MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE
NOUVELLE SÉRIE
Série B, Botanique
TOME XVI
FASCICULE 2 ET DERNIER

M. KERAUDREN

RECHERCHES SUR LES CUCURBITACÉES DE MADAGASCAR

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)
1968

P 260 C2

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série B, Botanique

TOME XVI

FASCICULE 2 ET DERNIER

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1968

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série B, Tome XVI, Fasc. 2 et dernier.

RECHERCHES SUR LES CUCURBITACÉES DE MADAGASCAR

par

Monique KERAUDREN

SOMMAIRE

Pages

AVANT-PROPOS 127

INTRODUCTION HISTORIQUE GÉNÉRALE 131

1. L'évolution des idées sur la classification 133
2. Les critères morphologiques et anatomiques de discrimination 136

PREMIÈRE PARTIE. — ÉTUDE TAXINOMIQUE DES CUCURBITACÉES DE MADAGASCAR.

Chapitre I : DOCUMENTS COMPARATIFS 139

A. Récoltes et bibliographies anciennes 139
B. Résultats des recherches récentes 140
C. Les données de la caryosystématique 142
D. Les données de la palynologie 146

Chapitre II : LIMITES, VALEUR ET CLASSIFICATION DES TAXONS 163

A. Description sommaire critique et hiérarchisation des taxons 163
B. Caractères de la famille à Madagascar 172
C. Clés des genres 173
D. Discussions 176

Chapitre III : ÉLÉMENTS DE CHOROLOGIE COMPARÉE 181

A. Les territoires phytogéographiques de Madagascar 181
B. Distribution des genres et espèces à Madagascar 182
C. Place des genres et espèces malgaches dans la chorologie générale de la famille 186
D. L'endémisme malgache : son importance par rapport aux endémismes locaux africains et indiens 190

DEUXIÈME PARTIE. — ÉTUDE DESCRIPTIVE ET COMPARATIVE DE QUELQUES ORGANES.

Chapitre I : APPAREIL VÉGÉTATIF (les axes et les vrilles) 195

A. Existence des vrilles 195
B. Historique et problèmes posés chez les Cucurbitacées 196

Source : MNHN, Paris

Pages

C. Observations sur les espèces malgaches 199
1. Apparition des vrilles 199
2. Complexe modulaire et disposition des vrilles sur les rameaux 199
a. Les nœuds et la phyllotaxie 199
b. Les hélices foliaires 202
3. Les résultats de l'anatomie descriptive comparée 204
4. La vascularisation 214
D. Discussion et essai d'interprétation 215

Chapitre II : Appareil reproducteur 219
A. Les inflorescences 219
1. Historique 219
2. Matériel et techniques; limites de l'étude 221
3. Étude de quelques types d'inflorescences 221
B. La fleur mâle et l'androcée 225
1. Historique 225
2. Observations sur les genres endémiques malgaches 226
a. Genres à étamines entièrement libres 226
b. Genres à étamines coalescentes ou rapprochées 228
3. Tableau comparatif 228
4. Vascularisation de l'androcée 230
5. Conclusions 234
C. La fleur ♀ et le fruit 234
D. La symétrie florale 241
1. Les altérations de la symétrie 241
2. Diagrammes floraux de quelques genres malgaches 241

Troisième partie. — OBSERVATIONS SUR LA BIOLOGIE ET L'ÉCOLOGIE DES CUCURBITACÉES DE MADAGASCAR.

Chapitre I : Les particularités biologiques des cucurbitacées de madagascar.
A. L'appareil végétatif 247
1. Les « formes biologiques » 248
a. Généralités 248
b. Observations in vivo 248
c. Tableau récapitulatif 251
2. Les organes souterrains 251
a. Caractères morphologiques 251
b. Caractères anatomiques 252
c. Étude anatomique d'organes souterrains prélevés sur le terrain. 256
d. Observations écologiques 261
3. La lianescence 262
4. La succulence 265
5. Variation et variabilité 268
B. Appareil reproducteur et reproduction sexuée 270
1. Répartition des sexes 270
2. La pollinisation 272
3. Le fruit, la graine, la dissémination 273
4. La germination et la plantule 276

