

LE GENRE *NYMPHOIDES* (*MENYANTHACEÆ*) EN AFRIQUE ET A MADAGASCAR

2^e PARTIE : TAXONOMIE

par Aline RAYNAL

SUMMARY: In a first part, previously published, morphological features of *Nymphoides* have been reviewed and their degree of taxonomic usefulness estimated.

Here the 13 species recognized in Africa and Madagascar are fully described and keyed out. A 3-dimensional graph is provided to feature relationship between species; it is based on a simple evaluation of taxonomic distance.

An attempt is made towards an estimation of the evolutive degree of a few floral and vegetative characters, resulting in hypotheses about the phylogeny of the genus in Africa.

An Index Collectorum and comprehensive contents of both parts complete the present paper.

* * *

IV. — TAXONOMIE DES ESPÈCES AFRICANO-MALGACHES

L'étude morphologique des *Nymphoides* africains et malgaches¹ a mis en évidence un certain nombre de caractères dont la variation permet d'établir des divisions taxonomiques. En un mot, chacun de ces caractères présente deux ou plusieurs valeurs, et le passage d'une valeur à une autre correspond à une coupure taxonomique : chaque taxon se définit, par rapport aux autres, par le « saut » d'au moins un, en fait toujours plusieurs caractères.

1. — DISTINCTION DES ESPÈCES

La conception des unités spécifiques et leur définition reposent donc sur la mise en évidence des changements de valeur des caractères morphologiques. Étant donnée l'histoire du genre *Nymphoides* (A. R., *l.c.*, p. 228), cette recherche devait être conduite avec un grand souci d'impartialité

1. A. RAYNAL, *Adansonia*, ser. 2, 14 (2) : 227-270 (1974), première partie du présent travail.

TABLE 14. — LISTE DES CARACTÈRES BINAIRES UTILISÉS
DANS L'ÉTUDE TAXONOMIQUE
DES *NYMPHOIDES* AFRICANO-MALGACHES

ÉTAT COTÉ 0	ÉTAT COTÉ 1
1 Souche annuelle grêle, racines fines	Souche vivace puissante à grosses racines, ± ramifiée
2 Souche très courte	Souche allongée-rampante
3 Pas de feuilles flottantes uniquement végétatives (sauf stades juvéniles)	Des feuilles flottantes en rosette, non florifères
4 Sauf exception (écologie extrême) pas de petites feuilles submergées	Normalement des petites feuilles submergées ulviformes
5 Pas de stolons de surface, tiges partant toutes de la souche	Des stolons de surface, issus des inflorescences
6 Stolons de surface sans feuilles non florifères ou géminés	Stolons de surface portant des feuilles isolées non florifères ou des feuilles géminées aux nœuds inflorescentiels
7 Pas de grosses racines fasciculées aux nœuds flottants	Des grosses racines fusiformes en faisceaux aux nœuds flottants
8 Pétiole court (moins de 12 mm)	Pétiole vrai dépassant 12 mm
9 Limbe suborbiculaire	Limbe allongé (L/l > 1,15)
10 Limbe non spongieux à la face inférieure	Face inférieure du limbe spongieuse
11 Limbe mince, non coriace	Face supérieure du limbe coriace
12 Inflorescences pauvres	Inflorescences fournies (généralement plus de 10 fleurs par glomérule)
13 Bractées périphériques de l'inflorescence courtes	Bractées périphériques longues d'environ 1 cm
14 Pédicelles floraux courts	Pédicelles floraux dépassant 4 cm
15 Pédicelles floraux très courts (moins de 20-25 mm)	Pédicelles floraux longs de 20-40 mm
16 Calice restant appliqué à la corolle	Calice étalé à l'anthèse
17 Corolle blanche (sauf le cœur)	Corolle entièrement jaune
18 Corolle petite	Corolle dépassant 15 mm de longueur
19 Corolle très petite (< 10 mm)	Corolle longue de 10-15 mm
20 Tube de la corolle dépassant le tiers de la longueur totale	Tube corollin court
21 Lobes de la corolle plats et lisses au milieu, seule la marge fine est ± dilacérée	Lobes ornés
22 Lobes cristés	Lobes vilieux
23 Fleurs hermaphrodites	Fleurs unisexuées
24 Fleurs hermaphrodites homéostylées	Fleurs hétérostylées ou unisexuées
25 Anthères n'atteignant pas 1,8 mm	Anthères dépassant 1,8 mm (au moins les plus grandes, dans les fleurs brévi-stylées)
26 Anthères dépassant 1 mm	Anthères courtes (moins de 1 mm)
27 Pas de glandes interstaminales	Des glandes interstaminales
28 Glandes interstaminales sessiles	Glandes interstaminales pédicellées
29 Glandes interstaminales à villosités courtes	Glandes interstaminales longuement vilieuses (poils > 0,6 mm)
30 Pas de glandes hypogynes	Des glandes hypogynes
31 Glandes hypogynes glabres	Glandes hypogynes ciliées
32 Carpelles (2-)3(-5), dans des fleurs 5-mères normales	Jamais plus de 2 carpelles, sauf dans des fleurs pléiomères
33 Stigmates non en tête	Stigmates en tête fendue

ÉTAT COTÉ 0	ÉTAT COTÉ 1
34 Stigmates en lèvres \pm épaisses	Stigmates fins, membraneux, profondément laciniés
35 Capsule non allongée	Capsule allongée, $L/l > 1,45$
36 Capsule pas plus longue que large	Capsule ovoïde, $1,15 < L/l < 1,45$
37 Capsule subisodiamétrique	Capsule aplatie ($L/l < 2/3$)
38 Sépales plus courts que la capsule	Sépales fructifères égalant ou dépassant la capsule
39 Placentas ténus	Paroi capsulaire très épaissie au niveau des placentas
40 Graines moins de 25 par capsule	Graines nombreuses (plus de 25-30 par capsule sauf plantes anormalement chétives)
41 Graines plus de 3 par capsule dans les fruits normaux	Deux graines par capsule
42 Funicules courts	Funicules longs (plus de $1/5$ de la longueur de la graine)
43 Graine suborbiculaire ou ovoïde	Graine allongée ($L/l > 3/2$)
44 Graine bombée	Graine comprimée (épaisseur inférieure au $1/4$ de la longueur)
45 Graine longue de moins de 2,5 mm	Graine dépassant 2,5 mm
46 Graine dépassant 1,2 mm	Graine petite, $L < 1,2$ mm
47 Carène de la graine sans sillon	Carène de la graine sillonnée, lui donnant un contour émarginé
48 Des cellules épidermiques de la graine polygonales, au moins au milieu des faces	Toutes les cellules épidermiques de la graine à parois sinueuses
49 Des cellules épidermiques séminales à parois sinueuses, au moins sur la carène	Cellules épidermiques séminales toutes polygonales

afin d'éviter la tendance instinctive qui peut pousser le taxonomiste à donner une importance plus grande à certains caractères classiquement considérés comme « bons », ou simplement parce qu'ils ont déjà été utilisés : l'échec du découpage spécifique préexistant, dû à une variation anarchique des caractères alors retenus, obligeait à la prudence. C'est pourquoi un nouveau découpage spécifique a été tenté en accordant une même importance à tous les caractères morphologiques, aussi nombreux que possible, qu'un survol d'ensemble du groupe africano-malgache m'a permis de mettre en évidence. Ce n'est que dans un second temps, en une phase de synthèse, qu'un poids plus grand pourra éventuellement être accordé à certains caractères.

Deux préoccupations ont dirigé le choix de la méthode à suivre : s'affranchir des anciens travaux taxonomiques, et mettre en évidence des taxons par la seule exploitation des données morphologiques. C'est pourquoi la valeur de chaque caractère morphologique a été chiffrée pour les échantillons étudiés : des lots homogènes, ayant valeur taxonomique se sont dégagés d'eux-mêmes. On a pu ainsi parvenir à la conception d'unités sans subir l'influence des travaux antérieurs, sans suivre de préférence des « caractères-guides », sans non plus prêter crédit à des aspects des plantes souvent difficiles à définir formellement.

La variation des caractères morphologiques a été transcrite dans un système binaire, rendant peut-être la perception des oppositions plus immédiate, et permettant des comparaisons plus aisées. Pour ce faire, les caractères présentant plusieurs valeurs ont été décomposés en autant de caractères élémentaires, et les 40 caractères retenus à l'issue de l'analyse morphologique donnent lieu à l'individualisation d'une cinquantaine de caractères élémentaires ne présentant chacun que deux valeurs. La table 14 explicite cette série de caractères et leur variation binaire.

Pour toutes les unités taxonomiques étudiées, la valeur que prend chaque caractère a été cotée, et l'ensemble réuni en un tableau à double entrée (table 15); sur une même ligne horizontale, sont portées les valeurs de tous les caractères d'une espèce : en quelque sorte, chacune de ces lignes horizontales est la symbolisation d'une description morphologique spécifique.

Un tel tableau permet de mettre aisément en évidence les différences séparant les espèces : la comparaison, colonne à colonne, de deux lignes du tableau fait apparaître, immédiatement, les caractères qui distinguent deux espèces entre elles. Il permet également, d'un simple coup d'œil, de grouper toutes les espèces ayant un certain caractère en commun : il permet donc, par simple manipulation de ses données, l'établissement de clefs dichotomiques. Pour cela, une « hiérarchie » pratique des caractères doit être établie.

2. — CLEF DICHOTOMIQUE DES *NYMPHOIDES* AFRICANO-MALGACHES

Le choix des éléments à placer en « tête de clef » obéit à des critères variés qui, dans le cas présent, peuvent se grouper en 2 catégories. D'abord, la clef doit être pratiquement utilisable; les caractères évidents, d'observation facile sur le vif, sont donc naturellement mis au premier rang. Mais les *Nymphoides* vivants peuvent être déterminés à l'espèce sur des caractères qui feront totalement défaut sur ces mêmes plantes après préparation pour l'herbier; il convient donc d'ajouter les caractères qui deviendront les plus faciles à observer sur l'herbier.

Les caractères d'observation difficile, ou nécessitant un fort grossissement, se voient donc refoulés à un second plan pour de simples raisons d'utilisation, même s'ils constituent une aide précieuse dans la détermination des plantes; ils figurent ici dans la clef à titre accessoire, aux extrémités de l'arborescence, et peuvent utilement orienter la recherche lorsque la détermination porte sur un échantillon incomplet.

Le second critère ayant guidé le choix des éléments de la clef est la confiance que l'auteur leur apporte. Nous avons vu (A. R., *l.c.*) des structures morphologiques qui sont parfaitement caractéristiques à l'échelle spécifique lorsqu'elles se réalisent, mais qui peuvent demeurer potentielles sous certaines conditions; des caractères peuvent figurer au nombre des

CARACTÈRES ESPÈCES																																																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49		
<i>N. ezannoi</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	
<i>N. brevipedicellata</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	
<i>N. indica</i> × <i>brevip.</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>N. indica</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>N. thumbergiana</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>N. forbesiana</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N. moratiana</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>N. milnei</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>N. elegans</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>N. humilis</i>	?	0	?	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1		
<i>N. rautaneni</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>N. guineensis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>N. tenuissima</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>N. bossert</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	

TABLE 15. — Valeurs, pour les 13 espèces et l'hybride de *Nymphoides* africano-malgaches, de 49 caractères binaires énumérés dans la table 14

différences spécifiques statistiquement valables, bien qu'ils ne se réalisent pas toujours. Ces caractères distinctifs, doués d'une réalité génétique et d'une valeur taxonomique certaines, sont cependant, du point de vue de l'utilisateur qui doit déterminer l'unique échantillon qu'il a en main, insuffisamment fiables.

C'est en tenant compte de ces deux types de considérations que la clef suivante a été établie¹ :

1. Graines à contour ovale et faces planes. Limbe foliaire plus long que large; annuelle grêle à petites fleurs blanches, pétales villeux... 12. *N. tenuissima*
- 1'. Graines à contour suborbiculaire et faces bombées.
 2. Capsule isodiamétrique (globuleuse) surmontée d'un bec court; sépales plus courts que la capsule; fleurs de taille médiocre, homéostylées.
 3. Carpelles 2, jamais plus; moins de 25 graines par capsule; placentas minces, non intrusifs. Pédicelles floraux dépassant 20 mm. Pétiole court, n'atteignant pas 15 mm. Anthères ne dépassant pas 1 mm de long.
 4. Fleur entièrement blanche, à pétales cristés; calice étalé à l'anthèse; glandes interstaminales et hypogynes toutes absentes; stigmaté en tête. Plante vivace, jeunes feuilles spongieuses en-dessous. Graines portées par des funicules longs, ornées d'un sillon sur la carène; épiderme séminal à cellules toutes en jeu de patience 1. *N. ezannoi*
 - 4'. Fleur entièrement jaune à pétales villeux; calice appliqué à la corolle à l'anthèse; des glandes interstaminales pédicellées, des glandes hypogynes ciliées; sigmates en lèvres. Plante généralement annuelle, à feuilles non spongieuses. Funicules des graines courts; carène sans sillon; épiderme séminal à cellules polyédriques au milieu des faces de la graine, en jeu de patience sur la carène 10. *N. rautaneni*
- 3'. Carpelles en nombre variable, le plus souvent 3, plus de 25 graines par capsule; placentas épais, intrusifs. Pédicelles floraux longs de 30 mm en général. Pétiole dépassant 15 mm. Anthères longues de plus de 1 mm. Vivace puissante à feuilles coriaces; fleurs blanches à centre jaune, pétales villeux 2. *N. brevipedicellata*
- 2'. Capsule non isodiamétrique; autres caractères variables.
 5. Capsule plus large que haute, ne contenant que 2 grosses graines; graines dépassant 2,5 mm de diamètre, à cellules épidermiques toutes polyédriques. Petite plante très rameuse; corolle jaune, villeuse 11. *N. guineensis*
 - 5'. Capsule plus haute que large, contenant plus de 3 graines; graines n'atteignant pas 2,5 mm de diamètre.
 6. Pédicelles floraux longs de plus de 40 mm; inflorescence multiflore (plus de 10 fleurs par glomérule). Plantes souvent de grande taille à fleurs voyantes, hétérostylées, villeuses.
 7. Fleurs grandes, corolle dépassant 15 mm de long; anthères longues d'env. 2 mm; stigmates en lèvres. Plantes puissantes à grandes feuilles coriaces et grosses souches charnues. Épiderme séminal à cellules toutes en jeu de patience.

1. La présente clef a été élaborée par des moyens traditionnels; d'autres clefs concernant les mêmes taxons, ont été réalisées, dans un but expérimental, par des moyens automatiques de traitement électronique. On trouvera ces clefs dans un article distinct : *Adansonia*, ser. 2, 14 (3) : 459-467 (1974).

8. Fleur blanche à cœur jaune. Plante très stolonifère, pétiole dépassant 15 mm. Graines très nombreuses, plus de 30 par fruit 3. *N. indica*
- 8'. Fleur jaune pâle. Plante rarement stolonifère, à pétiole n'atteignant pas 15 mm. Moins de 25 graines par fruit. 4. *N. thumbergiana*
- 7'. Corolle n'atteignant pas 15 mm de long, jaune d'or; anthères n'atteignant pas 1,8 mm; stigmates finement membraneux, laciniés. Vivace de taille moyenne, à limbe foliaire mince. Épiderme séminal à cellules polyédriques au milieu des faces de la graine, en jeu de patience sur la carène 5. *N. forbesiana*
- 6'. Pédicelles floraux plus courts; inflorescence pauciflore. Plantes de taille médiocre.
9. Feuilles à limbe nettement plus long que large; des feuilles flottantes non florifères à l'époque de la floraison. Pédicelles floraux très courts (moins de 20 mm). Glandes interstaminales sessiles.
10. Plante vivace à grosse souche rampante et feuilles coriaces; bractées florales longues de 10 mm. Longs sépales appliqués, à l'anthèse, à la grande corolle blanche villose. Stigmates en lèvres, glandes hypogynes glabres. Graines très petites (n'atteignant pas 1,3 mm), nombreuses (plus de 25) dans la capsule 13. *N. basseri*
- 10'. Petite annuelle ténue à limbe foliaire mince; bractées florales très courtes. Calice étalé à l'anthèse; petite corolle jaune, villose. Stigmates membraneux laciniés; glandes hypogynes ciliées. Graines dépassant 1,3 mm de diamètre, peu nombreuses dans la capsule 7. *N. milnei*
- 9'. Feuilles à limbe orbiculaire; quand la plante est adulte toutes les feuilles flottantes sont florifères. Longueur des pédicelles floraux comprise entre 20 et 40 mm. Glandes interstaminales pédicellées. Petites annuelles ténues.
11. Sépales fructifères plus courts que la capsule. Fleurs homéostylées; glandes interstaminales à villosités courtes (moins de 0,4 mm) 9. *N. humilis*
- 11'. Sépales fructifères au moins égaux à la capsule. Fleurs hétérostylées; glandes interstaminales à longues villosités.
12. Petite annuelle sans stolons de surface; fleurs blanches. Capsule allongée (presque moitié plus haute que large), épiderme séminal à cellules toutes polyédriques 8. *N. elegans*
- 12'. Petite annuelle stolonifère à la surface de l'eau; fleurs jaunes. Capsule ovoïde, à peine plus haute que large, épiderme séminal à cellules toutes en jeu de patience 6. *N. morotiana*

3. — ÉNUMÉRATION DES ESPÈCES

On trouvera ici la description et la synonymie détaillée de chacune des 13 espèces reconnues en Afrique et à Madagascar. Les spécimens étudiés ne sont pas énumérés ici, mais sont regroupés à la fin de ce travail en un Index Collectorum. De même les distributions géographiques sont évoquées ici de façon sommaire, ayant fait l'objet d'un précédent article¹, où chaque répartition a été cartographiée, article auquel le lecteur est prié de se reporter.

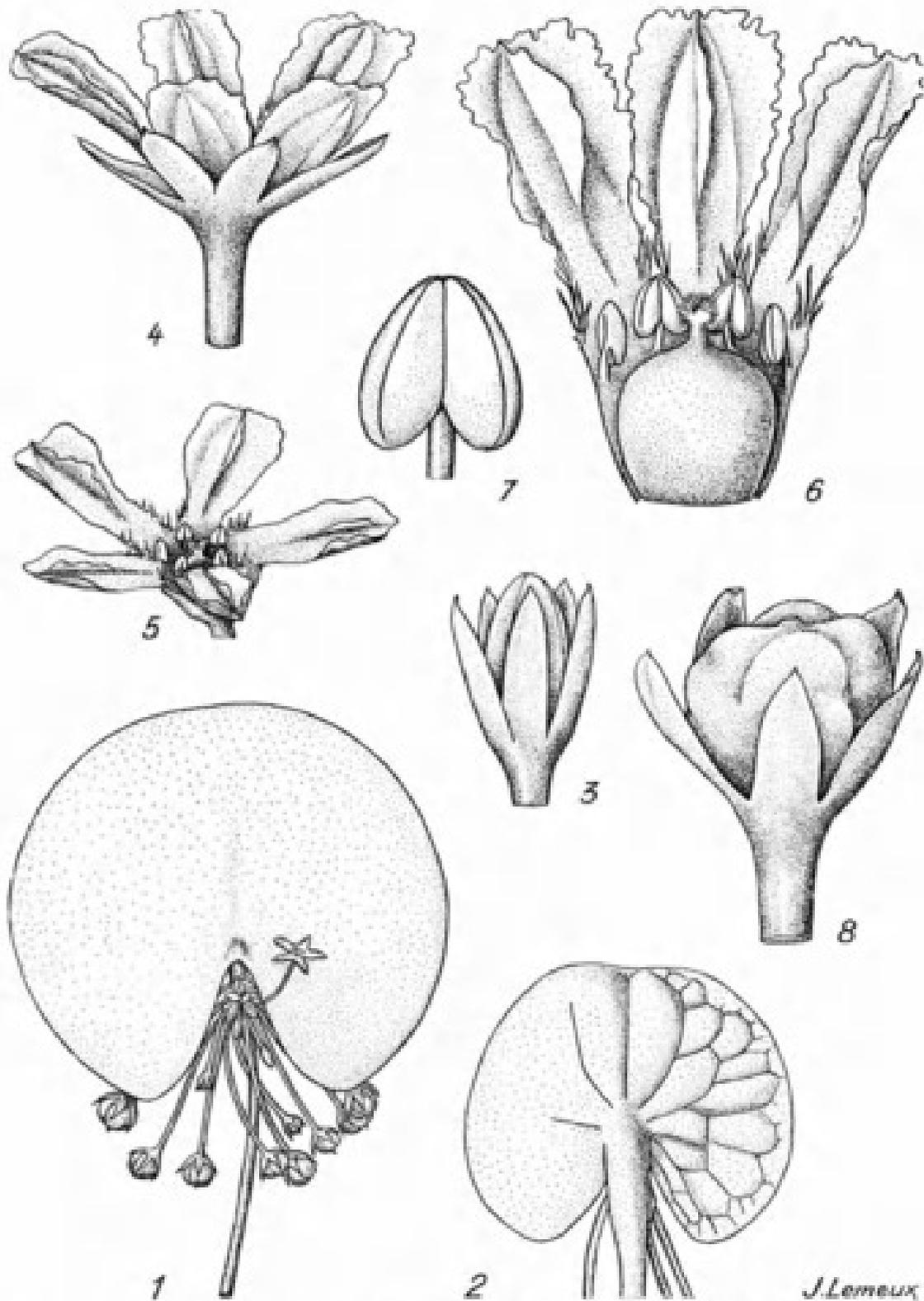
1. *Nymphoides ezannoi* Berh.

- Fl. Sénégal ed. 2 : 305, 427 (1967), *excl. cit. erron. numer. Berh. 1364*; A. RAYN., Mitt. Bot. Staatssamml. Münch. 10 : 123 (1971).
— *Limnanthemum senegalense* auct. non (G. DON) N. E. BR. : HUTCH. & DALZ., Fl. W. Trop. Afr., ed. 1, 2 (1) : 184 (1931), *p.p.*
— *Limnanthemum indicum* auct. non (L.) THW. : BERHAUT, Fl. Sénég. ed. 1 : 179 (1954).
— *Nymphoides indica* auct. non (L.) O. Ktze. : P. TAYL., in HUTCH. & DALZ., Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 2 : 302 (1963), *p.p.*

Plante le plus souvent *vivace*, très stolonifère mais de taille médiocre; tiges et stolons épais de 1-3 mm en général. Feuilles à pétiole court (long de 1 cm au maximum) et limbe orbiculaire atteignant 14 cm de diamètre; dans les conditions écologiques normales, le limbe est *épais-spongieux*, surtout chez les jeunes feuilles; l'aérenchyme y atteint un développement extrême, le chlorenchyme palissadique étant très réduit.

