les Annonacées connues à ce jour (GOTTSBERGER, 1970). D'autre part, l'étude d'*Uvaria ovata* (DEROIN, 1988) a montré une abscission et une déhiscence simultanées des étamines, suivant *immédiatement* le détachement du plateau et s'effectuant très lentement du gynécée à la corolle.

Ces faits sont à rapprocher de l'organisation vasculaire florale (DEROIN, 1988 et Fig. 10). En effet *C. odorata* présente un système cortical (sc) dont les caractères vont être brièvement rappelés : 1) il est constitué de cordons phloémoxylémiens ; 2) ces cordons résultent d'une fusion des faisceaux pétales et staminaux ; 3) le système se raccorde d'une part à la base du gynécée par de courtes anastomoses *phloémiennes* (a), d'autre part aux faisceaux sépalaires par des anastomoses plus longues (b). L'anatomie florale est donc caractérisée par :

- une vascularisation périphérique dans laquelle le calice est irrigué de façon indépendante, tandis que le système cortical (sc) alimente seulement des pièces florales *caduques* ;
- un système axial (sa) entièrement destiné au gynécée et à la fructification.

Toutes ces observations suggèrent une hypothèse sur l'anatomie fonctionnelle de la fleur au cours de la pollinisation (Fig. 10).

La dissociation des pièces et la déhiscence staminale semblent dues à la propagation d'un stimulus — probablement hormonal — à partir de la zone abscissiale du plateau stigmatique. La translocation du signal peut avoir lieu dans le phloème, comme il a souvent été montré