Source : MNHN, Paris

Pages

Chapitre II : Etude de quelques aspects de l'environnement 285

A. Description de quelques biotopes à Cucurbitacées 286

1. Le cadre géologique 286
2. Le cadre climatique 286
3. Les conditions stationnelles 290

a. Stations sur substrat calcaire rocheux 292

b. Stations sur substrat sableux 294

B. Diagramme synthétique 298

CONCLUSIONS :

1. Taxinomie 301
2. Cyto-taxinomie 302
3. Palynologie 302
4. Appareil végétatif 303
5. Organes reproducteurs 304
6. Biologie 305
7. Biogéographie 305

BIBLIOGRAPHIE 309

ILLUSTRATION : 33 figures, 11 tx., 13 pl.

Source . MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

En 1958, M. le Professeur HUMBERT, Membre de l'Institut, me proposa de poursuivre l'étude des Cucurbitacées de Madagascar dans le cadre de l'inventaire des ressources végétales de ce pays; il m'incitait à entreprendre la préparation d'un mémoire de thèse. Aux énigmes que posaient les recherches sur les spécimens malgaches s'ajoutaient des problèmes généraux liés aux caractères particuliers des Cucurbitacées : documents bibliographiques et collections délicats à expliciter en raison de la dioécie, collectes originales dispersées et le plus souvent sans fruits. Les études préliminaires, surtout d'ordre historique, furent longues, hérissées d'écueils sur le plan de l'interprétation des textes des auteurs antérieurs.

C'est pourquoi ne débutèrent qu'en 1960 les descriptions de nouvelles unités génériques découvertes à Madagascar; la synthèse des connaissances systématiques, objet d'un volume séparé (Flore de Madagascar et des Comores, 1966), bénéficia grandement des enseignements précieux prodigués par M. le Professeur HUMBERT auquel je ne saurais manquer d'exprimer mon déférent attachement (*).

S'il tire sa documentation de base du précédent, le présent travail est très différent et doit sa forme actuelle à M. le Professeur PLANTEFOL, Membre de l'Institut, qui, avec une très grande bienveillance, voulut bien accepter de prendre connaissance de mon manuscrit, me faisant part, à plusieurs reprises, de ses critiques, me conduisant à rechercher à la fois précision et concision. En outre, M. le Professeur PLANTEFOL me fait l'insigne honneur de présider le jury de ma thèse; que ces lignes lui confirment le témoignage respectueux de ma très profonde gratitude.

J'ai trouvé auprès de M. le Professeur EICHHORN, non seulement les conseils les plus éclairés, mais surtout les encouragements sans lesquels ce travail n'eût pas été réalisé; les nombreux entretiens qu'il m'accorda furent à l'origine de notables améliorations de ce texte. Je suis très sensible à sa présence parmi les membres de mon jury et ne saurais trop lui renouveler ma vive reconnaissance.

La dette contractée à l'égard de M. le Professeur SCHNELL est considérable. Malgré ses charges universitaires et internationales, il s'attacha, avec une grande affabilité et une infatigable patience, à analyser mes résultats, attirant mon attention sur de nombreux points demeurés trop obscurs, orientant mon travail vers d'utiles vérifications. En me faisant bénéficier de son irremplaçable expérience personnelle dans l'étude des végétaux tropicaux, M. le Professeur SCHNELL me permit d'éviter des erreurs d'interprétation dues à l'examen d'un matériel trop restreint parfois en raison de son extrême rareté ou de sa fragilité hors des conditions naturelles. C'est un très agréable devoir de lui exprimer mes sincères remerciements d'avoir bien voulu consacrer un temps précieux à coordonner l'exposé de mes recherches.

(*) Au cours de l'impression de ce mémoire, nous avons eu la grande tristesse d'apprendre le décès M. le Professeur Henri HUMBERT, le 20 octobre 1967.