Inflorescences fournies, comptant 10-25 fleurs environ, portées par des pédicelles courts (moins de 2 cm) et grêles. *Fleurs* blanches, pentamères, très petites (d'un diamètre de 8-11 mm), *homéostylées*. *Calice* long d'env. 3 mm, largement ouvert à l'anthèse. *Corolle* à tube long d'env. 2,5 mm portant 5 lobes bordés de larges ailes qui leur donnent un contour obovale, et cristés en leur milieu; la corolle porte quelques villosités à sa gorge. *Étamines* à filets très courts, s'insérant près du sommet du tube corollin, non exsertes; anthères longues de 0,8-1 mm et presque aussi larges. *Aucune structure* n'est décelable à l'emplacement des glandes staminodiales épipétales. Pas de glandes hypogynes. *Pistil* bicarpellé haut de 2,5 mm; *ovaire globuleux* surmonté d'un style très court terminé par deux *stigmates* papilleux hémisphériques accolés qui se trouvent être à la hauteur des anthères. *Capsule subcubique*, à peine aussi longue que le calice, à parois fines, contenant le plus souvent 10-20 graines insérées sur des *funicules cylindriques longs* d'environ 0,5 mm. *Graine* courtement ovoïde, longue de 1,5-1,9 mm, portant un léger sillon sur la carène, ce qui lui donne un contour, vue de profil, légèrement émarginé. Test en général plus ou moins verruqueux, parfois presque échinulé. Épiderme séminal à cellules en jeu de patience.

1. A. RAYNAL, Mitt. Bot. Staatssamml. München 10 : 122-134 (1971).



Pl. 16. — *Nymphoides exaristata* Berth. : 1, glomérule inflorescentiel $\times 1$; 2, face inférieure spongieuse d'une jeune feuille $\times 2$; 3, bouton floral $\times 5$; 4, et 5 fleurs épanouies $\times 5$; 6, androcée et pistil contenus dans un fragment de corolle, $\times 10$; 7, anthère $\times 30$; 8, fruit $\times 5$ (d'après Peyre de Fabrègues 2232).

TYPE : *Berhaut 1732*, Sénégal, P! (iso-, BR!).

Pouvant prendre une grande extension grâce au développement actif de ses stolons, *N. ezannoi* semble pouvoir tolérer une grande variation du niveau de l'eau. Elle peut se multiplier aussi efficacement par stolons que par graines, et montre probablement, dans ses stations, une bonne compétitivité.

Plante des eaux calmes permanentes ou subpermanentes, des confins sud du Sahara; elle croît dans les mares argileuses longuement inondées, dans les étangs et bras morts des plaines d'inondation des grands fleuves, dans les dépendances du lac Tchad. Phytogéographiquement cantonnée à la limite nord des savanes soudaniennes, elle se trouve dans des milieux aquatiques dont la flore est déjà appauvrie par rapport à celle des milieux équivalents un peu plus méridionaux. Sa limite orientale ne semble pas correspondre à une limite écologique ou phytogéographique majeure : peut-être son aire est-elle restreinte en raison d'une difficulté de transport des diaspores, les biotopes favorables étant très disjoints dans ces régions sèches (Pl. 16, p. 413).

2. *Nymphoides brevipedicellata* (Vatke) A. Raynal

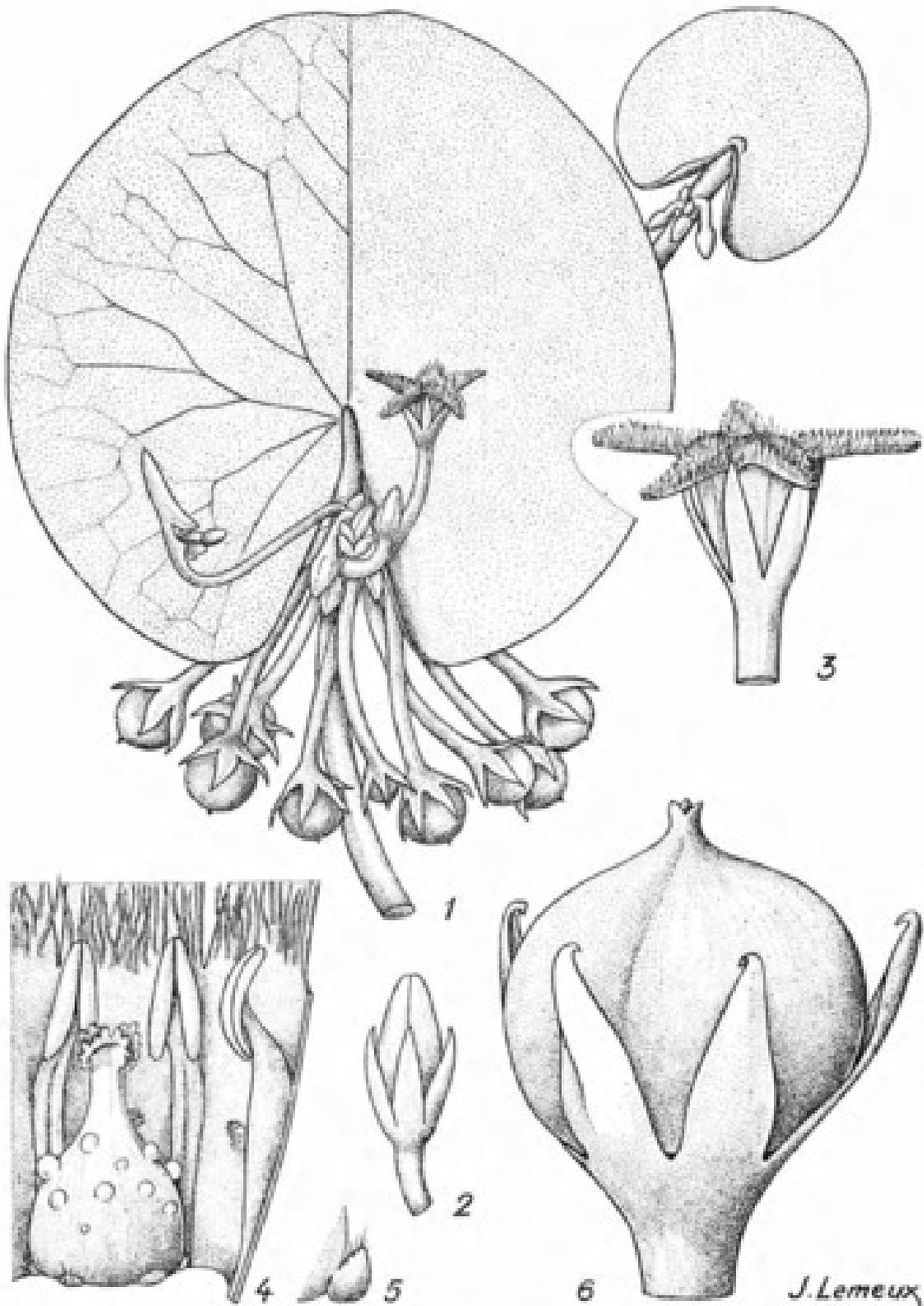
Mitt. Bot. Staatssamml. Münch. 10 : 125 (1971).

- *Limnanthemum brevipedicellatum* VATKE, *Linnaea* 40 : 220 (1876); *CUFOD.*, Enum. Pl. Aeth. Sperm. : 678, in *Bull. Jard. Bot. Et. Bruxelles* 30, Suppl. (1960).
- *Limnanthemum abyssinicum* N. E. BR., in THIS-DYER, *Fl. Trop. Afr.* 4 (1) : 584 (1904). — Type : *Schlimper 1358*, Éthiopie, K!
- *Limnanthemum thunbergianum* var. *kalachariensis* SCHINZ, *Viert. Naturf. Ges. Zürich* 56 : 266 (1911). — Type : *Schinz 492*, Afr. du Sud.
- *Nymphoides indica* auct. non (L.) O. KTZE. : MARAIS & VERDOORN, in DYER & AL., *Fl. S. Afr.* 26 : 243 (1963), p.p.; FRIEDRICH-HOLZHAMMER, in MERXMÜLLER, *Prodr. Fl. Südwestafr.* 111 : 1 (1967), p.p.

Vivace puissante à souche courte enracinée produisant de nombreux stolons de surface épais de 3-5 mm à l'état frais; nœuds flottants émettant souvent des racines fines, chevelues, mais jamais tubérisées. *Feuilles* toutes florifères, à limbe coriace, orbiculaire, de 6-10 (-20) cm de diamètre; pétiole long de 12-15 (-20) mm.

Inflorescences à fleurs très nombreuses; bractées axillant les pédicelles courtes et obtuses. *Pédicelles floraux* longs de (15-) 30 (-35) mm et relativement épais (2 mm de diamètre sur le frais), ce qui les fait paraître courts¹ et charnus; dans une inflorescence, ils atteignent tous à peu près la même longueur et, au cours de la fructification, ont tendance à s'écarter les uns des autres, amenant les fruits à se répartir sur une large calotte sphérique immergée. *Fleurs* petites, de 1,5 cm de diamètre, *homéostylées*, pentamères; calice long de 5-6 mm, appliqué à la corolle à l'anthèse. *Corolle blanche à centre jaune*; lobes étroitement lancéolés, *villex* portés par un tube presqu'aussi long qu'eux. *Étamines* à filets épais, décurrents sur le tube

1. D'où le nom spécifique.



Pl. 17. — *Nymphoides brevipedicellata* (Vatke) A. Rayn. : 1, glomérule inflorescentiel et stolons $\times 1$; 2, bouton floral $\times 3$; 3, fleur épanouie $\times 3$; 4, androcée et pistil contenus dans la corolle ouverte $\times 10$; 5, une glande hypogyne, vue de profil $\times 30$; 6, capsule $\times 5$ (1 et 6 d'après J. et A. Raynal 12713, 2 à 5 d'après J. et A. Raynal 10513).

corollin, jaune vif; anthères longues de 1,4-1,6 mm, situées à la gorge de la corolle; *glandes interstaminales* 5, petites (0,4-0,5 mm), brièvement pédicellées, portant des villosités courtes; *glandes hypogynes* 5, très petites, de 0,3 × 0,2 mm environ, vert pâle, portant quelques cils courts (0,1 mm). *Pistil court* (3 mm environ) à *carpelles en nombre variable de 2 à 5*, le plus souvent 3. Ovaire vert clair largement renflé, large d'environ 2 mm, atténué en un style court et trapu terminé par des stigmates en nombre égal à celui des carpelles et s'épanouissant au niveau de la base des anthères; stigmates formant des petites lèvres ondulées papilleuses. Paroi ovarienne excréant des gouttelettes de nectar. *Capsule globuleuse de 5-8 mm de diamètre*, brièvement mucronée par le style persistant, dépassant largement le calice dont les lobes tendent à s'étaler au cours de la maturation. Parois de la capsule épaissies-charnues à l'état frais, placentas charnus très intrusifs. *Capsule déhiscente*, sous l'eau, par gélification de son apex, et s'ouvrant en valves irrégulières. *Graines nombreuses* portées par des funicules renflés dont la longueur est environ égale au tiers de celle de la graine. Graine lenticulaire de 1,6-1,95 × 1,4-1,7 mm, devenant bistre à maturité, susceptible d'être ornée de verrues plus ou moins abondantes; cicatrice du hile assez grande. Épiderme séminal à cellules toutes sinueuses en jeu de patience (Pl. 17, p. 415).

TYPE : Schimper 1358, Éthiopie (iso-, K! BM!).

Plante puissante, très stolonifère, pouvant entièrement couvrir de vastes surfaces d'eau, *N. brevipedicellata* semble affectionner les eaux assez profondes (1 m env.). La multiplication végétative joue certainement, dans cette espèce, un rôle important.

Espèces des mares permanentes ou presque, des dépendances des grands fleuves, des lacs, habitant la région des savanes et forêts claires; son aire dessine un croissant autour du massif forestier congolais. Curieusement, elle ne dépasse pas, vers l'ouest, le Cameroun, bien que les biotopes apparemment favorables soient nombreux dans la zone phytogéographique correspondante d'Afrique occidentale; faut-il supposer une difficulté de dispersion des semences? Il semble que le plus efficace des transports, en ce qui concerne ces plantes, soit celui qu'assurent les grands animaux emportant d'un abreuvoir au suivant des mottes boueuses pouvant contenir des graines; ce mode de transport ne peut fonctionner de façon vraiment utile qu'à faible distance : les animaux changent rarement de région, et dans ce cas, les souillures boueuses ont le temps de sécher et de tomber pendant les courses au travers des savanes sèches.

3. *Nymphoides indica* (L.) O. Kuntze

Rev. Gen. Pl. 2 : 429 (1891); P. TAYL., in HUTCH. & DALZ., Fl. W. Trop. Afr. ed. 2, 2 : 302 (1963), p.p.; MARAIS & VERDOORN, in DYER & AL., Fl. S. Afr. 26 : 243 (1963), p.p.; FRIEDRICH-HOLZHAMMER, in MERXMÜLLER, Prodr. Fl. Südwestafr. 111 : 1 (1967), p.p., *quoad specim. De Winter 3962 tantum*; BERH., Fl. Sénég. ed. 2 : 305 (1967), *excl. cit. specim. Berhaut 1732*; A. RAYNAL, Mém. Bot. Staatssamml. München 10 : 126 (1971). — *Menyanthes indica* L., Sp. Pl. ed. 1 : 145 (1753).

- *Villarsia indica* (L.) VENT., Choix pl. : 9 (1803).
- *Limnanthemum indicum* (L.) THW., En. Pl. Zeyl. : 205 (1860).
- *Menyanthes petioliflora* STOKES, Bot. Mad. Med. 1 : 299 (1812), *nom. illeg.* Type : même que *M. indica* L.
- *Villarsia rheedii* KOSTEL., Allg. Med. Pharm. Fl. 3 : 1031 (1834). — Type : RHEEDE, Hort. Malab. II : tab. 28.
- *Villarsia humboldtiana* KUNTH, in H. B. K., Nov. Gen. Sp. 3 : 187 (1818). — Type : Humboldt, Venezuela.
- *Limnanthemum humboldtianum* (KUNTH) GRISEB., Gen. Sp. Gent. : 347 (1839).
- *Nymphoides humboldtiana* (KUNTH) O. Ktze., Rev. Gen. Pl. 2 : 429 (1891).
- *Villarsia macrophylla* ROEM. & SCH., Syst. 4 : 180 (1819). — Type : Heyne, Inde.
- *Menyanthes macrophylla* (ROEM. & SCH.) ROTH, Nov. Gen. Sp. : 105, 396 (1821); ROTH ex ROEM. & SCH., Syst. 4 : 180 (1819), *nom. inval. in syn.*
- *Menyanthes brasiliica* VELLOZO, Fl. Flum. : 75, et ic. 2 : tab. 70 (1825-7). — Type : Vellozo, Brésil.
- *Villarsia communis* ST.-HIL., Voy. Distr. Diam. 2 : 413 (1833). — Syntypes : St Hilaire, Brésil.
- *V. platyphylla* ST.-HIL., *l.c.* : 415 (1833). — Type : St Hilaire, Brésil.
- *Villarsia senegalensis* G. DON, Syst. 4 : 169 (1837). — Type : Roussillon s.n., Sénégal.
- *Limnanthemum senegalense* (G. DON) N. E. BR., in THUS-DYER, Fl. Trop. Afr. 4 (1) : 586 (1904); HUTCH. & DALZ., Fl. W. Trop. Afr. ed. 1, 2 (1) : 184 (1931), *p.p.*; BERHAUT, Fl. Sénégal ed. 1 : 179 (1954).
- *Villarsia swartzii* G. DON, Syst. 4 : 169 (1837). — Type : Swartz, Jamaïque.
- *Limnanthemum fraserianum* GRISEB., Gen. Sp. Gent. : 346 (1839). — Type : Fraser, Australie.
- *Limnanthemum kleinianum* GRISEB., *l.c.* : 344 (1839). — Syntypes : Klein, Wallich, Inde.
- *Limnanthemum wightianum* GRISEB., *l.c.* : 344 (1839). — Syntypes : Wight, Inde, Macrae, Ceylan.
- *Limnanthemum humboldtianum* var. *parvifolium* GRISEB., *l.c.* : 347 (1839). — Type non indiqué.
- *Villarsia glandulosa* GRIFFITH, Notul. 4 : 89 (1854), et Ic. Pl. Asiat. : tab. 385 (1854) ('*eglandulosa*'). — Type : Griffith, Inde.
- *Limnanthemum calycinum* MIQ., Fl. Ind. Bat. 2 : 564 (1857). — Type : Miquel, Java, K!
- *Limnanthemum sumatranum* SP. MOORE, Journ. Bot. 63, suppl. : 71 (1925). — Type : Forbes 2006, BM!
- *Villarsia nympharifolia* FRASER, in HOOK., Bot. Misc. 1 : 257 (1830), *nom. nud.*
- *Menyanthes meridionalis* WILLD. ex GRISEB., Gen. Sp. Gent. : 347 (1839), *nom. inval. in syn.*
- *Limnanthemum forsteri* SEEM., Fl. Vil. : 168 (1866), *nom. inval.*
- *Limnanthemum orbiculatum* auct. non (LAM.) GRISEB. : GRISEB., *l.c.* : 348 (1839), *p.p.*, *quoad cit. Menyanthes indica* var. β et *descr.*

LECTOTYPE : herb. Linné 203.2, LINN!

Le protologue du *Species* renvoie, pour *Menyanthes indica*, à deux sources : LINNÉ, *Flora Zeylanica*, n° 72 (p. 17) (1747), et RHEEDE, *Hortus malabaricus* II : 55, *tab. 28* (1692), sources que confirment les patries indiquées : Malabar et Ceylan.

Dans *Flora Zeylanica*, LINNÉ citait toutefois des auteurs plus nombreux : RHEEDE (1692), COMMELYN (1696), MORISON (1699), SLOANE (1699), TOURNEFORT (1700), RAY (1704), PLUKENET (1720). Mais seuls RHEEDE et SLOANE avaient en réalité apporté des éléments originaux, tous les autres ne faisant que reprendre, sous des polynômes légèrement différents, les descriptions antérieures, essentiellement celle de RHEEDE. Aussi bien le matériel de SLOANE (BM!) que la bonne planche de RHEEDE se rapportent à l'espèce pantropicale connue aujourd'hui sous le nom de *Nymphoides indica*. Cependant, LINNÉ ne faisant aucune mention des Antilles dans la répartition de son espèce, il faut écarter le matériel de SLOANE comme type possible.

Il demeure donc pour typifier *Menyanthes indica* L. trois éléments :

- la planche 28 du tome 11 de l'Hortus Malabaricus de RHEEDE,
- l'échantillon de HERMANN (n° 72, BM!), dont l'herbier a servi à la rédaction de Flora Zeylanica,
- l'échantillon de l'herbier LINNÉ, qui, annoté par LOEFLING — d'après SAVAGE, Cat. herb. Linn. — était certainement dans les mains de LINNÉ quand il rédigea la première édition du Species.

Le spécimen d'HERMANN est très mauvais, apparemment stérile; il semble bien ne pas correspondre à *Nymphoides indica*, et, en tout état de cause, ne paraît pas devoir être retenu comme type d'une espèce dont LINNÉ décrit la corolle.

La planche de RHEEDE est bonne pour l'époque; l'identité de la plante ne fait aucun doute. Sans aucun doute il est plus facile de reconnaître la corolle de *N. indica* sur cette illustration que sur aucun spécimen ancien. On pourrait donc penser à en faire le type de l'espèce, d'autant que LINNÉ en fait mention expresse dans le Species, et que c'est en outre, historiquement, la première description de la plante.

L'échantillon linnéen est certes bien pauvre; son origine exacte est incertaine; malgré cela, il possède fleurs et fruits, son identité ne pose aucun problème, enfin LINNÉ l'avait en sa possession pour rédiger le Species. En raison de la possibilité qu'offre toujours un spécimen de procéder à des examens qu'interdit une simple illustration, il me paraît préférable de choisir cet échantillon comme lectotype.