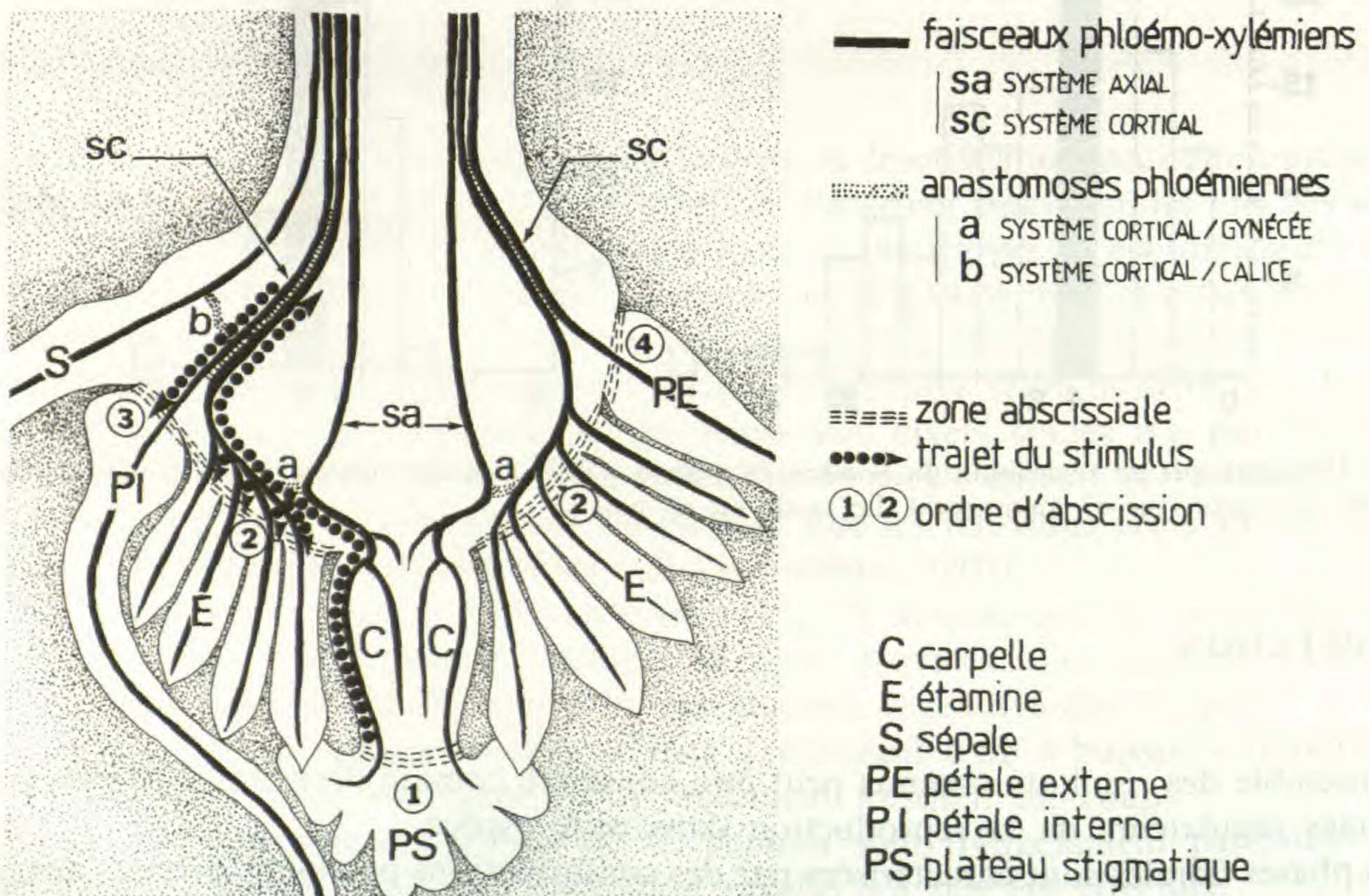


Fig. 10. — Schéma interprétatif de l'anatomie fonctionnelle de la fleur de *Cananga odorata*.

(BERNIER et al., 1981), et ainsi parvenir très rapidement aux étamines *via* les anastomoses « a ». La diffusion du stimulus se poursuivrait alors par le système cortical. Les pièces déjà détachées ne tombent pas, *étant encore retenues par les pétales internes* (PI). Ceux-ci ne se séparent du réceptacle qu'après avoir eux-mêmes reçu le signal du système cortical, ce qui suppose une translocation bidirectionnelle du stimulus, également possible pour le phloème (BERNIER et al., 1981). L'abscission des pétales internes entraîne alors nécessairement les autres pièces reproductrices détachées. La chute différée des pétales externes s'explique par le trajet plus long emprunté par le signal et peut-être aussi par son affaiblissement. La présence d'anastomoses « b » entre la corolle et le calice n'intervient pas ici, du fait de l'absence de zone abscissiale sépalaire pouvant recevoir ce signal.

La conséquence d'un tel comportement floral est le rôle primordial dévolu aux sépales internes. Ceux-ci ont une double fonction d'attraction des vecteurs et de présentation du pollen, la tache rouge basale — dont la structure reste à préciser — formant un signal de ralliement. Ce dispositif est tout à fait spécial à *C. odorata*, les Annonacées connues exposant leur pollen sur les étamines, *encore retenues au réceptacle* (ENDRESS, 1985). L'adaptation du pétale interne est surtout sensible aux niveaux histologique et probablement cytologique.

Le schéma interprétatif proposé a en outre l'intérêt de souligner l'aspect coordonnateur de la vascularisation. Celle-ci, en effet, est la voie de transport privilégiée des nutriments et des hormones ; elle relie toutes les parties de la plante et conduit ainsi à une approche unitaire du problème de la reproduction. Les inflorescences ne peuvent être physiologiquement — et même morphologiquement (SCHROEDER, 1987) — séparées du corps végétatif, de même que la reproduction sexuée ne peut être considérée sans la multiplication végétative. Il est donc intéressant de noter l'intervention de phénomènes d'abscission analogues aux niveaux floral (plateau stigmatique, étamines, pétales), inflorescentiel (chute de boutons floraux) et individuel (chute de rameaux fructifères). La régulation très locale des phases de la pollinisation pourrait fort bien être de même nature que celle affectant les degrés d'organisation plus élevés.