Source : MNHN, Paris

Mes divers travaux purent être menés à bien grâce à deux missions à Madagascar. Si, sur l'initiative de M. le Professeur HUMBERT, ces missions furent mises au point, la compréhension de M. le Professeur AUBRÉVILLE, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum et de M. le Professeur HEIM, Membre de l'Institut, alors Directeur du Muséum, fut pour beaucoup dans leur réalisation. Auprès de l'Assemblée des Professeurs du Muséum et de la Commission de Biologie végétale du C.N.R.S., leur intervention fut déterminante pour l'obtention d'une indispensable aide matérielle en diverses occasions. Qu'en cette page, l'un et l'autre veuillent bien trouver l'expression de ma grande reconnaissance.

J'ai eu la chance, à Madagascar, d'effectuer en la compagnie d'éminents spécialistes, plusieurs périples. Les inépuisables connaissances de M. le Professeur LEANDRI furent d'un grand secours pour me familiariser avec la flore malgache; M. BOSSER accepta, à deux reprises, de partager les difficultés de voyages dans des régions peu explorées. J'ai pu profiter des facilités offertes par les autorités administratives et scientifiques de Madagascar, spécialement le Service des Eaux et Forêts, le Service Anti-Acridiens, l'Institut de Recherche sur les Cotons et les Fibres tropicales, l'Institut de Recherche Agronomique de Madagascar, les services de la Faculté des Sciences de Tananarive et l'Institut de Recherche Scientifique de Madagascar, alors placé sous la direction de M. le Professeur MILLOT, Membre de l'Institut.

C'est au Laboratoire de Phanérogamie que s'est élaboré en grande partie ce mémoire, parallèlement à la rédaction d'ouvrages de floristique tropicale. Que tous ceux, collègues, secrétaire, dessinatrices, spécialistes des herbiers, qui m'apportèrent leur aide technique, reçoivent ici mes très vifs remerciements.

J'aurai garde d'oublier que certaines de mes recherches ne pouvaient être poursuivies que grâce à des enseignements acquis dans des laboratoires spécialisés. Madame MANGENOT, au laboratoire de M. le Professeur MANGENOT, à Paris puis à Orsay, me donna les moyens de réaliser des études de cytologie; Madame VAN CAMPO m'ouvrit les portes du Laboratoire de Palynologie des Hautes Études, au Muséum, mettant à ma disposition les appareils nécessaires, n'hésitant pas à interrompre des travaux en cours pour m'accorder, à plusieurs reprises, l'aide de ses collaborateurs.

M. le Professeur BOUREAU me suggéra des recherches complémentaires d'anatomie et je trouvais également un accueil toujours favorable auprès de M. le Professeur HAMEL, au Laboratoire de Biologie Végétale Appliquée du Muséum où M. Ch. FUCHS m'indiqua ses techniques de recherche personnelles.

A tous ceux auxquels je suis redevable d'une aide constructive, je voudrais adresser l'assurance de ma reconnaissance.

Je ne puis négliger de rappeler le concours qui me fut apporté par M. J. MARNIER-LAPOSTOLLE (Saint-Jean-Cap Ferrat), MM. ROSE et SEMBLAT (Serres du Muséum), M. W. RAUH (Heidelberg) qui assurèrent la survie du matériel vivant récolté à Madagascar.

Plusieurs chercheurs étrangers s'intéressant à des problèmes parallèles m'apportèrent leur collaboration : Madame FERNANDÈS (Coimbra), M. C. JEFFREY (Kew) et M. H. STRAKA (Kiel).

La comparaison des documents me fut largement facilitée par MM. les Directeurs des divers Instituts Scientifiques : British Museum (Londres), Royal Botanic Gardens (Kew), Jardin Botanique (Bruxelles), Instituts Botaniques d'Hambourg, Florence, Coimbra, Munich, Zurich.

Pour les remarques dont ils me firent part, et bien que sur divers problèmes nos conceptions se soient parfois trouvées en contradiction, je ne manquerai pas d'associer

Source : MNHN, Paris

à ceux envers qui je suis redevable, mes collègues et amis G. CUSSET et G. AYMONIN, ajoutant que ce dernier prit, avec M. P. GUEX, une part active dans la préparation matérielle de mon mémoire. Qu'ils acceptent ici un grand merci, que voudront bien partager M. J. BÉVIN et mon frère François.