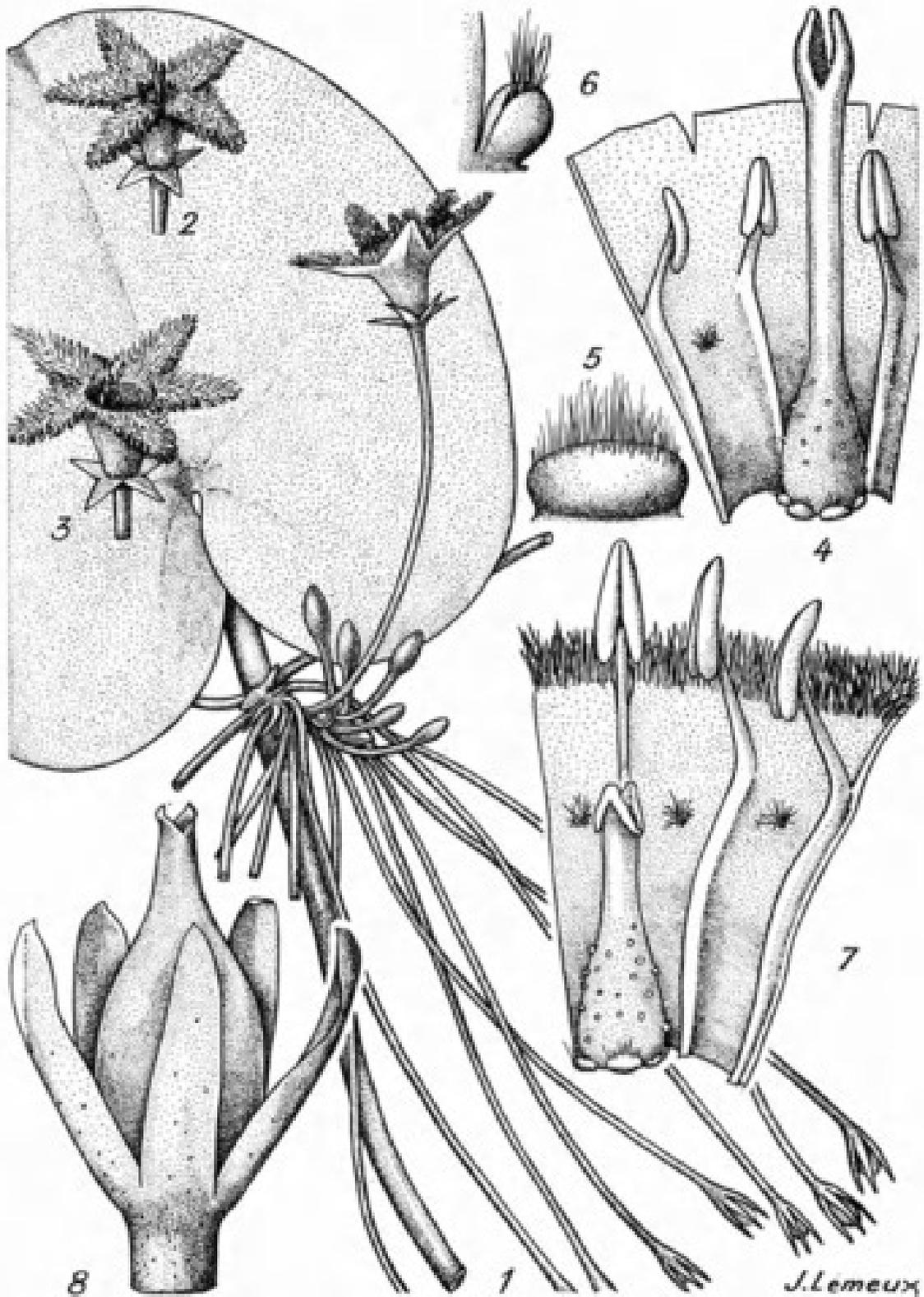
N. indica est la seule espèce étudiée ici dont la répartition géographique déborde le cadre africain : son aire, très vaste, est pantropicale. Mais il faut remarquer que, si les échantillons africains sont bien homogènes et ne montrent que des variations mineures ou d'ordre strictement écologique ou saisonnier, il n'en est pas de même dans toute l'étendue de son aire : *N. indica* apparaît, dans l'immense région australasienne, comme une unité complexe groupant des plantes puissantes à larges feuilles, à pédicelles floraux nombreux et longs, à grandes fleurs hétérostylées, villeuses, blanches à cœur jaune; dans cette unité spécifique, cependant, se différencient des éléments auxquels il semble qu'on puisse attribuer une valeur taxonomique.

L'étude du complexe *N. indica* dépassait le but de ce présent travail puisque c'est hors d'Afrique que se déploie sa variabilité. Mais la comparaison du matériel africain à un échantillonnage couvrant à peu près l'aire générale de l'espèce a permis de mettre en évidence de petites différences constantes; d'autre part, l'observation du type linnéen¹ a montré que le taxon typique n'est pas celui d'Afrique. C'est pourquoi il semble possible de réunir, sous un nom subs spécifique, le matériel homogène reconnu en Afrique; il faut d'ailleurs préciser que les plantes d'Amérique tropicale appartenant à l'espèce se rangent aux côtés des africaines. En espérant donner ainsi une meilleure définition des plantes africaines se rattachant au complexe *N. indica*, il faut souhaiter que des études ultérieures viennent clarifier bientôt la compréhension de cette espèce dans les régions asiatico-pacifiques.

***Nymphoides indica* (L.) O. Ktze. subsp. *occidentalis* A. Rayn., subsp. nov.**

A. subsp. indica ovario semper bicarpellato, seminibus ultra 1,5 mm longis, calyce ad anthesin expanso rotato, floribus 5-meris, nec plerumque pleiomeris, stigmatibus minoribus carnosopapilloso-labiatis nec cristatis membranaceis.

1. Faite par J. RAYNAL à la Linnean Society, et pour laquelle je lui adresse ici tous mes remerciements.



Pl. 18. — *Nymphoides indica* (L.) O. Kuntze subsp. *occidentalis* A. Rayn. : 1, inflorescence $\times 1$; 2 et 3, fleurs longistylée et brevistylée $\times 1$; 4, androcée et pistil d'une fleur longistylée $\times 5$; 5 et 6, glande hypogyne, vue de face et de profil $\times 20$; 7, androcée et pistil d'une fleur brevistylée $\times 5$; 8, fruit $\times 5$ (d'après z. A. Raynal 9476).

Typus: J. & A. Raynal 9476, Cameroun, natans in piscina ad pagum Melen dictum, prope Yaoundé, 7.2.1963, P!

Plante vivace, puissante, généralement de grande taille dont la souche enracinée est épaisse, courte, ramifiée en touffe; très stolonifère, elle peut couvrir rapidement de grandes surfaces d'eau libre. Tiges et pétioles épais de 4-8 mm en général piquetés de rouge violacé; pétiole long de 15-60 mm ou même plus. Feuilles à limbe orbiculaire souvent de grande taille, pouvant atteindre 25-30 cm de diamètre, de texture coriace, vernissé et vert sombre dessus, généralement rouge sombre dessous; toutes les feuilles sont associées à des inflorescences.

Inflorescences très fournies, comportant le plus souvent 20-30 fleurs portées par des pédicelles grêles et longs de 4-10 cm, axillés par de petites bractées translucides. Fleur grande (environ 2,5-3 cm de diamètre), pentamère, blanche à ail jaune, hétérostylée, portée haut au-dessus de l'eau lors de l'anthèse. Sépales vert clair, longs de 5,5-7 mm, étalés en roue à l'anthèse. Corolle à tube jaune veiné de jaune d'or, long de 7-9 mm, terminé par 5 lobes lancéolés, blancs, entièrement villos à la face supérieure. Filets staminaux insérés aux $\frac{2}{3}$ ou aux $\frac{3}{4}$ de la hauteur du tube corollin; anthères des fleurs brévistylées longuement exsertes, violacées contenant un pollen jaune, longues de 2,5-3 mm environ, portées par des filets de 2-3 mm; anthères des fleurs longistylées semblables mais ne dépassant pas 2 mm de long, et portées par des filets de 1-2 mm qui les amènent juste à la gorge de la corolle dont elles ne sortent pas. Glandes interstaminales pédicellées, à villosités longues de 0,4-0,6 mm. 5 glandes hypogynes ciliées. Pistil bicarpellé à ovaire pourpre-violacé excrétant de petites gouttelettes de nectar, ovoïde et haut de 3-4 mm dans les deux formes florales. Dans les fleurs brévistylées le pistil mesure en tout 5-8 mm, ses stigmates forment deux lèvres courtement triangulaires, épaisses papilleuses; dans les fleurs longistylées, le pistil mesure 10-14 mm, et les stigmates, dressés, lancéolés, charnus, papilleux à la face interne, sont longs de 2 mm. La capsule ovoïde, plus courte que les sépales, contient un grand nombre de graines (souvent plus de 50) insérés sur des placentas épais. La graine, lenticulaire, bistre plus ou moins foncé, susceptible d'être verruqueuse, est longue de 1,5-2,2 mm; son épiderme est formé de cellules à parois sinueuses (Pl. 18. p. 419).

Cette grande plante stolonifère est une excellente compétitive des eaux permanentes ou à peu près; tolérant une grande variation du niveau hydrique et même un bref assèchement, elle se multiplie végétativement par marcottage ou bouturage de ses stolons à la baisse des eaux, ou par simple prolifération si le niveau reste élevé. Ce pouvoir de foisonnement végétatif lui permet d'envahir promptement des mares, même si la diaspore introduite n'est qu'un fragment du stolon; elle peut même, hors de la zone biogéographique optimale, remplacer végétativement une reproduction sexuée déficiente.

Sa biologie florale exige une fécondation croisée, par l'intermédiaire d'insectes, entre les 2 types de fleurs brévistylées et longistylées : lorsqu'une

population, pouvant être fort vaste, est issue d'un seul individu, et constitue donc un clone, ses fruits ne se développent jamais. Il semble d'ailleurs que, même lorsque les fruits se développent normalement et que la population comporte les deux formes florales en mélange, les graines soient le plus souvent vides, et que chez *N. indica*, la multiplication végétative ait tendance à être prédominante sur la multiplication sexuée.

Espèce pantropicale dont la sous-espèce *occidentalis* est très largement répartie en Afrique, typique des étangs permanents des savanes soudano-guinéennes, mais pouvant, à la faveur des grands fleuves, s'avancer dans des régions plus sèches; une grande adaptabilité écologique lui permet de se comporter presque en mauvaise herbe, colonisant les eaux libres à la faveur d'introductions accidentelles, et d'accroître ainsi considérablement son aire géographique.

3 bis. *Nymphoides brevipedicellata* × *indica* subsp. *occidentalis*

Plante ayant le port de ses parents présumés; *pétiole* long de 1,5 cm environ.

Inflorescences très fournies, *pédicelles* floraux atteignant 9,5 cm, grêles. *Calice* appliqué au tube corollin à l'anthèse. *Corolle* blanche à œil jaune, d'un diamètre de 20 mm; tube jaune long de 5 mm, lobes villoses. *Étamines* à filets courts (2 mm), épais, décurrents le long du tube corollin; *anthères* longues de 1,6 mm, situées à la gorge de la corolle; *glandes interstaminales pédicellées*. *Glandes hypogynes* ciliées. *Pistil* bi- ou tricarpellé, haut de 4,5 mm; ovaire ovoïde violacé excrétant des gouttelettes de nectar, atténué en un style court (1-1,5 mm); *stigmates* en lèvres papilleuses, situés au-dessous des anthères. *Capsule* courtement ovoïde, parfois subsphérique, longue de 3-5 mm, toujours plus courte que le calice. *Graine* atteignant 2 mm de diamètre, jaune clair, pouvant être verruqueuse, portée par un funicule assez long.

Étant donné la rareté des échantillons, il est impossible d'affirmer qu'une seule forme de fleurs existe dans cet hybride; cependant, bien que le style soit très court comme chez une fleur brévistylée, la brièveté des filets staminaux laisse supposer une homéostylie.

L'origine hybride de cette plante n'est pas démontrée expérimentalement, mais les remarques suivantes permettent de la considérer comme très probable :

1° En ce qui concerne ma propre récolte camerounaise, elle représente un individu unique, seul dans une abondante population mêlée de *N. indica* et *N. brevipedicellata*.

2° Dans ce cas, les parents ne sont pas spontanés : les populations sont issues d'adventices installées dans un étang artificiel, et *N. brevipedicellata* en particulier y est largement hors de son aire de distribution naturelle : l'espèce a dû être introduite accidentellement lors de l'introduction de poissons (*Tilapia*) provenant du lac Tchad. Les stations où deux espèces réellement spontanées croissent en mélange semblent rares.

3° Sur 49 caractères morphologiques étudiés, tous les caractères communs (40) à *N. indica* et *N. brevipedicellata* ont la même valeur chez leur hybride supposé; 3 autres sont partagés par l'hybride et *N. indica*, et 5 le sont par l'hybride et *N. brevipedicellata*; le dernier caractère, enfin (forme de la capsule), a une valeur variable chez l'hybride. En ce qui concerne les caractères permettant de distinguer *N. brevipedicellata* et *N. indica*, l'hybride se rattache donc tantôt à l'un de ses parents, tantôt à l'autre, et il s'agit selon toute vraisemblance d'un produit de première génération.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ :

J. & A. Raynal 10515, Melen près Yaoundé (Cameroun), 25.3.1963, P!

AUTRE SPÉCIMEN DE MÊME ORIGINE SUPPOSÉE :

Richards 6378, Zambie, Abercorn Distr., Lagoon, confluence of the Lufubu and Mulungu riv., 6-10-56, alt. 1 500 m, K!

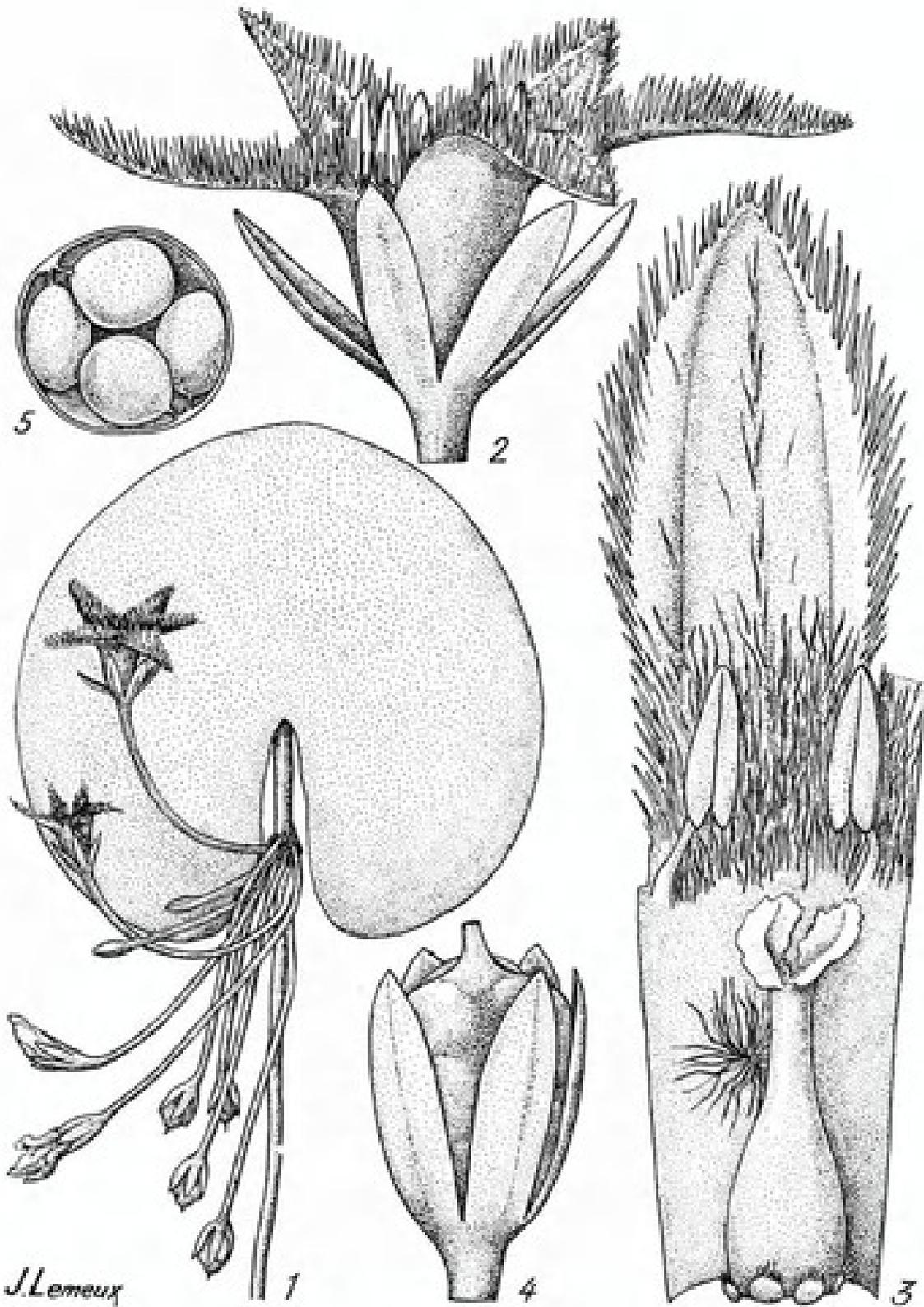
4. *Nymphoides thunbergiana* (Griseb.) O. Kuntze

Rev. Gen. Pl. 2 : 429 (1891); A. RAYN., Mitt. Bot. Staatssamml. München 10 : 129 (1971).

- *Limnanthemum thunbergianum* GRISEB., Gen. Sp. Gent. : 345 (1839).
- *Limnanthemum ecklonianum* GRISEB., Lc. : 346 (1839). — Type : *Ecklon*, Afr. du Sud.
- *Nymphoides eckloniana* (GRISEB.) O. KUNTZE, Rev. Gen. Pl. 2 : 429 (1891).
- *Menyanthes indica* auct. non L. : THUNB., Prodr. Pl. Cap. : 34 (1794).
- *Limnanthemum indicum* auct. non (L.) THW. : BAKER, Fl. Maurit. Seych. : 236 (1877).
- *Nymphoides indica* auct. non (L.) O. KUNTZE : MARAIS & VERDOORN, in DYER & AL., Fl. S. Afr. 26 : 243 (1963), p.p.

Vivace puissante à grosse souche produisant très peu de stolons sauf, semble-t-il, en cas d'assèchement relatif; les nœuds peuvent alors s'enraciner et émettre quelques stolons. Feuilles à limbe orbiculaire, très coriace, large de 5 à 20 cm en général; à l'état sec, feuilles, tiges et pétioles tendent à prendre une couleur jaune foncé et un aspect de vieux cuir; le pétiole, épais de 2-5 mm, peut atteindre 6 cm de long.

Inflorescence très riche, pouvant se développer en un organe caulinaire épais de 8 mm environ, long de plus de 2 cm, dénudé, à sa base, par la chute des pédicelles fructifères, et portant parfois des racines adventives. Pédicelles floraux généralement longs de 4-8 cm, parfois moins. Fleurs hétéro-stylées pentamères, larges de 2-3 cm. Calice à sépales largement lancéolés, se recouvrant quinconcialement sur leurs bords, longs de 4-6,5 mm, étalés en roue à l'anthèse. Corolle grande, jaune clair, à tube long de 5-6 mm et lobes fimbriés-veloux longs de 12 mm ou plus. Étamines à filets insérés près des sinus de la corolle; anthères peu différentes dans les deux formes florales, longues d'environ 2 mm, ou un peu plus dans les fleurs brévistylées. Grands staminodes glanduleux pédicellés, portant des villosités longues de 0,8-1 mm. Glandes hypogynes ciliées. Ovaire haut de 2-3 mm, toujours bicarpellé, surmonté par un style de 2 mm env. dans les fleurs brévistylées,



Pl. 19. — *Nymphoides thunbergiana* (Griseb.) O. Kuntze : 1, inflorescence $\times 1$; 2, fleur brévislyllée $\times 5$; 3, androcée et pistil contenus dans un fragment de corolle $\times 10$; 4, fruit $\times 5$; 5, coupe transversale de capsule $\times 5$ (1 à 3 d'après Zeyher 161; 4 et 5 d'après Junod 433).

d'au moins 5 mm dans les fleurs longistylées. Stigmates en grandes lèvres papilleuses, plus petits dans les fleurs brévistylées. *Capsule* ovoïde égale aux sépales en longueur, ou un peu plus courte, contenant des *graines en général peu nombreuses*; souvent les fruits ne se développent pas, la fructification paraît très irrégulière. *Graine* lenticulaire, longue de 1,3-1,8 mm; épiderme séminal à parois sinueuses (Pl. 19, p. 423).

TYPE : *Ecklon*, Afrique du Sud, K!

Espèce d'Afrique austro-orientale, s'étendant à Madagascar et, vers le nord, jusqu'à la Zambie.

5. *Nymphoides forbesiana* (Griseb.) O. Kuntze

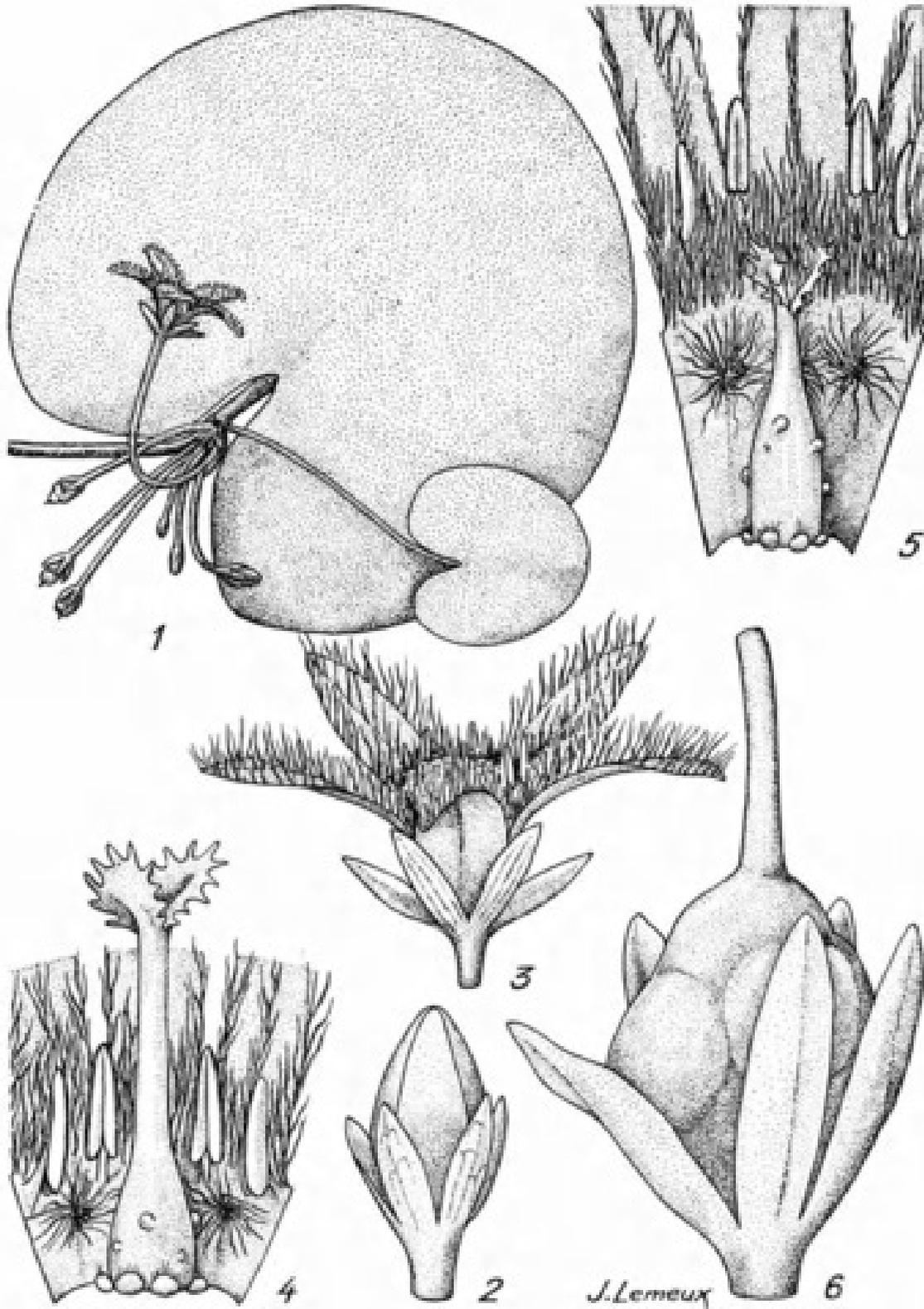
Rev. Gen. Pl. 2 : 429 (1891); A. RAYN., Mitt. Bot. Staatssamml. München 10 : 128 (1971).