D'autres mécanismes régulateurs existent. La morphologie du plateau stigmatique (Fig. 8), intermédiaire entre celles décrites chez *Meiocarpidium* (DEROIN, 1987) et chez *Isolona* (DEROIN, 1985) conditionne en partie la réussite de la pollinisation. L'édification d'un *compitum* « partiel » ne semble cependant pas très efficace, bien qu'il constitue un essai pour échapper aux inconvénients de l'apocarpie (ENDRESS, 1982). Par ailleurs PERIASAMY (1954) a mis en évidence la dégénérescence de certains sacs embryonnaires avant la fécondation : cette régulation pourrait aussi avoir une origine hormonale. On peut ici remarquer que dans l'espèce *Cananga latifolia* (Hook. f. & Thoms.) Finet & Gagn. les carpelles contiennent 4 ovules, nombre correspondant au mode du nombre de graines chez *C. odorata*. Au cours de l'évolution du genre *Cananga* ce mécanisme de réduction semble s'être exprimé de plus en plus tôt, jusqu'à s'inscrire dans le génome.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les observations réalisées chez *C. odorata* s'intègrent bien à ce qui est actuellement connu sur la biologie florale des Annonacées (GOTTSBERGER, 1970, 1988 ; MORAWETZ, 1984 ; WEBBER, 1981, 1982 ; DEROIN, 1988). L'intervention des *Chrysomelidae* et *Nitidulidae* a déjà été

remarquée pour cette famille, de même que la non-spécificité relative des pollinisateurs. Des associations plus étroites ont cependant été mises en évidence récemment : *Cymbopetalum torulosum* G. E. Schatz — *Cyclocephala* sp. (*Scarabaeidae Dynastinae*) (SCHATZ, 1985) et *Annona senegalensis* Pers. — *Endaeus* sp. (*Curculionidae*) (DEROIN, 1988).

La présence de *C. odorata* en Côte d'Ivoire a permis à certains insectes indigènes de devenir des pollinisateurs efficaces, en raison de leur comportement qui s'est trouvé complémentaire de celui de la fleur. L'intérêt de ce type d'association a été souligné en relation avec l'aire de répartition de l'espèce et la compétition des vecteurs entre eux (BAKER, 1985; BAKER & HURD, 1968). On doit surtout retenir ici l'idée d'une certaine souplesse d'adaptation qui reflète assez bien le dynamisme actuel de la famille, à l'intérieur des Magnoliales (LE THOMAS, 1988).

La cantharophilie de la fleur résulte très probablement de l'évolution d'un parasitisme s'exerçant sur le pollen et/ou les ovules (CREPET, 1979). Pendant toute la phase femelle, et même dès l'épanouissement de la corolle, les étamines closes sont ainsi protégées par un connectif sclérifié (PERIASAMY & SWAMY, 1959; ENDRESS, 1975; DEROIN, 1988). La chute des pièces florales coïncide avec la dispersion des tétrades polliniques, mais elle a aussi l'avantage d'éloigner les insectes des ovules. Le signal (substance volatile?) émis par la tache rouge du pétale interne renforce encore ce dispositif en sélectionnant les insectes strictement pollinophages. La tache rouge est vraisemblablement homologue des nectaires pétales reconnus dans le genre *Orophea* Blume (KESSLER, 1988). Ces nectaires associés au périanthe (*nectaria caduca*) semblent de règle chez les Magnoliales (DAUMANN, 1931; SMETS, 1986).

Un tel type d'association aurait été à l'origine de l'expansion des Angiospermes (CREPET, 1984). Il faut toutefois préciser que les Coléoptères ne seraient pas nécessairement les pollinisateurs les plus anciens (DIELS, 1916) : CREPET & FRIIS (1987), en particulier, ont indiqué que certains Diptères, Lépidoptères et Hyménoptères du début du Crétacé auraient pu aussi être de bons vecteurs de pollen. Les mêmes auteurs concluent à une spécialisation cantharophile des Magnoliales bien apparente à partir du Cénomaniens (FRIIS & CREPET, 1987).

La musciphilie reste pourtant assez répandue dans cet ordre (ENDRESS, 1980; THIEN, 1980; THIEN et al., 1983), où elle peut parfois se combiner à la cantharophilie (nombreuses Wintéracées, GOTTSBERGER, 1977). Cependant, parmi les Annonacées, seul le genre *Asimina* semble strictement musciphile (KRAL, 1960; WILLSON & SCHEMSKE, 1980).