Sans oublier combien fut réconfortant l'appui moral de mon oncle et de mes frères et sœurs, je voudrai aussi dire ma reconnaissance envers mon père qui a suivi de près ces longues années d'études et de recherches et m'a toujours encouragée à persévérer dans le travail entrepris. Que ce mémoire soit un gage de toute mon affection.

Je tiens enfin à remercier tout spécialement l'Assemblée des Professeurs du Muséum qui a bien voulu examiner la possibilité d'imprimer cette étude dans les « Mémoires du Muséum ».

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION
HISTORIQUE GÉNÉRALE

La compréhension, tant au point de vue systématique que biogéographique, de la famille des Cucurbitacées est rendue très difficile en raison de l'intervention, depuis plusieurs millénaires, des activités humaines.

Si les céréales, divers arbres fruitiers, de nombreuses Légumineuses, deux ou trois Palmiers, sont parmi les végétaux dont on connaît l'utilisation certaine par l'homme depuis les périodes proto-historiques, plusieurs Cucurbitacées, tels les Concombres et les Pastèques, figurent dès une haute antiquité aux menus des peuples de l'Inde et de la Chine. Mais il est bien probable que la Perse, l'Arabie et l'Égypte devinrent vite les centres historiques qui favorisèrent l'expansion de la culture des Melons vers la Méditerranée, celle des Pastèques vers l'Afrique. On doit pourtant tenir compte du fait que des migrations humaines plus anciennes auraient pu amener en occident certaines espèces sauvages non améliorées, mais déjà utilisées par l'homme.

Nous pouvons rappeler ici que l'Ancien Testament mentionne l'emploi de la farine pour neutraliser l'amertume des Coloquintes ramassées par erreur par le serviteur d'Élisée (2e Livre des Rois).

Il y a seulement quelques décades, nul ne pensait à l'origine américaine de certaines Cucurbitacées à fruits charnus; pourtant, aujourd'hui, les ethnobotanistes, les préhistoriens admettent que l'Amérique Centrale et surtout les régions qui s'étendent du Mexique au Pérou, fournirent au reste du Monde certaines des espèces les plus cultivées, telles la Citrouille, le Potiron et peut-être même les Calebasses (*Lagenaria*). Les civilisations précolombiennes utilisaient en effet ces plantes, mais on sait aussi que certaines furent employées par les Chinois à l'époque de Jésus-Christ (HAUDRICOURT et HÉDIN).

Ce n'est pourtant, semble-t-il, que vers le XVIIIe siècle que la Citrouille fut largement introduite en Europe, bien qu'on en trouve des figurations dès le Moyen-Age, et que les premiers ouvrages de botanique descriptive, tels ceux de DODŒNS, de FUCHS, de MATTHIOLUS la signalent; ce dernier auteur, qui fut souvent utilisé par LINNÉ au même titre que BAUHIN ou TOURNEFORT, avait donné les illustrations de 7 espèces, incluant, outre des plantes cultivées, la Bryone (sous le nom de *Vitis alba*), le *Momordica* (sous le nom de *Balsamina*) et l'*Ecballium* (sous le nom de *Cucumer sylvestris*).

Quant aux Calebasses, IBN BATOUTA, voyageur marocain dont on cite souvent les observations, les signalait en Afrique Noire au XIVe siècle.

Il est probable qu'à Madagascar, la venue des explorateurs européens est très postérieure à l'introduction de la plupart des espèces habituellement consommées (Melons, Pastèques), ou utilisées dans la petite industrie familiale, telles les Calebasses, les Éponges végétales, etc... Certaines de ces plantes figurent d'ailleurs dans la tradition

Source : MNHN, Paris

populaire, puisque les Aloala, ces poteaux de bois sculptés qui se dressent au-dessus des tombeaux mahafaly, supportent parfois, à leur sommet, des représentations schématiques de quelques fruits remarquables de Cucurbitacées.