- *Limnanthemum forbesianum* GRISEB., Gen. Sp. Gent. : 345 (1839), *excl. specim. zeylan. Macrae*.
- *Villarsia simsii* G. DON, Syst. 4 : 169 (1837). — Type : *Sims*, Bot. Mag. : tab. 658 (1803), plante cultivée à Londres d'origine non précisée¹.
- *Limnanthemum niloticum* KOTSCHY & PEYR., Pl. Tinn. : 28, tab. 9A (1867); J. LEBRUN, Expl. P. N. Albert 1 : 487 (1947). — Type : *de Heuglin 35*, Sudan, W.
- *Nymphoides nilotica* (KOTSCH. & PEYR.) J. LÉONARD, Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 84 : 53 (1951); ANDREWS, Fl. Pl. Sudan 3 : 65 (1956).
- *Limnanthemum kirkii* N. E. BR., in THUS.-DYER, Fl. Trop. Afr. 4 (1) : 585 (1904). — Syntypes : *Kirk 2*, *Hildebrandt 1995*, Tanzanie, K!
- *Limnanthemum whytei* N. E. BR., Lc. : 585 (1904). — Type : *Whyte 40*, Tanzanie.
- *Limnanthemum indicum* auct. non (L.) THW. : DUR. & DE WILD., Reliq. Deweyr. : 162 (1901).
- *Limnanthemum senegalense* auct. non (G. DON) N. E. BR. : HUTCH. & DALZ., Fl. W. Trop. Afr. ed. 1, 2 (1) : 184 (1931), p.p.
- *Nymphoides indica* auct. non (L.) O. KUNTZE. : P. TAYL., in HUTCH. & DALZ., Fl. W. Trop. Afr. ed. 2, 2 : 302 (1963), p.p.

Plante *vivace*, parfois annuelle, toujours assez grêle, souvent rouge-violacée dans toutes ses parties végétatives, produisant de longs stolons tenus (épais de 1-3 mm); souche enracinée peu épaisse. Pétiole long de 5-10 mm, atteignant exceptionnellement 3 cm. *Limbe foliaire* ne dépassant guère 12 cm de diamètre, orbiculaire, à sinus souvent large, de texture fine.

Inflorescences riches de 10-20 fleurs en général, pédicelles floraux grêles, longs le plus souvent de 4-7 cm. *Fleurs* petites *jaune d'or*, larges de 1,2-1,5 cm, pentamères, *hétérostylées*. Calice à sépales lancéolés-linéaires, longs de 3-4 mm, étalés en roue à l'anthèse. *Corolle* à tube évasé long d'environ 3-3,5 mm et *lobes villoses fimbriés* sur leurs marges, longs de 6-7 mm. *Étamines* à filets grêles insérés près des sinus corollins, longs de 1,5-1,7 mm dans les fleurs brévistylées, de 0,5 mm dans les longistylées; anthères à peu

1. Cette synonymie est suggérée par l'examen de l'illustration publiée par SIMS, Lc. Mais l'auteur est muet sur la provenance de cette plante cultivée; plus tard DON l'indique, d'après WALLICH, comme provenant du Népal, ce qui ne pourrait correspondre à *N. forbesiana*. Si cette synonymie hypothétique était un jour prouvée, il faut noter que l'épithète *simsii* est prioritaire.



Pl. 20. — *Nymphoides forbesiana* (Griseb.) O. Kuntze : 1, inflorescence $\times 1$; 2, bouton floral $\times 5$; 3, fleur brévistylée $\times 5$; 4, androcée et pistil d'une fleur longistylée $\times 10$; 5, androcée et pistil d'une fleur brévistylée $\times 10$; 6, fruit $\times 10$ (1, 2, 4 et 6 d'après César et Menault 165; 3 et 5 d'après Jacques-Félix 4577).

près semblables dans les deux formes florales, longues de 1,1-1,5 mm. *Staminodes glanduleux grands, pédicellés*, à villosités longues de 0,6 mm. 5 glandes hypogynes ciliées. *Pistil* haut en tout de 4 mm environ dans les fleurs brévistylées, de 5,5-6,0 mm dans les longistylées; petit ovaire ovoïde haut d'environ 2 mm; *stigmates grands, étalés, finement membraneux*, laciniés sur leurs bords, longs de 1-1,5 mm, les plus grands étant ceux des fleurs longistylées. Dans bien des échantillons, les fruits avortent en grand nombre, et les infrutescences ont un port bien particulier dû à ces calices vides, étroitement cylindriques, prolongeant les fins pédicelles. *Capsule* ovoïde à parois fines, bosselée par les graines qu'elle contient et qui en définissent la forme, normalement au moins aussi longue que le calice mais parfois plus courte quand elle ne contient que peu de graines. *Graines* en nombre très variable, de l'ordre d'une dizaine en général, souvent moins. Placentas très peu développés, funicules relativement longs. Graine orbiculaire, longue de 1,6-2,2 mm, variant du blanc au bistre; son ornementation varie, selon les individus, de lisse à fortement échinulée, les échinules pouvant même se terminer en branches étoilées (comme les bras d'une ancre) lorsqu'elles sont très développées. Épiderme séminal à cellules variant de polyédriques au centre des faces de la graine, à sinueuses vers la carène; dans certains cas, les cellules polyédriques peuvent occuper presque toute la surface de la graine (Pl. 20, p. 425).

LECTOTYPE (A. RAYNAL, 1971) : *Forbes s.n.*, Mozambique, K!

Bien que stolonifère, cette espèce ne forme que rarement une couverture fermée à la surface liquide; elle a tendance à courir sur l'eau parmi d'autres plantes. Elle semble préférer les eaux modérément profondes, mais fait preuve d'une certaine tolérance à cet égard.

Croissant dans les mares des régions humides d'Afrique, cette espèce a une aire curieusement limitée, vers l'Ouest, à la Côte d'Ivoire.

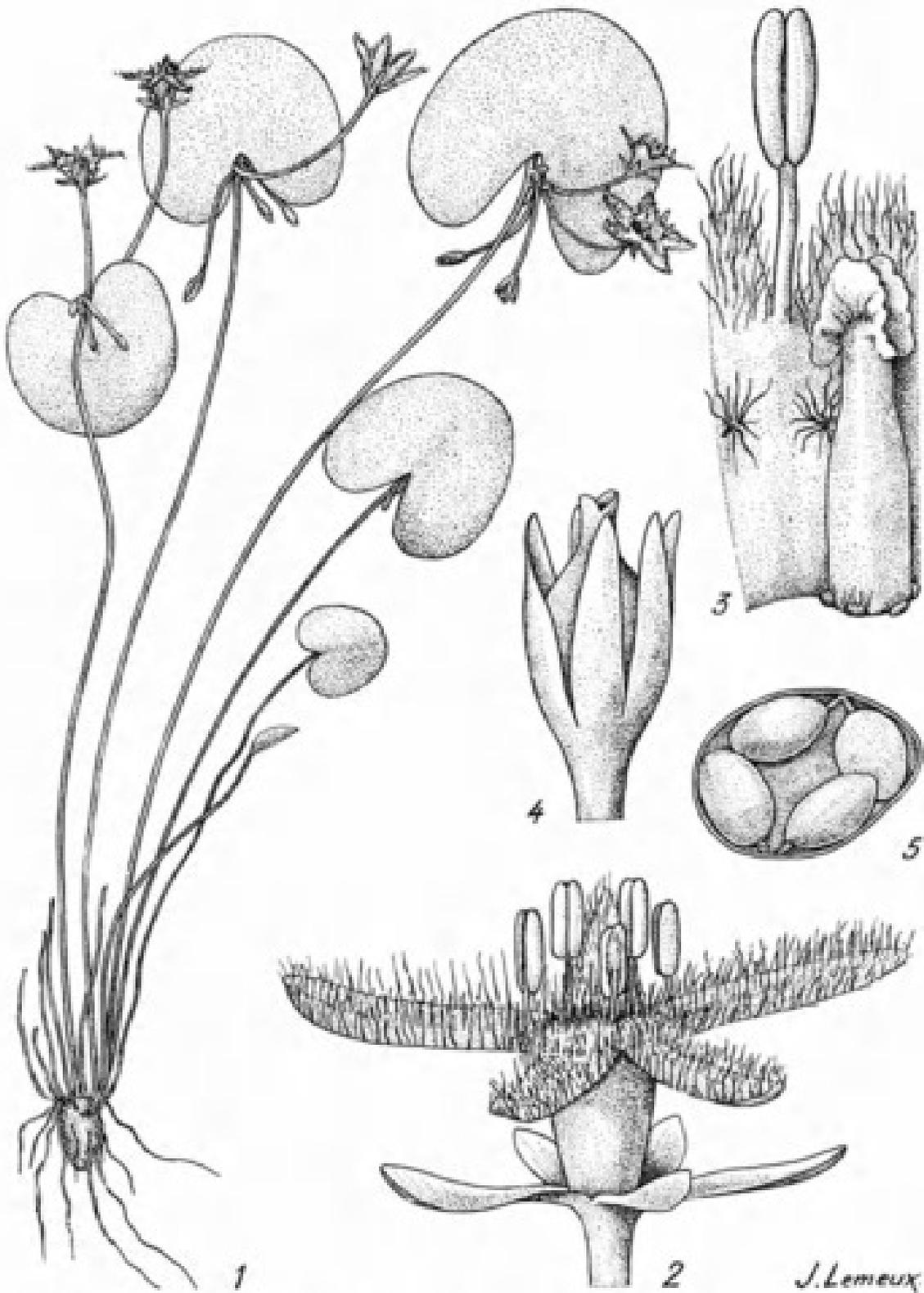
6. *Nymphoides moratiana*¹ A. Raynal, *sp. nov.*

Herba aquatica gracilis interdum stolonifera, foliis parvis orbiculatis. Flores ca. 15-18 mm in diametro, corolla lutea lobis villosis, glandibus hypogyniis 5 ciliatis, ovario parvo cylindrico carpellis 2. Flos brevistylus staminibus 5 longe exsertis filamentis 2 mm longo, anthera 1,9 mm longa, pistillo in totum 4,5 mm longo, stylo summum 1 mm longo, stigmatibus parvis. Flos longistylus staminibus 5 filamentis brevissimo, anthera 1,1 mm longa, pistillo in totum 9 mm longo, stylo 4 mm longo stigmatibus magnis exsertis 3 mm longis. Fructus ovoideus calyce brevior, seminibus paucis parvis cellulis epidermalibus parietibus sinuosis.

N. milnei A. Rayn. affinis, floribus majoribus, staminodiis pedicellatis, stigmatibus in flore longistylis majoribus, fructu in calyce incluso, parietibus cellularum epidermalium seminum sinuosis praecipue distinguenda.

Typus : *J. Bosser* 19727, Madagascar, natans in stagno inter pagos Ankazoabo et Berenty dictos, 18.2.1970, P!

1. Espèce dédiée à P. MORAT dont les récoltes, préservées en alcool, ont permis d'avoir une meilleure connaissance de cette espèce.



Pl. 21. — *Nymphoides moratiana* A. Rayn. : 1, plante entière $\times 1$; 2, fleur brévistylée $\times 5$; 3, étamine et pistil d'une fleur longistylée $\times 10$; 4, fruit $\times 5$; 5, coupe transversale de capsule $\times 10$ (d'après Morat 380J).

Petite annuelle ténue à souche grêle semblant habiter les eaux peu profondes, à tiges assez courtes (20 à 30 cm env.), très fines (env. 1 mm à l'état frais, beaucoup moins à l'état sec); la plante produit tardivement des stolons flottants dans les conditions habituelles, et certains échantillons en manquent. Des feuilles flottantes non florifères peuvent se trouver au moment de la floraison. *Feuilles* à pétiole court (1-3 mm) et à *limbe mince*, papyracé, à contour isodiamétrique, large de 2-6 cm.

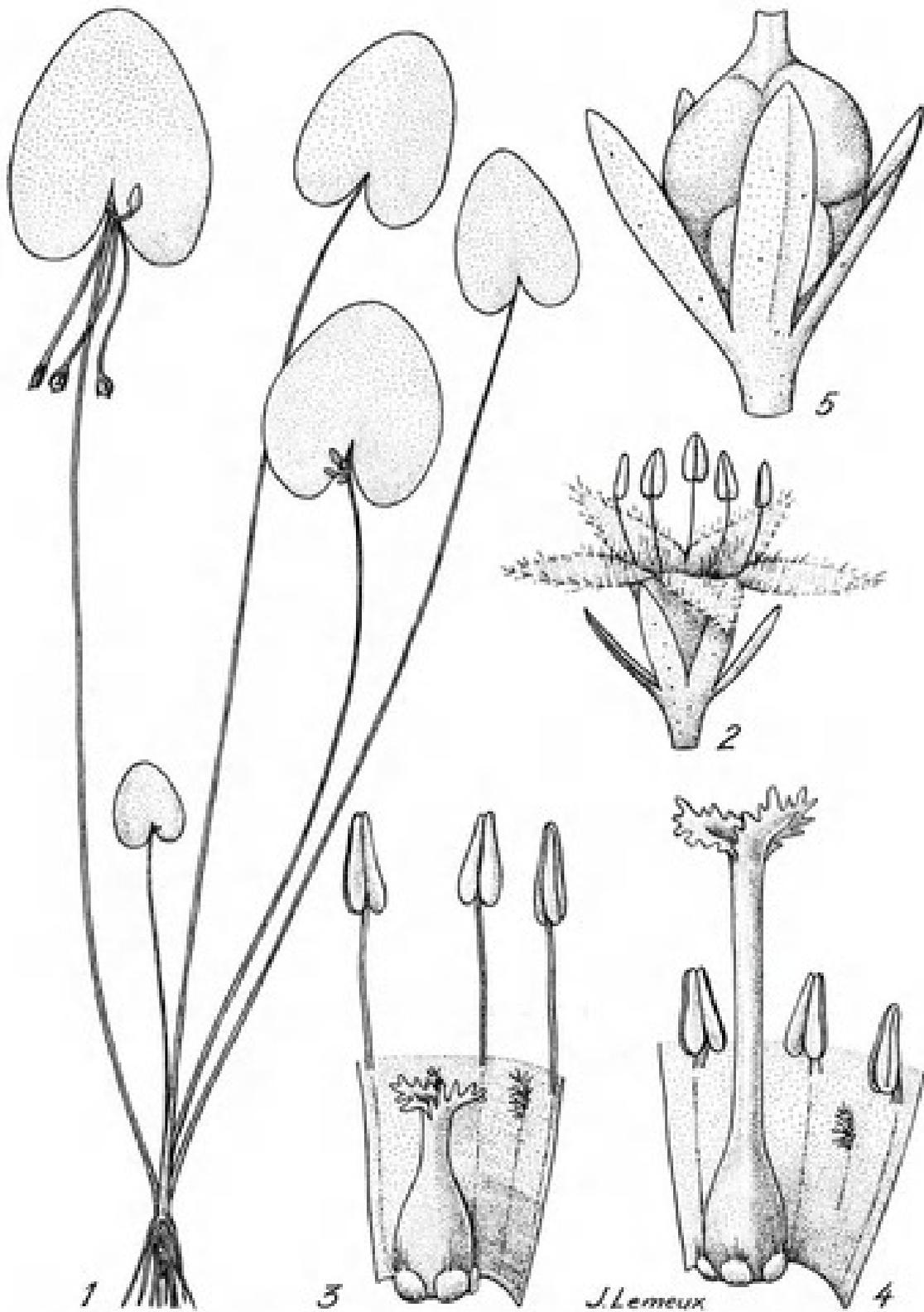
Inflorescence comprenant 5-10 fleurs en moyenne, pédicelles grêles longs de 18-26 mm axillés par de petites bractées scarieuses lancéolées, longues de 2-3 mm. *Fleurs* de 15-18 mm de diamètre environ, *hétérostylées*, pentamères. *Calice* long de 5,5 mm, étalé en roue au moment de l'anthèse. *Corolle* jaune à lobes villoses longs de 6-7 mm env. et tube long de 3,5 mm. *Étamines* à filets grêles insérés près des sinus des lobes corollins; dans les fleurs brévistylées, les filets staminaux atteignent 2 mm, tandis qu'ils sont subnuls dans les fleurs longistylées; anthères à loges obtuses, longues de 1,9 mm dans les fleurs brévistylées, de 1,1 mm dans les longistylées. *Staminodes glanduleux pédicellés*, insérés à 2-2,5 mm de la base du tube corollin, portant des villosités longues d'environ 0,6 mm. *Glandes hypogynes* 5, petites, ciliées. *Ovaire* petit, étroitement cylindrique, haut de 2 mm, large de 1 mm environ, toujours bicarpellé, surmonté d'un style haut de 1 mm (fleurs brévistylées) ou de 4 mm (fleurs longistylées); les *stigmates* diffèrent profondément d'une forme florale à l'autre : ils forment deux fines crêtes ondulées-crispées, dressées, s'épanouissent au niveau de la base des filets staminaux dans les fleurs brévistylées, tandis que dans les fleurs longistylées ils s'épanouissent en 2 grands lobes de 3×2 mm, *finement membraneux*, *largement exserts*. *Capsule* ovoïde plus courte que le calice, d'env. 4×3 mm, surmontée du style induré en un bec. *Paroi capsulaire* mince; placentas non intrusifs sur lesquels s'insèrent les graines par des funicules courts. *Graines* au nombre de 10-20 par fruit, lenticulaires, $1,2-1,3 \times 1,1-1,2 \times 0,7$ mm, à test pouvant s'orner de fortes verrues. *Épiderme séminal* à cellules en jeu de patience (Pl. 21, p. 427).

Plante encore peu connue, habitant les mares peu profondes des plaines malgaches.

7. *Nymphoides milnei* A. Raynal

Mitt. Bot. Staatssamml. München 10 : 132 (1971).

Petite herbe, probablement annuelle, dont la souche grêle, enracinée, produit une rosette de feuilles flottantes; des feuilles stériles, sans bourgeon ni inflorescence sur le « pétiole », précèdent l'apparition des feuilles florifères. La plante ne semble pas susceptible de produire des stolons flottants. *Feuilles* stériles à limbe comparable à celui des feuilles florifères, bien qu'un peu plus petit. Le pétiole vrai des feuilles florifères, long seulement de 2-3 mm, porte un *limbe* vert jaunâtre, *mince*, fragile, long de 20-32 mm, large de 15-27 mm à *contour général ovale* (parfois presque orbiculaire). Sinus pétioleux étroit.



P 22. — *Nymphoides milnei* A. Rayn. : 1, plante entière $\times 1$; 2, fleur brévistylée (les lobes de la corolle n'ont pu être qu'imparfaitement observés) $\times 5$; 3 et 4, androcée et pistil dans des fleurs brévistylée et longistylée $\times 10$; 5, fruit $\times 10$ (d'après Milne-Redhead 4317)

Inflorescences très pauciflores, semblant n'avoir pas plus de 4 fleurs; pédicelles longs d'environ 20 mm. *Fleurs petites, jaune d'or, hétérostylées*. *Sépales* longs de 3 mm, vert clair, ponctués de rouge. *Corolle* uniformément jaune, longue d'environ 7-8 mm; tubuleuse sur env. 3 mm à 5 lobes vilieux. *Étamines* insérées près du sommet du tube; les anthères des fleurs longistylées et brévistylées sont respectivement longues de 0,9 mm et 1,3 mm; toutes sont obtuses au sommet et élargies vers le bas. Les filets, très courts (0,2 mm) dans les fleurs longistylées, atteignent 2 mm dans les fleurs brévistylées. *Glandes interstaminales* 5, *sessiles*, formées chacune d'un massif de poils courts et épais, inséré sur le faisceau médian pétaulaire, et long de 0,7 mm; *glandes hypogynes* 5, bien développées, arrondies, charnues, hautes de 0,4 mm environ, portant à leur sommet un rang de cils à peu près aussi hauts qu'elles. *Pistil bicarpellé*, haut de 6 mm dans les fleurs longistylées et de 2,3 mm dans les brévistylées; ovaire ovoïde haut, dans les 2 cas, de 1,5 mm. Les deux *lèvres stigmatiques, finement membraneuses*, laciniées sur les bords, *largement étalées*, sont peu un plus grandes lorsque le style est long. *Capsule* obovoïde, aussi longue que le calice, d'environ 3 × 2,7 mm, *contenant peu de graines* (tout au plus 3 ou 4, semble-t-il). Les parois de la capsule, très minces, papyracées, ne sont pas épaissies au niveau des placentas; ceux-ci, peu développés, n'occupent que la moitié inférieure des sutures carpellaires; les graines sont portées par des funicules très courts. *Graine* lenticulaire, à faces bombées et carène obtuse, de 1,6 mm de diamètre et 0,9 mm d'épaisseur; test lisse, lustré, beige, marbré d'ocre à maturité. Épiderme à cellules polyédriques; membrane externe de chaque cellule très légèrement déprimée (Pl. 22, p. 429).