Chez *C. odorata* l'adaptation comportementale est traduite par l'organisation vasculaire : celle-ci a donc dans ce cas une signification physiologique précise liée à un degré d'évolution anatomique. Une telle relation est rarement déduite des travaux classiques (CARLQUIST, 1969). Le système cortical pétalo-staminal, de caractère incontestablement dérivé (DEROIN, 1987, 1988), correspond à un couplage fonctionnel de la corolle et de l'androcée. L'absence d'un tel système comme chez *Magnolia* et *Uvaria* conduit à l'accroissance du périanthe, c'est-à-dire à sa participation moindre à la pollinisation (THIEN, 1974; DEROIN, 1988).

L'ensemble des caractères morphologiques et biologiques concourent à assurer un cycle floral très précis, comme chez les Magnoliales les plus primitives dans lesquelles les fonctions d'attraction des vecteurs et de présentation du pollen sont exécutées par l'androcée (CARLQUIST, 1982, 1983; THIEN et al., 1983; ENDRESS, 1980, 1984, 1986, 1987).

Il est en revanche difficile d'estimer l'efficacité de la reproduction, car il faudrait analyser tous les phénomènes régulateurs intervenant non seulement à l'échelle de l'individu, mais aussi à celle de la population (BAWA & BEACH, 1981). L'exemple de *C. odorata* met toutefois en

évidence le rôle probable des tissus conducteurs, transmettant des signaux entre inflorescences, ce qui explique les différences de développement et l'éventuelle abscission des jeunes fleurs. Celles-ci seraient indispensables pour préserver l'équilibre hormonal de la plante (BAWA & BEACH, 1981), mais aussi contribueraient à une fructification plus abondante en cas d'augmentation des ressources nutritives (STEPHENSON, 1980). L'abscission, loin d'apparaître comme un gaspillage de matériel, serait donc un processus adaptatif.

Les relations entre unités reproductrice peuvent être assez facilement estimées en raison de l'accroissement spectaculaire des fleurs. Malheureusement la quantification de la croissance florale ne semble avoir été réalisée que chez *Monodora myristica* (LAMOUREUX, 1975) et quelques espèces indigènes ou cultivées en Afrique (DEROIN, 1988). Elle suggère néanmoins l'existence probable de plusieurs modèles de croissance, aux caractéristiques encore difficiles à cerner. Le modèle continu de croissance de *C. odorata* — dont la phase active dure environ 60 jours — diverge en tout cas totalement du modèle saisonnier, illustré par *Uvaria ovata*, dont la fleur suit un cycle de 8 mois (DEROIN, 1988).

La structure et le fonctionnement du plateau stigmatique sont également susceptibles de modifier sensiblement le résultat de la pollinisation. Un *compitum* partiel, du même type que celui de *C. odorata*, a été récemment décrit chez *Eupomatia*, mais associé à un gynécée syncarpe (ENDRESS, 1984), ce qui peut expliquer l'absence d'impact sur la fructification. En outre, l'activité sécrétrice stigmatique serait certainement importante à analyser chez les Annonacées. Le pollen de *C. odorata* peut germer expérimentalement en présence de bore, et non sur des milieux sucrés simples (comme déjà montré par PERIASAMY & SWAMY en 1959), contrairement au pollen de *Uvaria ovata* ou de *Monodora myristica* (LAMOUREUX, 1974). Ces exigences nutritives particulières doivent correspondre à des différences dans la structure des tissus sécréteurs, leur physiologie et la composition du liquide sécrété.

En conclusion, *C. odorata* présente une biologie florale relativement sophistiquée, associée à des caractères anatomiques et palynologiques moyennement évolués (LE THOMAS, 1983; DEROIN, 1988). Cette espèce constitue un excellent modèle pour l'étude de la reproduction des Annonacées, celle-ci devant considérer simultanément les divers niveaux morphologiques, leur fonctionnement et leurs interactions (WYATT, 1982; WATKINSON, 1988).

REMERCIEMENTS : Cette étude a été effectuée grâce au soutien de programme « Actions Biologiques » accordé au Laboratoire de Phytomorphologie de l'École Pratique des Hautes Etudes (E.P.H.E.) par la Direction de la Recherche du Ministère de l'Éducation Nationale (M.E.N.). Je remercie M. le Recteur de l'Université d'Abidjan de m'avoir autorisé à travailler à la Station d'Écologie Tropicale de Lamto, et particulièrement R. VUATTOUX, Directeur de cette station, pour son accueil et les facilités de recherche. Je remercie vivement M^{lle} N. BERTI du Laboratoire d'Entomologie du Muséum pour la détermination des Coléoptères, M^{mes} J. L. TOURNIER et J. L. TIREFORD pour leur aide à la Station de Géophysique, ainsi que M^{me} A. LE THOMAS avec laquelle j'ai eu de fructueux échanges de vues.