Sur les marchés, on remarque d'ailleurs, même en pleine brousse, combien est grande la place qu'occupent ces plantes dans la nourriture locale : des monceaux de Pastèques (« Voasava », *Citrullus lanatus*), de « Chouchoutes » (*Sechium edule*), sont offerts à la vente, tant pour la consommation de la pulpe charnue et juteuse, qui constitue une des rares réserves d'eau dans les zones désertiques, que pour l'utilisation des graines ou des péricarpes.

En dehors des plantes à large répartition, il existe à Madagascar certains fruits vendus sur les marchés que l'on ne connaissait au siècle dernier que par cet intermédiaire, et que les explorations botaniques ont fait découvrir dans la nature : il s'agit de fruits en forme de grosses poires, pouvant atteindre 10-15 cm et contenant d'énormes graines oléagineuses, parmi les plus volumineuses qui soient recensées dans la famille. Ces plantes ont été appelées *Ampelosicyos* par DU PETIT THOUARS (1806) et les autochtones continuent à consommer leurs graines grillées comme celles de l'arachide. Mais parmi les nombreuses plantes alimentaires qui furent signalées au siècle dernier, seules certaines d'entre elles font, encore aujourd'hui, l'objet d'un commerce.

On comprend aisément ainsi quelle est la complexité des problèmes à résoudre dès que l'on veut s'attacher à déterminer l'importance de la flore de Cucurbitacées d'un territoire limité, puisqu'il pèse encore de nombreuses incertitudes, non seulement sur la définition exacte des formes sauvages d'espèces cultivées, mais aussi sur leurs localités d'origine à l'état spontané.

SORNAY, BOIS, GUYOT, HAUDRICOURT et HÉDIN admettent qu'une vingtaine de genres (sur 80 à 100 actuellement connus) furent largement cultivés à travers toutes les régions tropicales du monde; on fit aussi de nombreuses tentatives d'introduction; on ne peut donc que montrer une très grande prudence lorsqu'on émet une opinion sur la signification globale d'un inventaire régional des représentants de la famille des Cucurbitacées.

En ce qui concerne le territoire malgache, les premières observations botaniques suivies furent faites par Henri PERRIER de la BATHIE de 1896 à 1933.

Mais c'est après la publication des derniers travaux monographiques de COGNIAUX (1924) que le Professeur H. HUMBERT devait effectuer à Madagascar les découvertes les plus exceptionnelles relatives à la famille que nous étudions. En essayant de réaliser, pour la Grande-Ile, un premier inventaire, nous avons naturellement dû, tout d'abord, tenter de placer tous les échantillons récoltés dans les classifications existantes. Souvent, il nous fut impossible d'effectuer des rapprochements, ce qui nous incitait à proposer la création d'unités systématiques nouvelles.

Justifier ces créations demeure parfois très délicat; c'est pourquoi il nous a semblé utile de rappeler tout d'abord ce que furent les bases de la connaissance des Cucurbitacées avant d'examiner dans quelle mesure étaient employés les critères morphologiques et anatomiques.

N. B. 1° Nous avons adopté dans l'ensemble de notre texte l'emploi des termes : taxon (pluriel taxons) et taxinomie.

2° Les systématiciens établissent leurs descriptions à partir de spécimens de référence que l'on nomme *types*. Il existe plusieurs sortes de types. On convient de citer les échantillons étudiés (exsiccata d'herbiers, plantes vivantes en serre, etc.), sous une forme abrégée mentionnant le nom du collecteur suivi, quand il existe, d'un nombre qui situe chronologiquement et géographiquement la récolte.

Source : MNHN, Paris

1. L'ÉVOLUTION DES IDÉES SUR LA CLASSIFICATION.

A des titres divers, les végétaux aujourd'hui rangés dans la famille des Cucurbitacées retinrent l'attention des auteurs anciens, tels que PLINE, COLUMELLE, qui parfois discutèrent l'attribution de certains noms, grecs, égyptiens ou latins : *Melo*, *Sicyos*, *Cedrostes*, *Melothrion*, par exemple.