TYPE : *Milne-Redhead 4317, Zambie, K!*

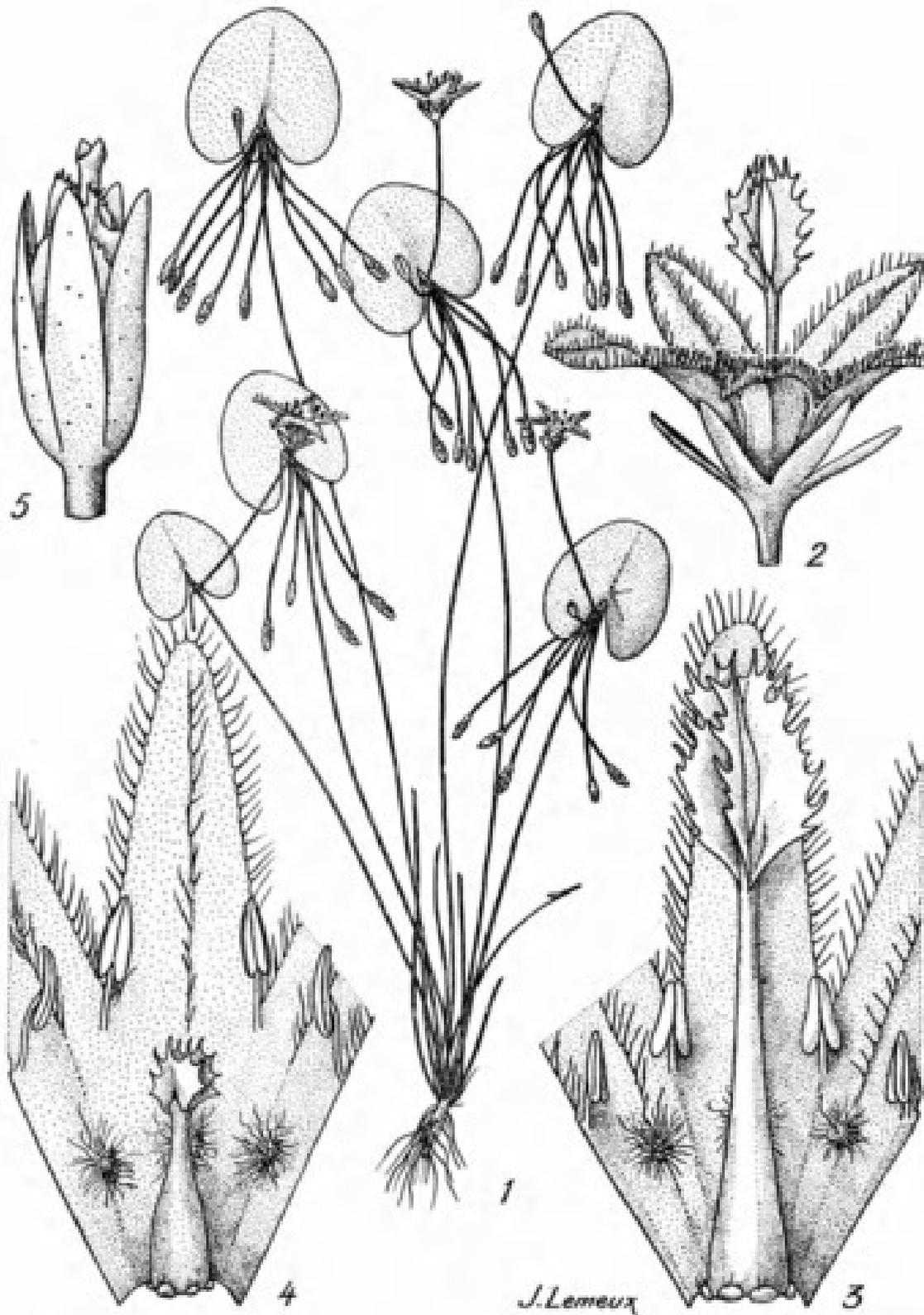
Cuvettes peu profondes, sur rochers, temporairement inondées; espèce connue seulement du type.

8. *Nymphoides elegans* A. Raynal

Mitt. Bot. Staatssamml. München 10 : 126 (1971).

Petite annuelle ténue à souche très grêle conservant parfois, à l'époque de la floraison, de petites feuilles submergées à limbe ovale et des feuilles flottantes non florifères. *Tiges* n'excédant guère 35 cm de long, et indiquant la faible profondeur d'eau où croissent ces plantes; pas de stolons flottants. *Tiges* très grêles (épaisses d'1 mm env.), prolongées par un court pétiole (long de 1-2 mm). *Limbe foliaire* suborbiculaire de texture très fine.

Inflorescences pauciflores, les plus riches ayant 10-12 fleurs; pédicelles longs de 15-25 (-35) mm, presque capillaires. *Fleurs très petites*, d'un diamètre de 10-12 mm, pentamères, *blanches, hétérostylées*. *Calice* long de 3,5-4 mm, étalé en roue à l'anthèse, à *sépales étroitement lancéolés*. *Corolle* blanche à tube évasé long de 3 mm environ et lobes *fimbriés-vilieux* sur leurs marges et leur nervure médiane. *Étamines* insérées dans les sinus des lobes, à filets très fins longs de 1 mm dans les fleurs brévistylées, de



Pl. 23. — *Nymphoides elegans* A. Rayn. : 1, plante entière, à fleurs brévistylées $\times 1$; 2, fleur longistylée $\times 5$; 3 et 4, androcée et pistil de fleurs longistylée et brévistylée $\times 10$; 5, fruit $\times 10$ (d'après *Perrier de la Bâthie 1797*).

moins de 0,5 mm dans les longistylées; anthères respectivement longues de 1-1,2 mm et de 0,6-0,7 mm. *Staminodes glanduleux grands, pédicellés*, à villosités longues de 0,8 mm environ. Glandes hypogynes petites, ciliées. *Pistil bicarpellé*, haut en tout de 3 mm environ dans les fleurs brévistylées, de 8-9 mm dans les fleurs longistylées. Petit ovaire haut de 1-1,5 mm; *stigmates finement membraneux*, laciniés sur leurs bords, hauts de 0,8 mm dans les fleurs brévistylées, de 3 mm dans les longistylées. *Capsule allongée*, incluse dans le calice, contenant 5-12 graines environ; placentas non épaissis, indiscernables sauf par l'insertion des funicules, ceux-ci relativement longs (0,3 mm). *Graine lenticulaire* petite, de 0,8-1 mm de diamètre, bistre ± ponctuée de brun, susceptible d'être verruqueuse. Épiderme séminal à cellules polyédriques (Pl. 23, p. 431).

TYPE : *Perrier de la Bâthie 17977*, Madagascar, P!

Plante des mares peu profondes des plaines du nord-ouest de Madagascar.

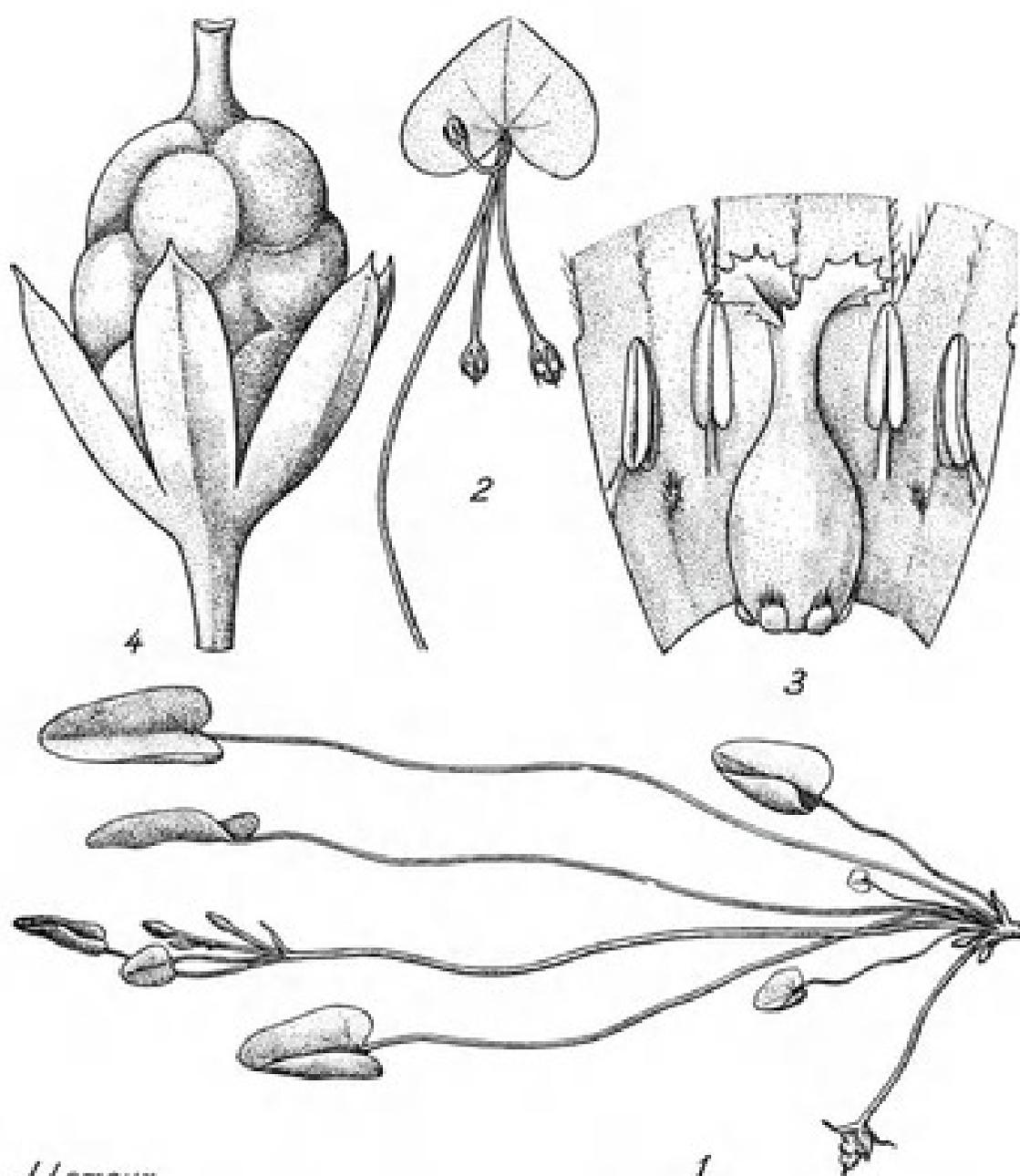
9. *Nymphoides humilis* A. Raynal

Mitt. Bot. Staatssamml. München 10 : 130 (1971).

— *Nymphoides indica* auct. non (L.) O. Ktze. : P. TAYL., in HUTCH. & DALZ., Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 2, : 302 (1963) p.p., *quoad specim. de Wailly 5353*; R. LETOUZEY, Et. phytog. Cameroun : 303 (1968), *nec alibi* (p. 323).

Petite herbe grêle produisant, en eau calme, des feuilles profondément cordées, isodiamétriques, larges de 20 mm env., obtuses en coin au sommet, flottantes en surface de l'eau, à pétiole vrai de 5 mm environ. Dans des conditions écologiques très exceptionnelles (rapides de Fafa près de Gao), les feuilles, submergées et battues par le flot, sont toutes ovales, sans oreillettes, finement membraneuses, ondulées, dans ce cas, tous les organes semblent anormalement allongés, qu'il s'agisse des limbes aussi bien que des pédicelles floraux.

Inflorescences pauciflores (jusqu'à 3 fleurs, semble-t-il); pédicelles floraux filiformes longs de 20 mm. *Fleurs petites, homéostylées*, dont la couleur est encore ignorée. Sépales longs de 3-3,5 mm, aigus. Corolle à tube long de 3-4 mm, et lobes villeux. Le tube porte, intérieurement, 5 étamines incluses et 5 petites glandes interstaminales pédicellées longues de 0,5 mm. Les anthères, longues de 1,4-1,5 mm, sont portées par des filets environ 2 fois plus courts. Glandes hypogynes 5, ciliées, de 0,4-0,5 mm de diamètre. *Pistil bicarpellé*, haut de 4,2-4,5 mm; ses stigmates s'épanouissent au niveau du sommet des anthères. Ovaire ovoïde, haut de 2,5 mm environ; *stigmate à 2 lobes* longs de 1 mm, largement étalés, finement membraneux, laciniés sur les bords. *Capsule ovoïde* haute de 4,5-5 mm, large de 3-3,5 mm, dépassant nettement le calice; elle contient des graines peu nombreuses, portées par des funicules subnuls. La paroi de la capsule, mince-papyracée, n'est pas épaissie au niveau des placentas. *Graine lenticulaire*, de 1,7 mm de diamètre et 1,1 mm d'épaisseur, à faces bombées et carène arrondie; sur-



J. Lemeux

Pl. 24. — *Nymphoides humilis* A. Rayn. : 1, fragment de stolon de la plante battue par le fort courant des rapides de Fafa $\times 1$; 2, inflorescence d'une plante à port normal $\times 1$; 3, androcée et pistil $\times 10$; 4, fruit $\times 10$ (1 et 3 d'après de Wailly 5353, 2 et 4, d'après Letouzey 5996).

face luisante ornée parfois de petites verrues. Épiderme à cellules en jeu de patience (Fig. 24, p. 433).

TYPE : Letouzey 5996, Cameroun, P!

Habitant les mares sur rochers des plateaux soudaniens d'Afrique centrale, cette espèce a été rencontrée, sous une forme particulière, dans les rapides du Niger.

10. *Nymphoides rautaneni* (N.E.Br.) A. Raynal

Mitt. Bot. Staatssamml. München 10 : 124 (1971).

- *Limnanthemum rautaneni* N. E. BR., in THIS-DYER, Fl. Trop. Afr. 4 (1) : 585 (1904).
— *Nymphoides indica* auct. non (L.) O. KTZE. : MARAIS & VERDOORN, in DYER & AL., Fl. S. Afr. 26 : 243 (1963), p.p.; FRIEDRICH-HOLZHAMMER, in MERXMÜLLER, Prodr. Fl. Südwestafr. III : 1 (1967), p.p.

Plante annuelle, parfois pérenne, susceptible, lorsqu'elle se comporte en « hydrothérophyte », d'avoir de petites feuilles submergées arrondies-spatulées à l'époque de la floraison, mais ce n'est pas la règle. Stolons nombreux et assez courts; tiges et stolons épais de 1-3 mm. Feuilles flottantes à pétiole court et limbe orbiculaire, large de 3-5 (-11) cm, de texture fine.

Inflorescences de 10-15 fleurs à pédicelles grêles longs de 2-3 cm. Petites fleurs jaunes, pentamères, homéostylées, d'un diamètre de 8-10 mm. Calice long de 3 mm environ, à lobes ovales-lancéolés. Corolle à tube long de 1,5-2 mm, et lobes fimbriés-veloux sur leurs bords et la nervure médiane. Étamines à filets très courts insérés près de la gorge de la corolle; anthères longues de 0,8-0,9 mm, très légèrement apiculées; staminodes glanduleux insérés au même niveau que les étamines, petits (0,3 mm de diamètre), courtement pédicellés, portant des poils glanduleux courts et épais. Glandes hypogynes ciliées. Pistil haut de 2,5 mm, à ovaire subsphérique large de 1,5 mm; style court terminé par deux stigmates en courtes lèvres finement papilleuses. Capsule globuleuse ou plutôt subcubique, à parois fines, mucronée par le style persistant, dépassant le calice, contenant 10-15 graines. Portées par des funicules très courts, les graines sont insérées en 2 rangs sur chaque placenta. Graine lenticulaire, longue de 1,3-1,6 mm, souvent verruqueuse; épiderme séminal à cellules polyédriques au centre des faces, devenant graduellement sinueuses sur la carène (Pl. 25, p. 435).

LECTOTYPE (A. RAYNAL, 1971) : *Rautanen* 6, Namibie, K!

Bien qu'annuelle la plupart du temps, cette espèce est susceptible d'acquérir un grand développement par production de stolons : on peut supposer qu'elle couvre ainsi rapidement les mares nouvellement remplies.

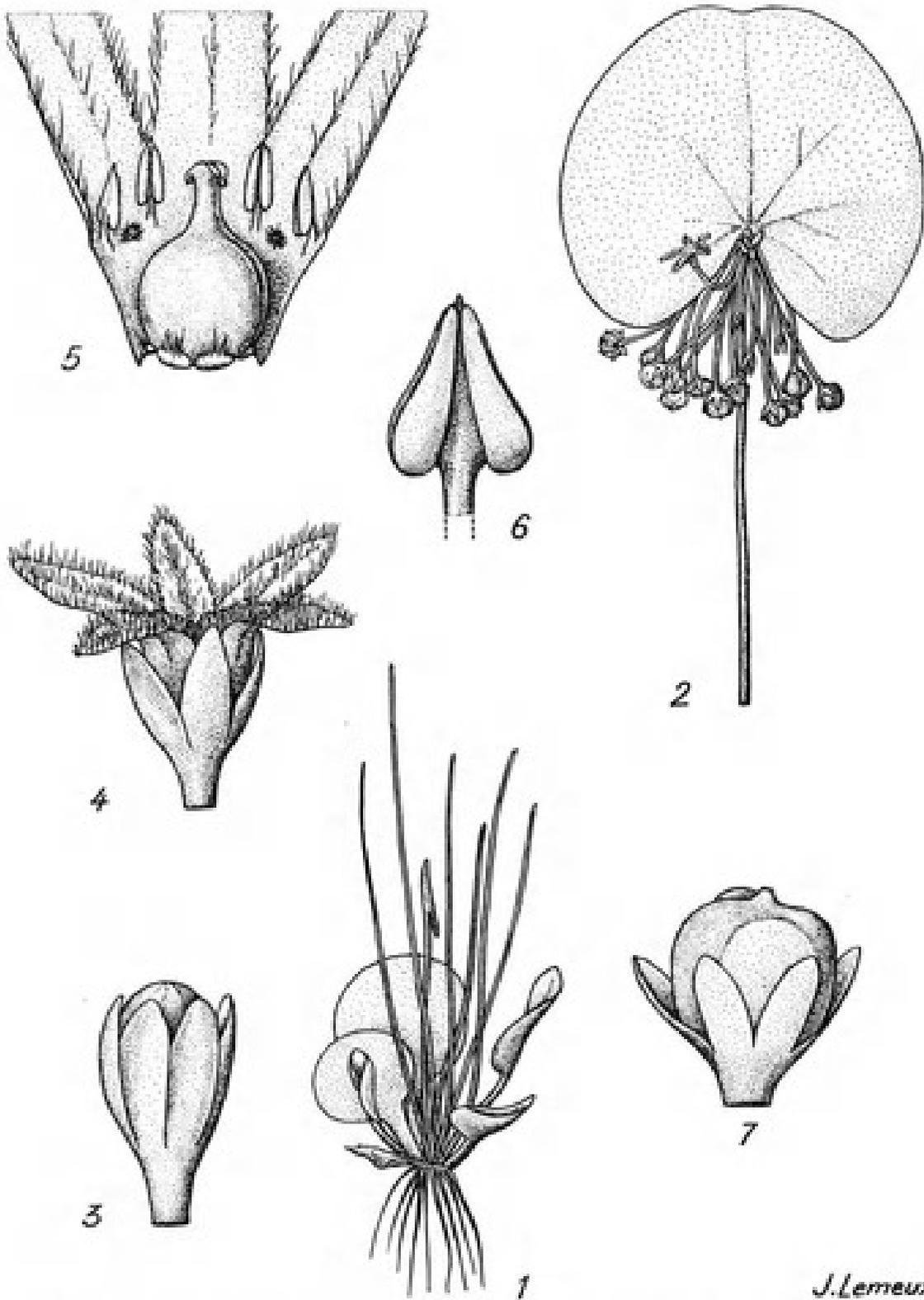
Croissant dans les mares temporaires où se collectent les eaux pluviales, cette espèce occupe l'étroite bande phytogéographique où les forêts claires sèches de l'Angola méridional font place aux steppes du Sud-Ouest africain. Liée aux eaux temporaires, elle semble éviter, dans sa région, les mares qui s'emplissent du débordement des fleuves.

11. *Nymphoides guineensis* A. Raynal

Mitt. Bot. Staatssamml. München 10 : 130 (1971).

- *Nymphoides indica* auct. non (L.) O. KTZE. : P. TAYL., in HUTCH. & DALZ., Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 2 : 302 (1963), p.p., *quoad specim. Adames* 199.

Petite herbe à souche grêle enracinée au fond de l'eau produisant de nombreux stolons qui se ramifient activement à la surface de l'eau. Les stolons, grêles (moins de 1 mm de diamètre), peu allongés, séparent



J. Lemeux

Pl. 25. — *Nymphoides rautanenii* (N. E. Br.) A. Rayn. : 1, souche enracinée portant de petites feuilles submergées, très peu fréquentes chez cette espèce $\times 1$; 2, inflorescence $\times 1$; 3, bouton floral $\times 5$; 4, fleur $\times 5$; 5, androcée et pistil contenus dans un fragment de corolle $\times 10$; 6, anthère $\times 30$; 7, fruit $\times 5$ (1 d'après *Rautanen s.n.*, Amboland; 2 à 7, d'après *Arancot de Menezes 740*).

des inflorescences dont l'état phénologique, peu différent de l'une à l'autre, montre qu'elles se succèdent rapidement. Souvent, plusieurs stolons partent successivement d'un même nœud (probablement issus d'un système de bourgeons sériaux). Tiges, pétioles, face inférieure du limbe et pédicelles sont abondamment marqués de taches épidermiques rouges. Feuilles à pétiole un peu plus gros que la tige qu'il prolonge, long de 7-9 (-16) mm, pouvant être subnul chez les plantes exondées de saison sèche; limbe à contour réniforme, un peu plus large que long, large de 25-35 (-52) mm sinus pétiolaire très ouvert, peu différent d'un angle droit; les lobes inférieurs du limbe s'arrondissent largement, sans que la courbe de leur marge se brise.