BIBLIOGRAPHIE

- BAKER, H. G., 1985. — Trends in pollination biology. *Aliso* 11 : 213-229.
BAKER, H. G. & HURD, P. D., 1968. — Intrafloral ecology. *Annual Rev. Entomol.* 13 : 385-414.
BAWA, K. S. & BEACH, J. H., — 1981. — Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68 : 254-274.

- BERNIER, G, KINET, J. M. & SACHS, R. M., 1981. — *The Physiology of Flowering*. 2 vol., Boca Raton Fla, CRC Press, 380 p.
- CARLQUIST, S., 1969. — Toward acceptable interpretations of floral anatomy. *Phytomorphology* 19 : 332-362.
- CARLQUIST, S., 1982. — *Exospermum stipitatum* (Winteraceae) : observations on wood, leaves, flowers, pollen, and fruit. *Aliso* 10 : 277-289.
- CARLQUIST, S., 1983. — Wood anatomy of *Belliolum* (Winteraceae) and a note on flowering. *J. Arnold Arb.* 64 : 161-169.
- CARR, S. G. & CARR, D. J., 1961. — The functional significance of syncarpy. *Phytomorphology* 11 : 249-256.
- CAVACO, A. & KERAUDREN, M., 1958. — Annonacées. In : *Flore de Madagascar et des Comores*, 109 p.
- CREPET, W. L., 1979. — Insect pollination : a paleontological perspective. *Bioscience* 29 : 102-108.
- CREPET, W. L., 1984. — Advanced (constant) insect pollination mechanisms : pattern of evolution and implications vis-à-vis angiosperm diversity. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71 : 607-630.
- CREPET, W. L. & FRIIS, E. M., 1987. — The evolution of insect pollination in angiosperms. In : *The origins of angiosperms and their biological consequences*. Ed. E. M. FRIIS, W. G. CHALONER & P. R. CRANE, Cambridge University Press : 181-201.
- DAUMANN, E., 1931. — Das Blütennektarium von *Magnolia* und die Futterkörper in der Blüte von *Calycanthus*. *Planta* 11 : 108-116.
- DAUMANN, E., CHRTEK, J., JIRASEK, V. & SLAVIKOVA, Z., 1970. — Navrh terminologie pro usporadani cevnich svazku v korunnich listcich dvoudeloznych (résumé allemand : Terminologie der Leibtündelanordnung in den Kronblättern der Dicotyledonen). *Preslia* 42 : 304-316.
- DEROIN, Th., 1985. — Contribution à la morphologie comparée du gynécée des Annonaceae-Monodoroideae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 7, sect. B, *Adansonia*, n° 1 : 167-176.
- DEROIN, Th., 1987. — Anatomie florale de *Meiocarpidium* Engler & Diels (Annonaceae-Unoneae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 9, sect. B, *Adansonia*, n° 1 : 81-93.
- DEROIN, Th., 1988. — *Aspects anatomiques et biologiques de la fleur des Annonacées*. Thèse (nouvelle formule). Paris XI, Orsay, n° 590, 263 p.
- DIELS, L., 1916. — Käferblumen bei den Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 34 : 758-774.
- ENDRESS, P. K., 1975. — Nachbarliche Formbeziehungen mit Hüllfunktion im Infloreszenz- und Blütenbereich. *Bot. Jahrb. Syst.* 96 : 1-44.
- ENDRESS, P. K., 1980. — The reproductive structures and systematic position of the Austrobaileyaceae. *Bot. Jahrb. Syst.* 101 : 393-433.
- ENDRESS, P. K., 1982. — Syncarpy and alternative modes of escaping disadvantages of apocarpy in primitive angiosperms. *Taxon* 31 : 48-52.
- ENDRESS, P. K., 1984. — The flowering process in the Eupomatiaceae (Magnoliales). *Bot. Jahrb. Syst.* 104 : 297-319.
- ENDRESS, P. K., 1985. — Stamenabzission und Pollenpräsentation bei Annonaceae. *Flora* 176 : 95-98.
- ENDRESS, P. K., 1986. — Reproductive structures and phylogenetic significance of extant primitive angiosperms. *Pl. Syst. Evol.* 152 : 1-28.
- ENDRESS, P. K., 1987. — The Early Evolution of the Angiosperm Flower. *Tree* 2 : 300-304.
- FINET, A. & GAGNEPAIN, F., 1907. — Annonacées. In : *Flore générale de l'Indochine*, tome 1 : 42-123.
- FRIES, R. E., 1958. — Annonaceae. In : ENGLER & PRANTL, *Nat. Pflanzenf.*, 2^e éd., 17a, 2 : 1-171.
- FRIIS, E. M. & CREPET, W. L., 1987. — Time of appearance of floral features. In : *The origins of angiosperms and their biological consequences*. Ed. E. M. FRIIS, W. G. CHALONER & P. R. CRANE, Cambridge University Press : 145-179.