Dès 1700, TOURNEFORT range 10 unités génériques de Cucurbitacées (auxquelles il joint le genre *Tamnus*), dans la section 7 de sa première classe « *herbis et suffruticibus* » : *Bryonia*, *Sicyoides*, *Momordica*, *Cucumis*, *Melo*, *Pepo*, *Melopepo*, *Anguria*, *Cucurbita*, *Colocynthis*. RAY (1704) considère seulement 4 genres (*Cucurbita*, *Colocynthis*, *Melo*, *Cucumis*), comprenant 13 espèces comme faisant partie de son livre 12 « *herbae enangiospermae pomiferae et bacciferae* ».

LINNÉ (1753), a regroupé, dans une unité supérieure, les « *Monoecia Syngenesia* », un certain nombre de genres, tels les *Trichosanthes*, les *Momordica*, les *Cucurbita*, les *Cucumis*, les *Bryonia*, les *Fevillea*, le *Sicyos*, comprenant ainsi une trentaine d'espèces.

Il semble que, dès 1759, Bernard de JUSSIEU (1), ait désigné, dans les collections du Jardin Royal de Trianon, un ordre naturel des Cucurbitacées, groupant les genres *Sicyos*, *Bryonia*, *Melothria*, *Cucumis*, *Cucurbita*, *Trichosanthes*, *Fevillea*, *Gronovia*, *Zanonia*. Pourtant, ADANSON (1763), cite treize genres que l'auteur des « Familles de Plantes » définit en tenant compte des caractères des tiges, des vrilles, des fleurs, des étamines; ADANSON parle même du pollen où il entrevoit deux grandes catégories, et donne le nom de « Briones » (*Bryoniae*) à sa 18e famille; les genres retenus sont : *Sicyos*, *Luffa*, *Bryonia*, *Melo*, *Cucurbita*, *Pepo*, *Anguria*, *Momordica*, *Elaterium*, *Penar-Villa* (= *Zanonia*), *Nhandiroba*, *Trichosanthes*, *Ceratosanthes*.

A. L. de JUSSIEU (1789) fait des Cucurbitacées, l'ordre II de sa classe XV appelée : « *Plantae dicotyledones apetalae stamina idiogyna seu a pistillo segregati* », et divise cet ordre en cinq unités inférieures ainsi délimitées :

- style unique, fruit uniloculaire monosperme (*Gronovia*, *Sicyos*);
- style unique, fruit uniloculaire polysperme (*Bryonia*, *Elaterium*);
- style unique, fruit multiloculaire polysperme (*Melothria*, *Anguria*, *Momordica*, *Cucumis*, *Cucurbita*, *Trichosanthes*, *Ceratosanthes*);
- plusieurs styles (*Cucurbitaceae dubiae* : *Fevillea* = *Nhandiroba*, *Zanonia* = *Penar-Villa*);
- Gen. Cucurb. Aff. (*Passiflora*, *Tacsonia*, *Papaya*).

Cette classification, par le fait qu'elle utilise les caractères de la fleur femelle et du fruit, est particulièrement originale.

Ultérieurement, LAMARCK reprendra lui aussi le nom de Cucurbitacées (1815), cette fois en en faisant une famille.

La première innovation importante fut celle d'A. DE SAINT-HILAIRE (1823), qui sépara certains genres dans une famille nouvelle, les Nhandirobées. Le premier monographe des Cucurbitacées, SERINGE (1828), accepte deux « tribus » : les *Nhandirobeae* et les *Cucurbiteae*, employant pour les distinguer des caractères de vrilles : « *cirrhi axillares pedunculares* » pour les premières, « *cirrhi laterales stipulares* » pour les secondes. SERINGE cite environ 190 taxons, parmi lesquels on s'accorde généralement à n'en reconnaître qu'une centaine de valables.

(1) Hort. reg... *methodi Jussiei Bernardi accomodatus*. Mns 1775-1776, p. 279-284.