Inflorescences pauciflores, ne comptant généralement que 3-5 fleurs. Bractées externes du glomérule courtes et largement arrondies. Pédicelles grêles, longs de 15-20 (-25) mm. Fleurs petites, jaune d'or d'environ 8 mm de diamètre à l'anthèse, homéostylées. Sépales obtus, longs de 2,5-3,2 mm, ponctués de taches épidermiques rouges. Corolle longue de 7-9 mm, soudée en tube sur environ 1/3 de sa longueur, uniformément jaune; ses lobes portent, à la face supérieure, des villosités longues d'environ 0,5 mm, dressées, disposées sur les marges et la nervure médiane (lobes fimbriés). Glandes interstaminales 5, petites, portées ainsi que les 5 étamines, peu au-dessous du sommet du tube corollin. Étamines à anthères presque sessiles, incluses au sommet du tube corollin longues de 0,6 mm, obtuses à l'apex, à loges un peu divergentes à la base. Chaque glande interstaminale, sessile, d'un diamètre total de 0,2 mm environ, est constituée d'une touffe de poils courts, épais, transparents. Glandes hypogynes 5, petites, en forme de perles, larges d'environ 0,2 mm, non ciliées. Pistil bicarpellé, long d'environ 2,5 mm, plaçant ses stigmates au niveau des anthères. L'ovaire ovoïde, large de 1 mm, s'atténue en un style très court qui s'ouvre en un stigmate bilabié, long de 0,5 mm, finement papilleux à l'intérieur. La loge ovarienne ne contient que deux ovules, insérés chacun sur un placenta, près de la base de l'ovaire; les placentas, très réduits, ne se prolongent pas visiblement au-dessus de l'insertion des ovules. Capsule élargie transversalement: large de 3,9-4,6 mm, sa hauteur n'atteint pas la longueur des sépales (3 mm). Sa forme, généralement dissymétrique, est celle des deux graines qu'elle contient côte à côte: son contour est souvent irrégulièrement bilobé ou obcordé. Le style induré persiste à son sommet en un petit mucron bifide. La paroi capsulaire, très mince, papyracée, ne s'épaissit pas dans la région placentaire. Un funicule très court et trapu porte la graine; lors de sa chute, la graine se détache du funicule, et conserve une cicatrice allongée longue de 0,5 mm. Graine grosse, suborbiculaire, en forme de lentille bombée à carène très arrondie, 2,6-2,8 × 2,3-2,6 × 1,4-1,5 mm. Sa surface, lisse et mate, blanc-chamois, devient noir mat à complète maturité; elle semble ne jamais être verruqueuse. Cellules épidermiques polyédriques à membranes radiales droites, de 25-35 μ de diamètre; la face externe de chaque cellule est abruptement déprimée en cuvette (Fig. 26, p. 437).

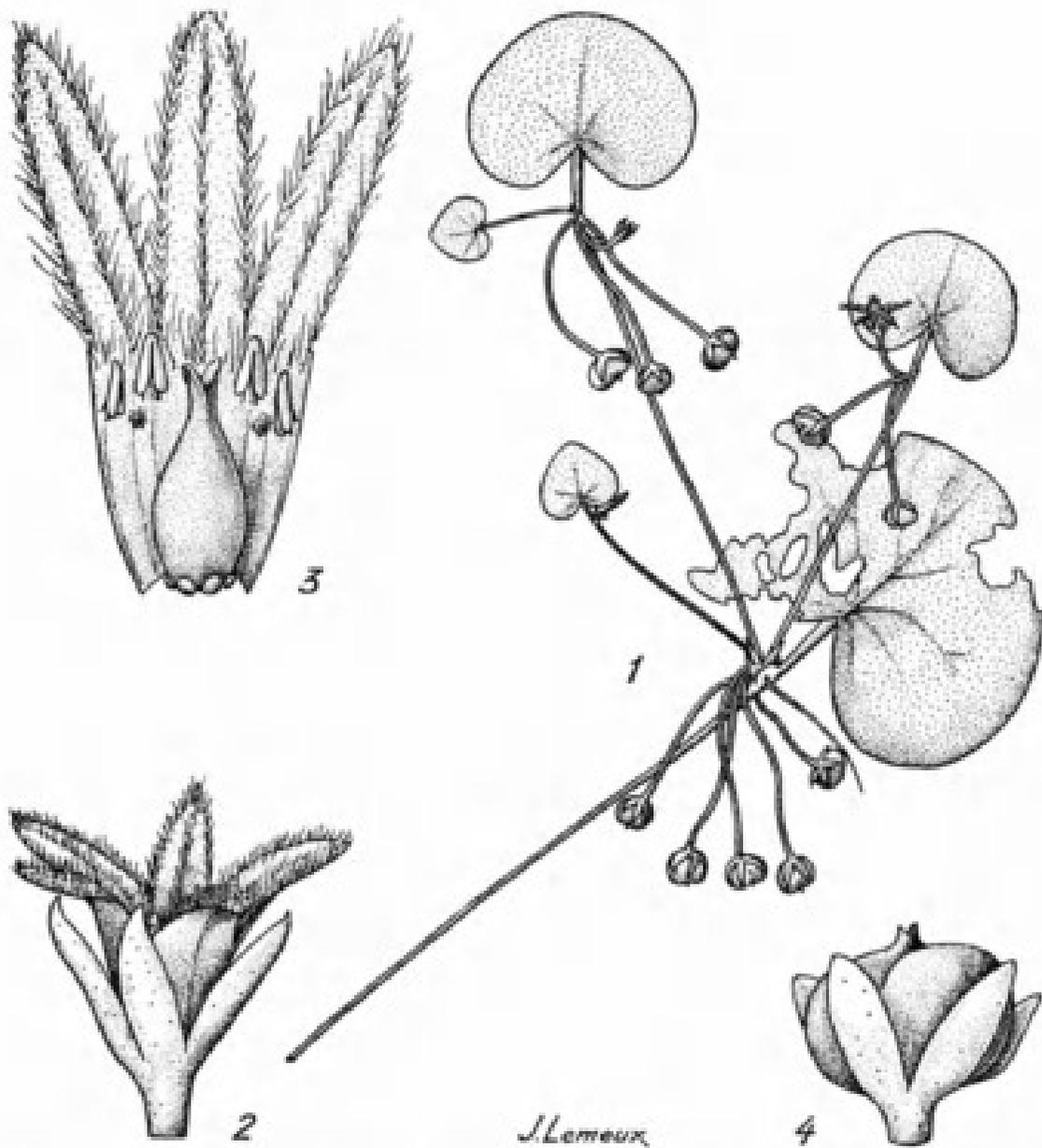


Fig. 26. — *Nymphoides guineensis* A. Rayn. : 1, inflorescence et stolons $\times 1$; 2, fleur $\times 5$; 3, androcée et pistil contenus dans un fragment de corolle $\times 10$; 4, fruit $\times 5$ (1, d'après Adames 199; 2 à 4 d'après Jacques-Félix 1497).

TYPE : Jacques-Félix 1497, Guinée, P!

Mares temporaires peu profondes sur rochers et dalles latéritiques, dans le massif du Fouta-Djallon. Annuelle à cycle végétatif pouvant être assez bref, *N. guineensis* habite les élargissements, les cuvettes, les vasques, latéritiques ou rocheux, qui coupent le cours des petits marigots, et grâce auxquels l'eau se conserve après que le ruisseau soit tari. Lors de la crue, l'espèce fait preuve d'un pouvoir d'envahissement remarquable par la prolifération de ses stolons dont plusieurs partent presque simultanément, dans toutes les directions, d'un même nœud floral, des racines adventives

apparaissent rapidement au niveau des inflorescences. Cette explosion végétative contrebalance certainement le faible nombre de graines produites par inflorescence.

12. *Nymphoides tenuissima* A. Raynal

Mitt. Bot., Staatssamml. München 10 : 131 (1971).

Petite herbe annuelle, à souche grêle enracinée, produisant une rosette de feuilles flottantes dont certaines seulement sont florifères. La plante ne semble jamais produire de stolons à la surface de l'eau. Tiges grêles. Le limbe, à texture mince et fragile, plus long que large, à contour général ovale-trullé, mesure 24-58 × 21-47 mm; sommet et lobes inférieurs sont arrondis. Le sinus pétiolaire, assez court, n'atteint pas la moitié de la longueur totale du limbe; bien ouvert, il forme un angle aigu de l'ordre de 30°; pétiole court (1-3 mm) et légèrement épaissi.

L'inflorescence comprend en général 10-20 fleurs, mais elle peut être très appauvrie en fin de saison humide, lorsque la mare s'assèche; les pédicelles floraux, longs normalement de 7-15 mm, peuvent alors être subnuls; les bractées externes du glomérule sont très courtes, largement arrondies, concaves. Les fleurs, petites, blanches, d'environ 6-8 mm de diamètre, sont homéostylées; 5 sépales vert pâle, ovales-lancéolés, longs de 2,6-4,1 mm, dressés autour de la corolle à la floraison. La corolle, longue de 5-7 mm, tubuleuse dans son tiers inférieur, épanouit 5 lobes vilieux le long de leurs marges et de leur nervure médiane (fimbriés). 5 étamines insérées dans le tube corollin à environ 1 mm au-dessus de sa base. Les filets staminaux, très courts (0,1-0,2 mm), portent des anthères longues de 0,6 mm, à apex obtus et loges légèrement divergentes à la base. Les glandes interstaminales sont réduites à 5 zones longues d'environ 0,5 mm, finement papilleuses, allongées selon les nervures médianes pétales, dans le tube corollin. Pas de glandes hypogynes visibles autour de la base du pistil. Le pistil, bicarpellé, haut de 2,8-3 mm, épanouit ses lobes stigmatiques juste au-dessus des étamines. L'ovaire, ovoïde, se prolonge en un style très court (0,5 mm env.) terminé en deux lobes stigmatiques longs de 0,8 mm environ, fins, membraneux, étalés, profondément laciniés sur leurs bords. La loge ovarienne renferme des ovules insérés en deux lignes verticales, le long des sutures placentaires non épaissies. La capsule ovoïde, mucronée par le bref style persistant, longue de 3,3-4,4 mm, large de 2,1-3 mm, dépasse le calice fructifère. Sa paroi, mince et papyracée, sans épaississements placentaires, est ± bosselée par les 5-11 graines qu'elle contient; graines portées par des funicules très courts. La graine, obovale, peu épaisse, a deux faces parallèles presque planes; elle mesure 1,6-2 × 1-1,2 mm, et seulement 0,3-0,4 mm d'épaisseur; sa surface, lisse et brillante, devient d'un beau noir de jais à maturité. Contrairement à ce qu'on observe souvent dans le genre, toutes les graines semblent pleines et viables (Fig. 27, p. 439).

TYPE : Richards 9175, Zambie, K!

Annuelle des petites mares temporaires, peu profondes (25-30 cm d'eau

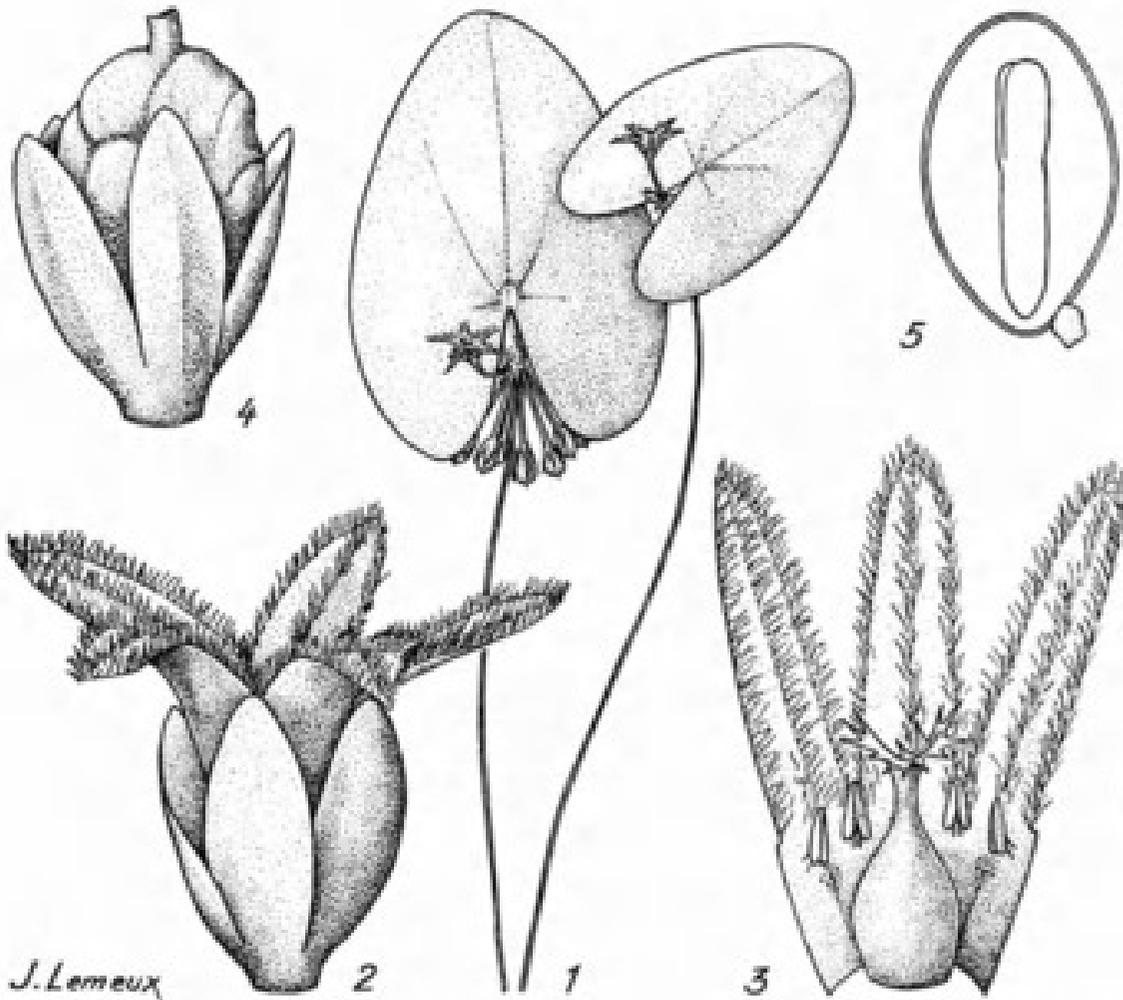


Fig. 27. — *Nymphoides tenuissima* A. Rayn. : 1, feuilles et inflorescences $\times 1$; 2, fleur $\times 10$; 3, androcée et pistil contenus dans un fragment ds corolle $\times 10$; 4, fruit $\times 10$; 5, coupe longitudinale de graine montrant l'embryon noyé dans l'albumen et le funicule encore en place $\times 20$ (1 et 5 d'après *Richards* 9175; 2 à 4 d'après de *Witte* 6322).

semblent lui suffire), sur latérite ou rochers, endémique des confins Katanga-Zambie; il semble qu'elle puisse germer en masse puis fleurir rapidement pendant la crue; lors de l'assèchement de la mare, elle traîne dans la boue, qui contient alors de nombreuses graines plates, luisantes et noires, gorgées d'albumen au milieu duquel se trouve en embryon bien développé.

13. *Nymphoides bosseri* A. Raynal

Mitt. Bot. Staatssamml. München 10 : 132 (1971).

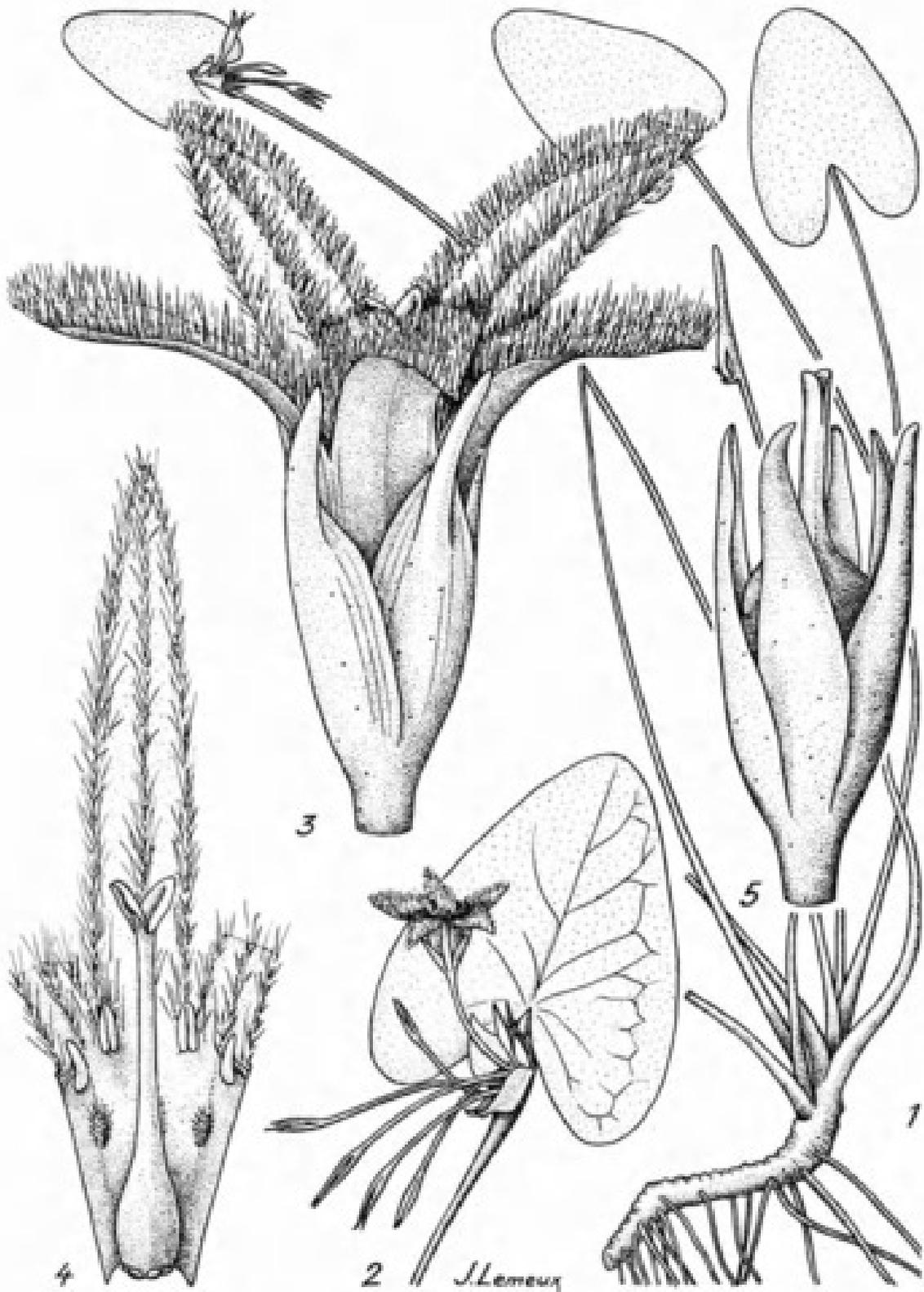
Herbe vivace à rhizome épais de 5-10 mm, charnu, dur, rampant dans la vase, ramifié, terminé par une rosette de feuilles dont seules les centrales sont florifères : les feuilles stériles ne portent ni inflorescence ni bourgeon; les feuilles florifères, accompagnées chacune d'une inflorescence, n'appa-

raissent qu'à la saison de floraison. Pétioles vrais et faux sont engainants à la base. Les inflorescences ne semblent jamais produire de stolons flottant à la surface de l'eau. Feuilles florifères à pétiole vrai long de 6-9 mm; limbe finement coriace-papyracé, vert foncé dessus, rougeâtre et ponctué de taches épidermiques dessous, à contour général largement ovale, long de 40-52 mm, large de 26-43 mm; les lobes inférieurs du limbe, largement arrondis, égalent environ le tiers de sa longueur totale; le sinus pétiolaire, bien ouvert, forme un angle d'environ 50-60°.

Inflorescence comptant habituellement 5-9 fleurs; les bractées externes, membraneuses, presque spathacées, lancéolées, aiguës au sommet atteignent 1 cm de long. Pédicelles floraux longs de 11-24 mm, ponctués de rouge. Fleurs grandes (la corolle épanouie atteint 2 cm de diamètre), blanches à cœur jaune, hétérostylées. Sépales vert clair, ponctués de rouge, longs de 8,5-9,7 mm, appliqués au tube de la corolle, à marges souvent involutées vers le haut. Corolle longue en tout de 20 mm env., à tube jaune court (env. 1/4 de la longueur totale); lobes de la corolle blanc pur, villeux à leur face supérieure: les marges et la nervure médiane portent des ailes entièrement fimbriées-villeuses. Étamines 5, insérées au sommet du tube dans les sinus de la corolle. Les grandes étamines des fleurs brévistylées ont des anthères longues de 1,2 mm, portées par un filet plus long que l'anthère; dans les fleurs longistylées, les anthères, longues de 1 mm, sont portées par un filet très court (0,4-0,5 mm). Glandes interstaminales 5, sessiles, longues de 1 mm, formées chacune d'un massif de poils glanduleux courts. Glandes hypogynes 5, petites, arrondies, glabres, à la base de l'ovaire. Pistil bicarpellé, long de 10 mm environ dans les fleurs longistylées, et de 5 mm dans les fleurs brévistylées; petit ovaire ovoïde multiovulé; 2 stigmates élargis en lèvres finement papilleuses intérieurement. Capsule étroitement obovoïde, contenue dans les sépales dressés, plus courte qu'eux et surmontée par le style induré en bec; mesurant 5,8-6,1 × 3-4,2 mm, elle contient des graines nombreuses (normalement plus de 30). La paroi de la capsule, mince et parcheminée, ne s'épaissit pas au niveau des placentas; les deux placentas, linéaires, atteignent presque le sommet de la capsule, et portent des graines sur toute leur longueur; les graines y sont pendues par des funicules très courts. Graine petite, lenticulaire, à faces bombées et carène obtuse (à maturité), 1,2 × 0,9-1 × 0,5 mm; surface lisse, brillante, jaunebistre clair; elle semble n'être jamais verruqueuse. Le tégument externe est formé de cellules à parois radiales sinueuses (« en jeu de patience »), larges d'environ 23-33 μ, et dont la face externe est légèrement déprimée en une alvéole étoilée (Pl. 28, p. 441).

TYPE : Bosser 12838, Madagascar, P!

Espèce des petites mares sur rochers, peu profondes, mais permanentes, limitée aux hautes altitudes de Madagascar: c'est là une espèce endémique écologiquement très différenciée; elle est en quelque sorte protégée par ses biotopes où seules des espèces également particulières peuvent croître: elle semble en effet avoir une faible capacité d'envahissement, et une bien médiocre compétitivité. Ne fleurit qu'en période de crue (janv.-févr.).



Pl. 28. — *Nymphoides bosseri* A. Rayn. : 1, plante entière $\times 2/3$; 2, inflorescence $\times 1$; 3, fleur longistylée $\times 5$; 4, androcée et pistil d'une fleur longistylée $\times 5$; 5, fruit $\times 5$ (1 d'après *Perrier de la Bathie* 9029, 2 à 5 d'après *Bossier* 12838).