- GERLACH, D., 1984. — *Botanische Mikrotechnik*, 3^e éd., Thieme, 311 p.
- GOTTSBERGER, G., 1970. — Beiträge zur Biologie von Annonaceen-Blüten. *Öst. Bot. Z.* 118 : 237-279.
- GOTTSBERGER, G., 1977. — Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. *Pl. Syst. Evol.*, Suppl. 1 : 211-226.
- GOTTSBERGER, G., 1988. — The reproductive biology of primitive angiosperms. *Taxon* 37 : 630-643.
- HALLÉ, F. & OLDEMAN, R. A. A., 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson, Paris, 178 p.
- KESSLER, P., 1988. — Revision der Gattung *Orophea* Blume. *Blumea* 33 : 1-80.
- KRAL, R., 1960. — A revision of *Asimina* and *Deeringothamnus* (Annonaceae). *Brittonia* 12 : 233-278.
- LAMOUREUX, C. H., 1975. — Phenology and floral biology of *Monodora myristica* (Annonaceae) in Bogor, Indonesia. *Ann. Bogor.* 6 : 1-25.
- LE THOMAS, A., 1983. — Morphologie et palynologie des Annonacées africaines : interrelations phylogéniques. *Bothalia* 14 : 825-831.
- LE THOMAS, A., 1988. — Les structures reproductives des Magnoliales africaines et malgaches : significations phylogénétiques. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 25 : 161-174.
- MORAWETZ, W., 1984. — Pollination and dispersal. In : A monograph of the genus *Anaxagorea* A. St. Hil., Part 1. Ed. P. J. MAAS & L. Y. Th. WESTRA. *Bot. Jahrb. Syst.* 105 : 95.
- PERIASAMY, K., 1954. — On the floral biology of some members of the Annonaceae. *J. Madras Univ.*, B, 24 : 7-12.
- PERIASAMY, K. & SWAMY, B. G. L., 1959. — Studies in the Annonaceae I. Microsporogenesis in *Cananga odorata* and *Miliusa wightiana*. *Phytomorphology* 9 : 251-263.
- SCHATZ, G. E., 1985. — A new *Cymbopetalum* (Annonaceae) from Costa Rica and Panama with observations on natural hybridization. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72 : 535-538.
- SCHROEDER, F. G., 1987. — Infloreszenzen, Synfloreszenzen und Moduln. Ein terminologischer Beitrag zur Infloreszenzmorphologie. *Bot. Jahrb. Syst.* 108 : 449-471.
- SMETS, E., 1986. — Localization and systematic importance of the floral nectaries in the Magnoliatae (Dicotyledons). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 56 : 51-76.
- STEPHENSON, A. G., 1981. — Flower and fruit abortion : proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12 : 253-279.
- THIEN, L. B., 1974. — Floral biology of *Magnolia*. *Amer. J. Bot.* 61 : 1037-1045.
- THIEN, L. B., 1980. — Patterns of pollination in the primitive angiosperms. *Biotropica* 12 : 1-13.
- THIEN, L. B., WHITE, D. A. & YATSU, L. Y., 1983. — The reproductive biology of a relict — *Illicium floridanum* Ellis. *Amer. J. Bot.* 70 : 719-727.
- WATKINSON, A. R., 1988. — On the growth and reproductive schedules of plants : a modular viewpoint. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.* 9 : 67-81.
- WEBBER, A. C., 1981. — Algunas aspectos da biologia floral de *Annona sericea* Dun. (Annonaceae). *Acta Amazonica* 11 : 61-65.
- WEBBER, A. C., 1982. — Biologia floral de *Rollinia mucosa* (Jacq.) Baill. (Annonaceae). *Anais XXXIII Congresso Nacional de Botânica (Brésil)* : 57-63.
- WESTER, P. J., 1910. — Pollination experiments with *Annonas*. *Bull. Torrey Bot. Club* 37 : 529-539.
- WILLSON, M. & SCHEMSKE, D., 1980. — Pollinator limitation, fruit production, and floral display in Pawpaw (*Asimina triloba*). *Bull. Torrey Bot. Club* 107 : 401-408.
- WYATT, R., 1982. — Inflorescence architecture : how flower number, arrangement and phenology affect pollination and fruit-set. *Amer. J. Bot.* 69 : 585-594.