Source : MNHN, Paris

Une autre innovation, mais celle-ci non retenue par la suite et citée simplement ici pour la curiosité historique, fut l'adoption du nom de « Ventracées » par l'Abbé Dulac, auteur d'une pittoresque Flore des Hautes-Pyrénées (1867).

C'est à Bentham et Hooker (1865) que l'on doit la première classification hiérarchisée, fondée sur les travaux d'auteurs nombreux tels Endlicher (1833), Wight (1834), Naudin (1859), etc. Sous le nom de « Séries », Bentham et Hooker, acceptent trois divisions essentielles, basées sur la position des ovules :

— ovules horizontaux..... *série* des *Plagiospermeae;*
— ovules dressés..... *série* des *Orthospermeae;*
— ovules pendants..... *série* des *Cremospermeae.*

Les 63 genres sont répartis en 8 tribus : *Cucumerinae* parmi les *Plagiospermeae*, *Abobrae* et *Elateriae* parmi les *Orthospermeae; Sicyoideae, Gomphogyneae, Gynostemmeae, Zanonineae,* et *Fevilleae* parmi les *Cremospermeae.*

Le Maout et Decaisne (1876), ne suivent pas les divisions de Bentham et Hooker et s'appuient sur la morphologie d'organes différents pour reconnaître des groupements du niveau de la tribu : 2 anthères 1/2, ovaire à 3 placentaires (*Cucurbita*, etc.), 1 anthère peltée, un placentaire multiovulé (*Cyclanthera*), 5 étamines, 1 placentaire (*Actinostemma*); ovaire uniloculaire, graine unique pendante (*Sicyos, Sechium*, etc.); ovaire 1-2-3 loculaire, graines dressées (*Echinocystis, Cayaponia*, etc.).

A. Cogniaux (1881), second monographe des Cucurbitacées, retient le système de Bentham et Hooker dans son intégrité, se bornant à modifier quelques définitions et quelques noms (les *Elaterieae* deviennent les *Cyclanthereae*). Plus de 80 genres et 600 espèces sont décrits. La classification générale est surtout basée sur le nombre des étamines, leurs modes de soudure, la forme et la position des loges, la composition de l'ovaire. Les grandes divisions permettant de limiter des groupes de genres s'appuient sur des données relatives à la corolle, au pistillode, au nombre de graines, à la disposition des étamines. La présence ou l'absence de disque à la base du style, la symétrie de la fleur (4-5 mérie), et plus rarement la nature des inflorescences et celle du fruit, paraissent à Cogniaux des caractères éminemment utilisables. C'est le premier ouvrage où l'on trouve des diagnoses de genres faisant mention, d'une façon brève mais souvent très exacte, des caractères du pollen.

Henri Baillon (1886), discutera et modifiera sensiblement la classification de Cogniaux, sans pourtant apporter beaucoup de données nouvelles sur le plan général, mais en précisant de nombreux points qui, plus tard, seront acceptés par Cogniaux lui-même. H. Baillon propose sept tribus, dans cet ordre : *Fevilleae, Sechieae, Perianthopodeae, Cucurbiteae, Melothrieae, Telfairieae*, avec 68 genres. Une telle conception voulait évidemment rendre compte du point de vue du grand morphologiste descripteur que fut Baillon, dont le jugement ne manquait pas de laisser une place assez large aux idées évolutionnistes.

Müller et Pax (1894) introduisent, dans la classification des Cucurbitacées, une nouvelle hiérarchisation des unités en adoptant les tribus et treize sous-tribus qui seront reprises par Cogniaux (1916), puis par Cogniaux et Harms (1924). Il nous paraît utile de donner une traduction de ce système qui est demeuré le seul proposé jusqu'à une date récente. (Nous citons les unités avec l'orthographe admise par les auteurs.)

A. Loges des anthères non en anneau horizontal.

a. Etamines à anthères libres ou simplement coalescentes à la base.