4. — ESPÈCES AFRICAINES A EXCLURE DU GENRE

- *Menyanthes orbiculata* LAM., Ill. gen. 1 : 438 (juil. 1792).
- *Villarsia orbiculata* (LAM.) ROEM. & SCH., Syst. 4 : 181 (1819).
- *Limnanthemum orbiculatum* (LAM.) GRISEB., Gen. Sp. Gent. : 348 (1839), *quoad comb. tantum, excl. syn. Men. indica* β et descr.
- *Crassula umbella* JACQ., Collect. 4 : 172 (fin 1791), *syn. nov.*

Une telle synonymie a de quoi surprendre. Elle était demeurée inédite bien qu'une main inconnue ait anciennement écrit sur le spécimen-type « *Crassulacea!* cf. *Septas* », opinion parfaitement fondée. Le type (*Le Vaillant s.n.*¹, P-LA!) est une plante pourvue d'une inflorescence très jeune, encore réduite à un minuscule glomérule au centre de la collerette circulaire formée par les deux feuilles parfaitement perfoliées, typiques de *Crassula umbella*. LAMARCK précise d'ailleurs « Flores non extricavi ».

Il est heureux que JACQUIN ait publié son espèce quelques mois avant LAMARCK, évitant ainsi aujourd'hui un changement nomenclatural doublement inopportun : d'abord, bien que le type de LAMARCK soit parfaitement identifiable grâce à ses feuilles, c'est un échantillon mauvais, peu représentatif du taxon; en outre il existe un *Crassula orbicularis* L., autre espèce sud-africaine, bien différente; l'emploi de l'épithète lamarckienne aurait été une source certaine de confusion.

- *Menyanthes ovata* L.f., Suppl. : 133 (1781).
- *Menyanthes capensis* (Houtt.) Thunb., Prodr. : 34 (1794).
- *Villarsia capensis* (Houtt.) Merrill, Journ. Arn. Arb. 19 : 360 (1938).

5. — RELATIONS ENTRE ESPÈCES

Les descriptions qui précèdent mettent en évidence à la fois l'individualisation spécifique de chacun des taxons africano-malgaches, et la grande homogénéité de leur structure; les espèces reconnues ici paraissent être les variantes d'un thème dont elles ne s'éloigneraient que peu, et pourtant la disparité semble profonde entre un *N. ezanmoi* à corolle cristée et un *N. bosseri* à souche rampante, et chacun d'eux semble assez peu comparable à *N. indica* par exemple. Aussi était-il intéressant d'essayer de définir des groupes d'espèces affines au sein de cet ensemble.

Il était tentant de constituer des groupes définis par un caractère remarquable; mais ce caractère, parce que spectaculaire, exceptionnel dans le genre ou habituellement utilisé, se verrait ainsi attribuer une importance qui, peut-être, apparaîtrait usurpée si les mystères de l'évolution et de la génétique se trouvaient dévoilés. En fait, dans l'exemple précédent, *N. ezanmoi* diffère surtout de *N. indica* par quelques détails de structure florale, dont certains il est vrai sont spectaculaires; *N. bosseri*, par sa fleur très

1. Et non VAILLANT, comme l'écrivirent plusieurs auteurs ultérieurs.

semblable à *N. indica*, s'en distingue principalement par son architecture caulinaire; à l'analyse, donner la prépondérance à l'un ou l'autre de ces caractères paraît peu justifié.

C'est pourquoi j'ai eu recours, pour y voir plus clair dans un ensemble d'espèces tout de même assez affines pour avoir été souvent confondues, à une méthode relevant de la taxonomie numérique, en améliorant une technique déjà utilisée, sous une forme rudimentaire, dans des travaux antérieurs (A. RAYNAL, *Adansonia*, ser. 2, 8 : 45-68 (1968), et 9 : 57-85 (1969). Désireuse cette fois d'évaluer une véritable *distance taxonomique*, rendant compte de l'éloignement respectif des points représentant les espèces dans l'espace à n dimensions correspondant aux n caractères étudiés, j'ai procédé à la comparaison des espèces deux à deux, à partir des valeurs binaires des caractères de la table 15, en utilisant la relation :

$$D_{jk} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{i=n} (x_{ij} - x_{ik})^2}{n}}$$

où, pour les espèces j et k , n est le nombre de caractères autorisant une comparaison, et x_{ij} et x_{ik} les valeurs respectives du caractère i pour ces deux espèces. Cette *distance moyenne* D_{jk} reste, indépendamment de la valeur de n , comprise entre 0 et 1, et permet par conséquent une comparaison aisée des éloignements relatifs de chaque couple d'espèces. C'est l'une des expressions les plus simples de la taxonomie numérique, et en même temps l'une des plus parlantes, même à un esprit non mathématicien. Son calcul, aisé, comprend tout de même un grand nombre d'opérations, même pour seulement 13 espèces. J'ai pu, pour cela, bénéficier, en utilisant un programme établi par J. RAYNAL, de l'aide appréciable du calculateur IBM 1130 du Laboratoire d'Océanographie du Muséum, dont je remercie vivement le directeur, le P^r LACOMBE.

Les résultats sont rassemblés dans la matrice symétrique de la table 29. Ces valeurs expriment des distances dans un espace multidimensionnel impossible à représenter physiquement. On peut toutefois tenter d'en dessiner une approximation tridimensionnelle; c'est l'objet du « stéréogramme » de la figure 30.

Il ne faut pas voir dans ces résultats plus que je n'ai désiré en extraire; il s'agissait, je le répète, d'obtenir, dans un groupe confus, une idée des positions relatives des espèces; mais, l'étude étant limitée à un continent, et l'évolution étant, dans le genre, de nature tellement « réticulée », certaines des espèces extra-africaines pourraient très bien venir s'insérer à proximité des espèces étudiées, de telle sorte qu'aucune conclusion d'ensemble sur la taxonomie du genre dans le monde ne peut être, au stade présent, envisagée.

La figure 30 met en évidence un « noyau » d'espèces affines constitué de *N. thunbergiana*, *forbesiana*, *humilis*, *milnei*, *moratiana* et *elegans*, au sein duquel les distances, dans toutes les directions, sont toujours faibles; dans ce « noyau » lui-même, 2 espèces, *N. thunbergiana* et *humilis*, semblent

tenir un rôle central au milieu d'espèces affines disposées d'une manière rayonnante; il convient cependant de dire que la place privilégiée de *N. humilis* résulte peut-être d'un artifice dû au fait qu'un certain nombre de caractères, floraux en particulier, sont inconnus dans cette espèce : le faible nombre de caractères différentiels qu'elle présente n'est peut-être que le fait de notre ignorance.

A ce noyau central, on peut rattacher, par l'intermédiaire de *N. thunbergiana*, *N. indica* qui sert ainsi d'intermédiaire à *N. brevipedicellata* dont il est très proche. Dans une autre direction, *N. rautaneni*, se rattache à *N. humilis*, et sert d'intermédiaire à *N. guineensis*. On conçoit ainsi le noyau central enrichi de 2 appendices où les affinités tracent des « chaînes », *N. thunbergiana-indica-brevipedicellata* d'une part, *N. humilis-rautaneni-guineensis* d'autre part; mais en fait, les distances séparant les deux « bouts de chaînes » des autres espèces du groupe ne sont pas très grandes : *N. brevipedicellata* est aussi proche de *N. humilis* que de *N. indica*, et son éloignement de *N. thunbergiana*, *forbesiana* et *rautaneni* n'est guère plus grand. La notion de chaînes rayonnantes doit donc être abandonnée et remplacée par celle d'un réseau dont les espèces occupent les nœuds, nœuds qui sont très inégalement répartis dans l'espace. Il est raisonnable de penser que ce réseau maillé est en rapport avec une évolution elle-même « réticulée », ayant agi par multiples recombinaisons sans tracer de longue chaîne progressive.

	<i>N. ezanoi</i>	<i>N. brevipedicellata</i>	<i>N. indica</i> × <i>brevip.</i>	<i>N. indica</i>	<i>N. thunbergiana</i>	<i>N. forbesiana</i>	<i>N. moratiana</i>	<i>N. milnei</i>	<i>N. elegans</i>	<i>N. humilis</i>	<i>N. rautaneni</i>	<i>N. guineensis</i>	<i>N. tenuissima</i>	<i>N. bossert</i>
<i>N. ezanoi</i>	0	60	62	65	62	54	65	64	68	56	53	59	62	78
<i>N. brevipedicellata</i>	60	0	30	44	55	52	61	71	64	46	54	65	70	67
<i>N. indica</i> × <i>brevip.</i>	62	30	0	38	45	52	62	72	64	57	58	67	74	66
<i>N. indica</i>	65	44	38	0	39	53	49	63	67	55	58	60	75	64
<i>N. thunbergiana</i>	62	55	45	39	0	41	47	57	57	53	58	62	73	67
<i>N. forbesiana</i>	54	52	52	53	41	0	48	52	50	39	47	57	69	74
<i>N. moratiana</i>	65	61	62	49	47	48	0	43	53	32	52	53	65	64
<i>N. milnei</i>	64	71	72	63	57	52	43	0	56	45	48	46	53	60
<i>N. elegans</i>	68	64	64	67	57	50	53	56	0	48	62	60	66	64
<i>N. humilis</i>	56	46	57	55	53	39	32	45	48	0	43	52	56	65
<i>N. rautaneni</i>	53	54	58	58	58	47	52	48	62	43	0	47	51	66
<i>N. guineensis</i>	59	65	67	60	62	57	53	46	60	52	47	0	63	62
<i>N. tenuissima</i>	62	70	74	75	73	69	65	53	66	56	51	63	0	58
<i>N. bossert</i>	78	67	66	64	67	74	64	60	64	65	66	62	58	0

TABLE 29. — Distances taxonomiques moyennes (exprimées en centièmes) entre les espèces de *Nymphoides* africano-malgaches. En gras les valeurs inférieures ou égales à 50.

Certaines espèces occupent des positions résolument marginales dans ce réseau, et peuvent même constituer des appendices saillants écartés de la surface. Ainsi *N. tenuissima*, relativement proche de *N. rautaneni*, *humilis* et *milnei*, est peu affine des autres espèces; *N. bosseri*, cas extrême, s'écarte nettement de toutes les autres, bien que ses relations, sur le plan floral au moins, soient évidentes avec *N. indica* par exemple.

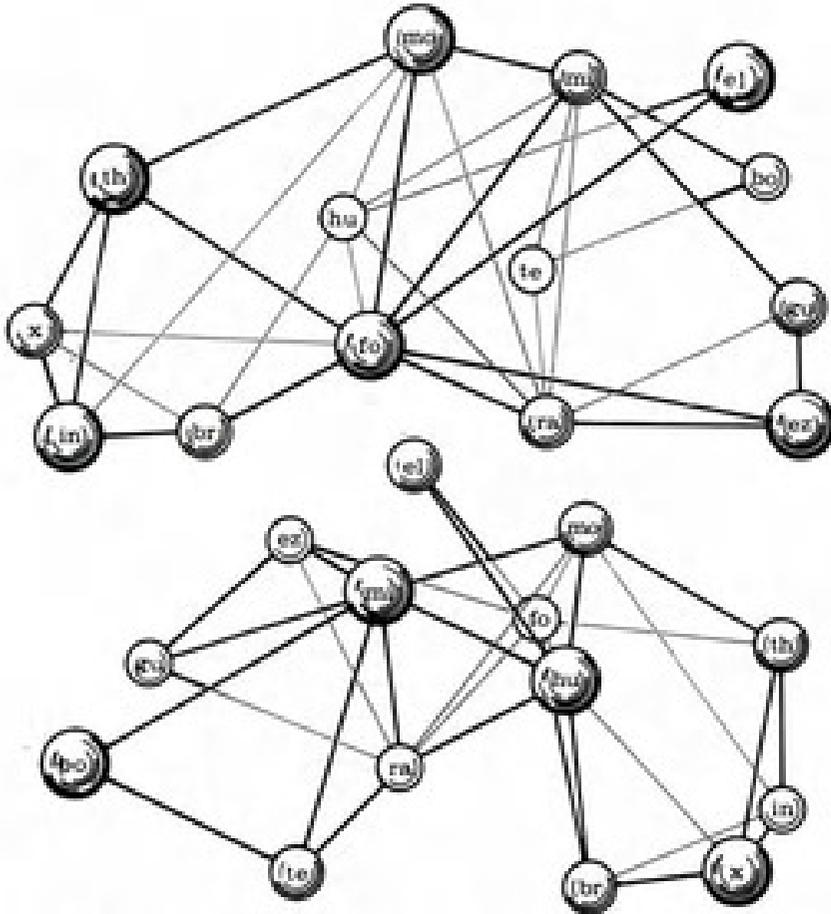


Fig. 30. — Essai de figuration des relations entre les espèces africano-malgaches de *Nymphoides* dans un espace tridimensionnel : le même stéréogramme est ici vu, en perspective, sous deux angles différents. — Les distances taxonomiques ne sont qu'approchées, du fait de la représentation dans trois dimensions; les traits matérialisent les plus faibles distances interspécifiques. *bo*, *N. bosseri*; *br*, *N. brevipedicellata*; *el*, *N. elegans*; *er*, *N. ezannoi*; *fo*, *N. forbesiana*; *gw*, *N. guineensis*; *hu*, *N. humilis*; *in*, *N. indica*; *mi*, *N. milnei*; *mo*, *N. moratiana*; *ra*, *N. rautaneni*; *te*, *N. tenuissima*; *th*, *N. thunbergiana*; *x*, *N. brevipedicellata* × *indica*.

En somme, les *Nymphoides* africano-malgaches présentent bien des relations taxonomiques interspécifiques très diverses, mais on doit admettre qu'ils constituent un ensemble assez homogène pour qu'on ne puisse pas le subdiviser en « groupes d'affinités » distincts; on observe simplement un noyau autour duquel gravitent des espèces plus ou moins lointaines, mais jamais vraiment étrangères. A ce propos il faut remarquer l'absence presque totale de corrélation dans la variation des caractères : ceux-ci

varient en tous sens, mais presque toujours indépendamment les uns des autres. Ceci aboutit à une riche diversification spécifique dans un groupe qui demeure homogène, où l'on ne peut faire de coupure majeure, où en particulier il me semble illusoire de vouloir distinguer des sections; définir de telles entités reviendrait en effet à donner arbitrairement à un ou quelques caractères une prééminence qu'aucun fait objectif ne permet, en l'absence de toute connaissance génétique du groupe, d'étayer suffisamment.

V. — ESSAI SUR L'ÉVOLUTION DES *NYMPHOIDES* AFRICANO-MALGACHES

I. — APPRÉCIATION DU DEGRÉ D'ÉVOLUTION

Tout au long de l'étude morphologique du groupe (*A. R., l.c.*), nous avons vu varier un grand nombre de caractères; dans certains cas, cette variation pouvait s'interpréter comme la réalisation de différents stades évolutifs d'un même caractère morphologique. Faute, on l'a vu, de pouvoir regrouper les espèces en sections bien nettes il semblait toutefois intéressant de tenter de saisir des niveaux évolutifs chez les espèces étudiées, à partir d'une synthèse de ces caractères.

Cet essai n'a pas l'ambition de prétendre aboutir à un édifice évolutif ou phylogénique, il veut simplement aider le lecteur à décanter la masse de données morphologiques et taxonomiques accumulées au long des pages qui précèdent, et lui permettre d'en extraire des vues générales sur certains aspects que peut revêtir l'évolution à la fois morphologique et biologique dans un tel groupe de plantes aquatiques. Nous utiliserons des artifices de présentation permettant de visualiser des faits dont la compréhension, sans cela, ne serait pas toujours évidente, espérant ainsi exprimer avec plus de netteté des concepts synthétiques subjectifs. Nous serons amenés à utiliser certaines formes qui, comme dans le chapitre précédent, montrent des convergences d'aspect avec des diagrammes de taxonomie numérique; que le lecteur ne s'y trompe pas, il s'agit d'une simple analogie de présentation, le but poursuivi n'est ici que de clarifier les données et rendre ainsi les conclusions plus accessibles.

Un choix rigoureux a dû être fait parmi les critères morphologiques, afin de ne retenir que ceux chez lesquels une direction évolutive peut raisonnablement être supposée. Tous les caractères dont la variation n'apparaît pas avoir une signification évolutive ont été écartés, ainsi que ceux dont l'évolution semble pouvoir progresser dans un sens ou dans l'autre; il est regrettable que le nombre de ces données n'ait pu être augmenté, mais il aurait été imprudent de risquer d'accroître les chances d'erreur dans un chapitre comme celui-ci, dont il faut dire qu'il constitue une tentative pour donner une image cohérente, mais à laquelle il ne faut pas accorder une trop grande importance formelle ou théorique. Un tel choix est évidemment une démarche très subjective, mais la définition du sens d'une évolution

— et parfois l'affirmation même de cette évolution — ne sont-elles pas des options éminemment subjectives? Le but de cette approche n'était donc pas de s'affranchir, autant que faire se peut, de la partialité d'un jugement humain, mais de permettre d'accéder à une vue générale des problèmes évolutifs, de faire une synthèse raisonnée des observations effectuées, non une construction évolutive plus grandiose peut-être, mais échafaudée sur des impressions et difficile à saisir.

TABLE 31. — LISTE DES CARACTÈRES UTILISÉS
DANS L'APPRÉCIATION DU DEGRÉ D'ÉVOLUTION

	CARACTÈRES	COTES ATTRIBUÉS AUX DIFFÉRENTS ÉTATS
Végétatifs	A Souche vivace rampante	0
	Souche vivace courte	50
	Souche annuelle	100
	B Des feuilles végétatives en rosette	0
	Pas de feuilles végétatives en rosette	100
	C Limbe coriace	0
	Limbe fin	50
	Limbe spongieux	100
	D Pas de stolons	0
	Des stolons	100
	E Stolons de type <i>N. peltata</i>	0
	Stolons de type <i>N. indica</i>	100
	F Bractées florales externes semblables aux feuilles	0
	Bractées florales longues, triangulaires	50
Bractées florales courtes, obtuses	100	
Floraux	G Calice appliqué à la corolle à l'anthèse	0
	Calice étalé en roue à l'anthèse	100
	H Lobes de la corolle ailés	0
	Lobes de la corolle cristés	33
	Lobes de la corolle fimbriés	66
	Lobes de la corolle villex	100
	I Androcée à 10 organes cylindriques saillants adnés au tube corollin	0
	Androcée avec 5 filets staminaux saillants	50
	Androcée sans aucun organe saillant décurrent	100
	J Staminodes nuls	0
	Staminodes réduits à une plage papilleuse	25
	Staminodes sessiles petits	50
	Staminodes pédicellés petits	75
	Staminodes pédicellés grands	100
K Fleurs homéostylées	0	
Fleurs hétérostylées à anthères semblables	50	
Fleurs hétérostylées à anthères dimorphes	100	
L Glandes hypogynes absentes	0	
Glandes hypogynes présentes	100	
M Carpelles en nombre variable	0	
Carpelles toujours 2	100	
N Stigmates petits, en tête ou en lèvres	0	
Stigmates grands, étalés, membraneux	100	

Une variation évolutivement significative a été supposée dans 14 caractères morphologiques montrant chacun une séquence de grades progressifs

au nombre de 2 à 5 (table 31). Afin d'avoir des données normalisées et comparables, le stade d'évolution maximum de chaque caractère s'est vu attribuer la cote 100, et le minimum la cote 0; les stades considérés comme intermédiaires, lorsqu'ils existent, ont reçu des cotes délimitant des écarts égaux entre ces deux valeurs.

Les grades évolutifs atteints dans chaque espèce pour chacun de ces caractères, ont été rassemblés dans la table 32; certains caractères ne se réalisent que si le caractère précédent a une certaine valeur; ils peuvent donc ne pas être cotés sans pour autant être nuls, un blanc dans la grille du tableau permet de ne les confondre ni avec une valeur 0 ni avec un défaut d'observation. Afin d'enrichir les possibilités de comparaison, une espèce extra-africaine (*N. peltata*) représentant un type structural absent d'Afrique, a été ajoutée au tableau, dont on a préféré écarter *N. humilis*, insuffisamment connu pour être comparé aux autres.

Les coefficients évolutifs des caractères utilisés permettent d'établir des histogrammes (diagramme 33) représentant un « profil évolutif » de chaque espèce. Ces courbes expriment, par leur variété d'aspect et leur tracé accidenté, l'inégalité des niveaux évolutifs atteints; la comparaison d'éléments aussi dissemblables ne pourra que s'avérer délicate, les caractères paraissent évoluer de façon indépendante les uns des autres, et, en un mot, assez anarchique.