Une espèce répandue mais nouvelle d'Afrique tropicale : *Grewia fabreguesii* E. Boudouresque *sp. nov.* (*Tiliaceae*). Comparaison avec *G. flavescens* Juss.

E. BOUDOURESQUE

Résumé : *Grewia fabreguesii* *sp. nov.* (*Tiliaceae*), répandu en Afrique tropicale, était jusqu'à ce jour confondu avec *G. flavescens* Juss. (1804) qui, en région soudanienne, est également présent dans les formations à *Combretaceae*.

Summary : *Grewia fabreguesii* *sp. nov.* (*Tiliaceae*), a widespread species in tropical Africa, has up to now been misidentified and confused with *G. flavescens* Juss. (1804), the latter also being present in sudanian *Combretaceae* woodland.

Eric Boudouresque, Laboratoire d'Ecologie Végétale, Faculté des Sciences, Université d'Orléans, B.P. 6759, F. 45067 Orléans cedex 2, France.

Curieusement, une espèce répandue en Afrique tropicale, était jusqu'à ce jour confondue avec *Grewia flavescens* décrit par A. L. DE JUSSIEU en 1804 des Indes. Ceci est d'autant plus étrange que l'espèce de JUSSIEU, bien que moins fréquente, est réellement présente sur le continent africain, dans des biotopes proches. Au Niger elles affectionnent les formations à *Combretaceae* sahéliennes et sahélo-soudaniennes (*Combretum micranthum* G. Don, *C. nigricans* Lepr. ex Guill. & Perr., *C. glutinosum* Perr. ex DC., *Guiera senegalensis* J. F. Gmel.) sur sols squelettiques. Dans le département de Niamey, au Niger, on les trouve plus particulièrement sur des sols sablo-limoneux peu épais (5-25 cm) recouvrant les grès du continental terminal.

Nos propres observations au Niger et la consultation des collections du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris où sont conservés les types de JUSSIEU nous ont permis de connaître le véritable *Grewia flavescens* Juss. (1804), et de distinguer une nouvelle espèce : *Grewia fabreguesii*, dédiée à Bernard PEYRE DE FABRÈGUES, pastoraliste et botaniste à l'Institut d'Élevage et de Médecine Vétérinaire des Pays tropicaux (Maisons-Alfort, France) qui, au cours de longs séjours au Niger, a fait considérablement avancer nos connaissances sur la flore et la végétation de ce pays.

Alors que *Grewia flavescens* Juss. est strictement soudano-zambézien (Centres régionaux d'endémisme soudanien, zambézien et Somalie-Massai de WHITE, 1976), l'espèce nouvelle possède une aire de répartition plus étendue : débordant la région soudano-zambézienne on la trouve en région sahélienne et au Kalahari.

Sur le terrain, *Grewia fabreguesii* se distingue facilement de *G. flavescens* par ses tiges âgées de section quadrangulaire fortement anguleuses ; ses feuilles plus brillantes, plus scabres,