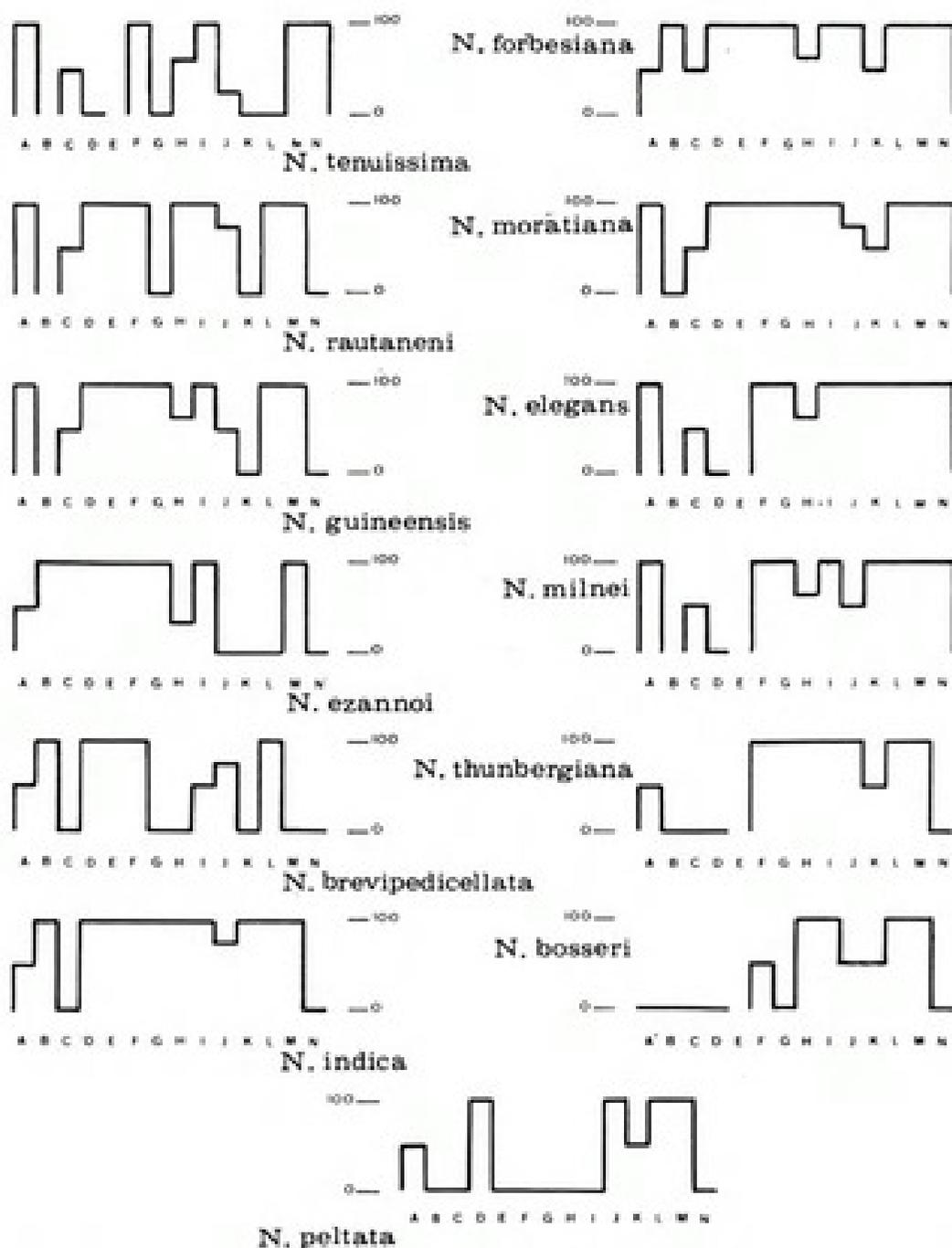
La moyenne générale, pour chaque espèce, des coefficients évolutifs (table 32, colonne 3) correspond à un degré d'évolution globale : plus ce chiffre est élevé, plus l'espèce est riche en caractères évolués, donc plus elle représente une forme évoluée. Nous voyons que *N. forbesiana*, *N. moratiana* ou *N. elegans*, par exemple, sont globalement plus évolués que *N. brevipedicellata* ou *N. tenuissima*. Mais il faut se garder d'ordonner les espèces en une série, selon la valeur de ce coefficient d'évolution globale; malgré l'apparente logique d'un tel classement, la séquence ainsi obtenue ne semble guère avoir de signification biologique, puisqu'une observation superficielle donne l'impression d'une évolution anarchique des caractères étudiés ici. Il faut tenter d'analyser de façon critique ces variations apparemment désordonnées.

Les 14 caractères peuvent se ranger en 2 catégories, ceux ayant trait à l'appareil végétatif (A à F) et ceux qui concernent l'appareil floral (G à N) : nous retrouvons là les 2 grands aspects de la spécialisation biologique de ces plantes (A. R., *l.c.* : 267). Si l'on fait les moyennes des coefficients évolutifs pour les caractères végétatifs (A-F) et floraux (G-N), on constate (table 32, col. 1 et 2) une disjonction entre ces 2 coefficients moyens; sur le diagramme 34, où ces 2 coefficients moyens sont portés en coordonnées, on voit les espèces se disperser largement : cela traduit l'indépendance des caractères végétatifs et floraux dans leur signification évolutive. Mais ce diagramme 34 a-t-il une signification quelconque si chaque caractère varie réellement de façon disjointe? autrement dit, peut-on traiter l'ensemble des caractères floraux d'une part, végétatifs d'autre part, comme deux entités?

J'ai tenté de comparer les coefficients moyens des caractères végétatifs et floraux, en les pondérant, étant donné qu'ils sont obtenus sur des nombres

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	1	2	3	4	% V	% F
<i>N. ezanoi</i>	50	100	100	100	100	100	100	33	100	0	0	0	100	0	92	42	63	67	69	31
<i>N. brevipedicellata</i>	50	100	0	100	100	100	0	100	50	75	0	100	0	0	75	41	55	58	65	35
<i>N. indica</i>	50	100	0	100	100	100	100	100	100	75	100	100	100	0	75	84	80	80	47	53
<i>N. thunbergiana</i>	50	0	0	0		100	100	100	100	100	50	100	100	0	30	81	61	56	27	73
<i>N. forbesiana</i>	50	100	50	100	100	100	100	66	100	100	50	100	100	100	83	89	87	86	48	52
<i>N. moratiana</i>	100	0	50	100	100	100	100	100	100	75	50	100	100	100	75	91	84	83	45	55
<i>N. milnei</i>	100		50	0		100	100	66	100	50	100	100	100	100	62	90	80	76	41	59
<i>N. elegans</i>	100		50	0		100	00	66	100	100	100	100	100	100	62	96	85	79	39	61
<i>N. rautanenii</i>	100		50	100	100	100	0	100	100	75	0	100	100	0	90	59	71	75	60	40
<i>N. guineensis</i>	100		50	100	100	100	100	66	100	50	0	100	100	0	90	64	74	77	58	42
<i>N. tenuissima</i>	100		50	0		100	0	66	100	25	0	0	100	100	62	49	53	55	56	44
<i>N. bosseri</i>	0	0	0	0		50	0	100	100	50	50	100	100	0	50	62	42	36	14	86
<i>N. peltata</i>	50	0	0	100	0	0	0	0	0	100	50	100	100	0	25	44	36	34	37	63

TABLE 32. — Tentative d'évaluation du degré d'évolution : colonnes de gauche, cotation des caractères (A-F, végétatifs; G-N, floraux); colonnes de droite, 1-4, moyennes : 1, des car. végétatifs; 2, des car. floraux; 3, moyenne générale non pondérée; 4, moyenne pondérée en considérant les caractères végétatifs et floraux sur un pied d'égalité; deux dernières colonnes, pourcentages respectifs d'intervention des caractères végétatifs (% V) et floraux (% F).



Pl. 33. — Histogrammes figurant espèce par espèce, le degré d'évolution des caractères envisagés dans la table 32, colonnes A à N. Le degré d'évolution est évalué entre 0 et 100.

de caractères différents. La pondération, qui revient à considérer que chacun des deux groupes de caractères joue un rôle égal dans l'évolution, est obtenue en calculant une moyenne pondérée (table 32, col. 4) puis la part respective des caractères végétatifs et floraux, en % de cette moyenne pondérée (col. 5 et 6).

La table 32 montre que la part des caractères végétatifs représente, selon les espèces, un pourcentage très variable de la moyenne pondérée,

n'atteignant que 27 % chez *N. thunbergiana*, ou 14 % chez *N. bosseri*; cela implique que l'appareil végétatif, dans son ensemble, peut manifester une évolution faible sans préjuger pour autant de l'évolution de l'appareil floral dans son ensemble. On constate en effet que chez des espèces comme *N. elegans* ou *N. milnei*, à coefficient d'évolution global (moyenne de tous les coefficients de caractères) très élevé (respectivement 85 et 80), la part des caractères végétatifs ne représente que 39 et 41 % de la moyenne pondérée. Il semble donc bien qu'on soit autorisé à considérer, d'un point de vue évolutif, l'appareil végétatif comme un tout variant indépendamment de l'appareil floral.

Une seconde remarque peut être faite grâce à la table 32 : la part des caractères végétatifs peut ne représenter qu'une très faible proportion de la moyenne pondérée (mais il peut en représenter un pourcentage élevé chez certaines espèces, 69 % chez *N. ezannoi*, 65 % chez *N. brevipedicellata*). Par contre, le coefficient pondéré des caractères floraux n'est jamais aussi faible, puisque le plus petit observé, chez *N. ezannoi*, est de 31 %. On peut en conclure que l'évolution est, en général, plus marquée dans l'appareil floral que dans l'appareil végétatif. Ces observations apparaissent à l'évidence sur le diagramme 33 : aucun histogramme ne montre un niveau vraiment faible pour les caractères floraux, bien que ceux-ci soient, chez certaines espèces, très inégalement évolués.

A partir de l'ensemble de ces données, nous pouvons tenter quelques interprétations :

La dissemblance des « profils évolutifs » spécifiques (diagramme 33) montre que chaque espèce manifeste une spécialisation particulière, par l'évolution différentielle des différents caractères : dans une certaine mesure, chaque espèce est évolutivement autonome.

Cependant, les coefficients pondérés de l'ensemble des caractères végétatifs d'une part, floraux d'autre part (table 32), montrent que l'évolution ne touche pas également l'ensemble de la plante; chez certaines espèces elle favorise surtout l'appareil végétatif, ou au contraire l'ensemble floral.

Nous avons donc des espèces dans lesquelles l'évolution affecte surtout les parties végétatives et dont *N. ezannoi*, *rautaneni* ou *guineensis* sont de bons exemples; il faut noter que *N. ezannoi* représente la plus haute spécialisation (dans le cadre présent) du type biologique vivace : il serait, végétativement, l'espèce la mieux adaptée aux milieux aquatiques permanents. Par contre, *N. rautaneni* ou *guineensis* semblent remarquablement illustrer une spécialisation à un cycle biologique annuel; ces deux espèces présentent des adaptations équivalentes à des milieux temporairement inondés pourtant fort différents mais à l'égard desquels elles déploient un même perfectionnement évolutif.

D'autres espèces, comme *N. thunbergiana*, *bosseri* ou *peltata* montrent un niveau évolutif de l'appareil végétatif très faible qui recouvre d'ailleurs des types architecturaux divers; malgré cela, ces espèces montrent une haute spécialisation sur le plan floral, spécialisation beaucoup plus poussée que celle de *N. ezannoi* ou *guineensis* par exemple.

Enfin, chez quelques espèces, l'évolution semble affecter aussi bien

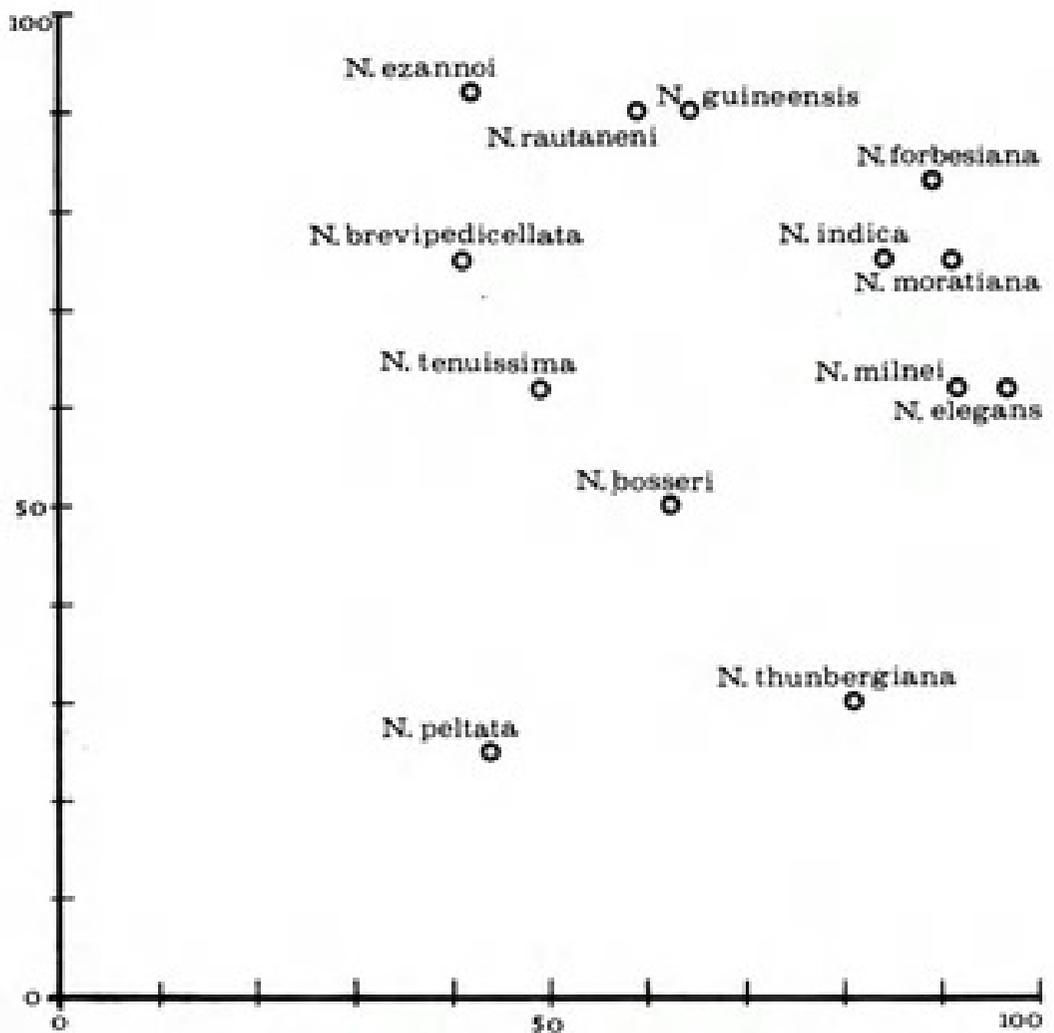


Fig. 34. — Relation entre l'évolution des caractères végétatifs et floraux : en abscisses, moyenne des coefficients floraux (table 32, colonne 2); en ordonnées, moyenne des coefficients végétatifs (table 32, colonne 1).

les organes végétatifs que floraux, la spécialisation biologique apparaît à tous les niveaux de leur structure et de leur vie; ainsi, *N. forbesiana* représente le stade évolutif ultime des *Nymphaoides* vivaces africains, tandis que *N. moratiana* représente une adaptation équivalente, encore améliorée cependant par sa biologie annuelle qui le libère de la contrainte des eaux permanentes.

En résumé, nous pouvons reconnaître des espèces évoluées végétativement tandis qu'elles demeurent floralement relativement primitives (*N. ezannoi*, *brevipedicellata*, *rautaneni* et *guineensis*); des espèces floralement très évoluées mais végétativement simples (*N. thunbergiana*, *bosseri*, *peltata*) ou encore montrant une adaptation végétative incomplète mais réelle (*N. milnei*, *elegans*); des espèces hautement spécialisées à tous les points de vue (*N. indica*, *forbesiana*, *moratiana*). Une espèce enfin est tenue à l'écart dans ces listes : *N. tenuissima* montre en effet des tentatives évolutives aussi bien dans l'appareil végétatif que floral, mais ces essais épars ne lui confèrent de spécialisation nette à aucun de ces points de vue.

2. — ESSAI DE SYNTHÈSE ENTRE RELATIONS TAXONOMIQUES ET ÉVOLUTION

Le paragraphe précédent a montré que les espèces pouvaient se grouper sur des critères évolutifs; peut-on relier cette conception à celle de proximité taxonomique?

Reprenons le schéma 30; *N. thunbergiana* occupe une place centrale dans la région où se pressent de nombreuses espèces affines les unes des autres; vivace végétativement primitive, elle est très proche des vivaces hautement évoluées — et dont elle a la fleur — que sont *N. indica* et *N. forbesiana* : ces dernières représentent peut-être un stade supérieur à celui de *N. thunbergiana*, dans le sens d'une adaptation à une biologie pérenne.

On peut concevoir que *N. brevipedicellata*, dont la haute évolution végétative est semblable à celle de *N. indica*, représente un essai floralement peu élaboré, une version à biologie florale simple, du groupe *N. indica*-*N. forbesiana*.

Par l'acquisition d'une biologie annuelle, *N. milnei* et *N. elegans* peuvent représenter une autre direction évolutive de l'appareil végétatif, ces deux espèces restent relativement au voisinage de *N. thunbergiana*; c'est d'ailleurs encore plus vrai pour le terme ultime de l'évolution végétative dans ce groupe, *N. moratiana*, qui est l'équivalent annuel de la vivace hautement spécialisée *N. forbesiana*.

Peut-être est-il possible d'imaginer que *N. tenuissima* donne un exemple de tentatives évolutives multidirectionnelles peu avancées, tandis que *N. guineensis* et *N. rautaneni* montrent une adaptation végétative nette et une tentative d'adaptation florale évidente surtout chez *N. rautaneni*. Ces espèces représenteraient alors des directions évolutives qui seraient des variantes peu élaborées, à biologie florale encore rudimentaire (fleurs homéostylées), du thème annuel dont l'image la plus achevée est donnée par *N. moratiana*.

N. ezannoi et *N. bosseri* représentent deux tendances évolutives opposées par leur orientation végétative d'une part, florale d'autre part; l'aspect presque exclusif de ces spécialisations leur donne une place à part dans la conception évolutive exposée ici. Par sa simplicité florale, *N. ezannoi* peut-il représenter une variante à biologie florale fruste des vivaces végétativement très adaptées du type *N. indica*?, il est préférable de ne pas se prononcer, les affinités de *N. ezannoi* demeurant peu évidentes, à nos yeux¹. Il en est de même pour *N. bosseri* qui, lui, se singularise par sa simplicité végétative; malgré sa spécialisation florale, il semble prudent de le laisser de côté.

En résumé, les *Nymphoides* africano-malgaches constituent un ensemble d'espèces affines les unes des autres dont émergent 2 espèces relativement plus distantes; dans ce groupe d'espèces, on peut reconnaître une évolution multidirectionnelle, agissant dans des directions différentes de façon proba-

1. Différents faits tant morphologiques que géographiques (aire soudano-sahélienne septentrionale) pourraient suggérer pour cette espèce des affinités extra-africaines (par exemple *N. cristata* (Roxb.) Kuntze).

blement simultanée, et aboutissant à une spéciation importante à l'échelle du continent africain.

3. — CONCLUSION BIOGÉOGRAPHIQUE

Si l'on compte actuellement 13 espèces de *Nymphoides* en Afrique (y compris Madagascar), nous avons vu qu'une seule, *N. indica*, est pantropicale, toutes les autres étant limitées au continent, et parfois même à une région très restreinte. Une diversification spécifique s'est donc développée sur le continent africain, produisant des espèces couvrant une large part du continent (*N. brevipedicellata* ou *forbesiana* par exemple) ou au contraire des endémiques étroitement localisées (*N. tenuissima* ou *guineensis* par exemple). Ce phénomène de spéciation est assez remarquable par le haut degré d'évolution de certains de ses produits : parmi les endémiques africaines ou malgaches se rencontrent des espèces qui se placent au plus haut niveau de spécialisation dans le genre. Par contre, les formes les plus primitives ne sont qu'incomplètement représentées sur ce continent. Cela permet de supposer que l'explosion spécifique des *Nymphoides* africains est un phénomène tardif, secondaire à la dispersion des grands éléments de la famille : le genre *Nymphoides* s'est diversifié en Afrique, mais son origine doit probablement être recherchée ailleurs.

Les genres *Nymphoides* et *Villarsia* ont l'intérêt de montrer, l'un et l'autre, une gamme de caractères évolutivement significatifs, et l'on peut remarquer que les éléments les plus primitifs semblent particulièrement nombreux dans la région australienne, avec des irradiations en Asie, et à Madagascar et en Afrique du Sud (*N. bosseri* et *N. thunbergiana*, ce dernier pouvant évoquer une forme ancestrale du groupe formé par la majorité des espèces africaines). De cette répartition très approximative des caractères primitifs on retire l'impression que le groupe *Villarsia-Nymphoides* pourrait avoir une origine australe, peut-être même gondwanienne; il ne faut cependant pas perdre de vue que l'une des espèces les plus typiquement primitives, *N. peltata*, a une répartition boréale, ainsi que le *Menyanthes trifoliata* lui-même : faut-il supposer que leur répartition actuelle est secondaire, ou relictuelle?

En fait, l'origine géographique de la famille des *Menyanthaceæ* dans son ensemble pose encore bien des problèmes; il faut souhaiter que des études ultérieures viennent résoudre certaines énigmes posées par ce groupe. S'il est assez restreint numériquement, bien que mondialement réparti, il présente un intérêt tout particulier des points de vues géographique, biologique, morphologique et évolutif; on peut même concevoir qu'une meilleure connaissance des *Menyanthaceæ* aiderait peut-être à une meilleure compréhension du vaste ensemble réunissant divers ordres de gamopétales, et où se placent les *Gentianales*. Les *Menyanthaceæ*, malgré leur haute spécialisation, conservent certains aspects qui en font, dans une certaine mesure, une unité-clef, une unité-lien, dont la place, dans les classifications phylogéniques futures, pourrait devenir privilégiée.

SOMMAIRE DES DEUX PARTIES

Introduction	227
HISTORIQUE	228
ÉTUDE CRITIQUE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES	230
Les principaux caractères classiques	230
Recherche critique des caractères distinctifs	231
But taxonomique et démarche suivie	231
Description synthétique du genre	232
Appareil végétatif	232
Stolons	234
Feuilles	237
Inflorescence	245
Fleur	247
Calice	247
Corolle	248
Androcée	250
Gynécée	253
Fruit	255
Capsule	255
Graines	259
Récapitulation des caractères	264
BIOLOGIE ET ÉVOLUTION	265
BIBLIOGRAPHIE	269

* * *

TAXONOMIE DES ESPÈCES AFRICANO-MALGACHES	405
Distinction des espèces	405
Clef dichotomique	408
Énumération des espèces	412
Espèces à exclure	442
Relations entre espèces	442
ESSAI SUR L'ÉVOLUTION DES <i>Nymphoides</i> AFRICANO-MALGACHES	446
Appréciation du degré d'évolution	446
Essai de synthèse entre relations taxonomiques et évolution	453
Conclusion biogéographique	454
INDEX COLLECTORUM	455

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - PARIS.



Raynal, Aline. 1974. "Le genre Nymphoides (Menyanthaceæ) en Afrique et à Madagascar. 2e partie : Taxonomie." *Adansonia* 14(3), 405–458.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/281063>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/296817>

Holding Institution

Muséum national d'Histoire naturelle

Sponsored by

Muséum national d'Histoire naturelle

Copyright & Reuse

Copyright Status: In copyright. Digitized with the permission of the rights holder.

Rights Holder: Muséum national d'Histoire naturelle

License: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Rights: <http://biodiversitylibrary.org/permissions>

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.