\+ 5 étamines, rarement 4 : *trib. I. Fevilleae.*

1. Graines pendantes :

— Ovaire triloculaire, fruit ne s'ouvrant pas, graines globuleuses : *sous-tribu Fevillinae;*

Source : MNHN, Paris

— Ovaire à 3 placentas, fruit uniloculaire, s'ouvrant à son extrémité, graines ailées : *sous-tribu Zanoninae;*

— Ovaire uniloculaire, fruit déhiscent, 2-3 graines sans aile, denticulées sur les bords : *sous-tribu Gomphogyninae.*

2. Graines horizontales nombreuses : *sous-tribu Thladianthiinae.*

++ 3 étamines, rarement 2, le plus souvent libres.

x. Anthères droites ou peu arquées : *tribu II. Melothrineae.*

1. Une anthère uniloculaire, les autres biloculaires :

— Graines horizontales :

= Styles insérés sur un disque annulaire ou cupuliforme : *sous-tribu Melothriinae;*

= Pas de disque, ou disque très réduit : *sous-tribu Anguriinae;*

— Graines dressées : *sous-tribu Dicaelosperminae;*

— Graines pendantes : *sous-tribu Sicydinae.*

2. Une anthère biloculaire, les autres tétra-loculaires : *sous-tribu Telfairiinae.*

xx. Loges des anthères contournées, condupliquées, ou tripliquées : *tribu III. Cucurbiteae.*

1. Graines horizontales, souvent très nombreuses :

— Corolle rotacée de type 5;

= Pétales non divisés : *sous-tribu Cucumerinae;*

= Pétales brièvement ou longuement fimbriés : *sous-tribu Trichosanthinae;*

— Corolle campanulée à 5 lobes : *sous-tribu Cucurbitinae.*

2. Graines dressées, 1-4 par loge : *sous-tribu Abobrinae.*

b. Étamines coalescentes plus ou moins en colonne : *tribu IV. Sicyoideae.*

B. Anthère paraissant unique, en anneau horizontal à déhiscence circulaire : *tribu V. Cyclanthereae.*

La classification de MÜLLER, PAX et COGNIAUX est très intéressante par le fait qu'elle laisse apparaître une hiérarchisation des caractères fort bien équilibrée dans chacune des subdivisions de la famille.

Nous y notons en particulier que, si les caractères des étamines semblent essentiels pour reconnaître des grandes divisions, des caractères très importants, telle la structure de l'ovaire, sont utilisés pour distinguer des sous-tribus dans les *Fevilleae;* en ce qui concerne les *Cucurbiteae,* il fallut faire appel à la fois à la position des graines et à la morphologie de la corolle pour établir une systématisation valable des sous-tribus.

Cependant, à l'époque où cette classification fut établie, les botanistes disposaient surtout des inventaires monographiques réalisés en herbier à partir des matériaux récoltés par des « voyageurs-naturalistes »; l'exploration méthodique des territoires tropicaux ne commença guère qu'avec quelques grandes flores qui aujourd'hui sont encore loin d'être achevées, et pour lesquelles on accumula, depuis 1920 surtout, non seulement des exsiccata d'herbiers, mais aussi des notes écologiques et phytogéographiques.

Il est donc normal qu'actuellement on soit amené à réviser certains points de vue et certaines notions en tenant compte des acquisitions les plus récentes.

Source : MNHN, Paris

2. Les critères morphologiques et anatomiques de discrimination.

Comme le montrent les diverses classifications précédemment mentionnées, la hiérarchisation des caractères employés a considérablement varié. On a utilisé des éléments comparatifs tirés de la morphologie de l'appareil végétatif comme de la morphologie de l'appareil reproducteur, mâle ou femelle.

Mais un fait demeure certain, c'est que toute définition d'un taxon nécessite, la plupart du temps, en raison de la dioecie très fréquente, l'utilisation d'un double matériel. On conçoit aisément qu'il existe ici une difficulté vis-à-vis des problèmes de systématique (typification).

Les taxinomistes, constatant la présence de structures stables, ont défini les valeurs relatives de celles-ci pour établir leurs classifications. Il était bien évident, cependant, que, dès 1828, Seringe posait le problème du critère « *vrille* » pour la distinction d'unités systématiques. Au surplus, en 1876, Le Maout et Decaisne utilisent les structures ovariennes, laissant entrevoir leur complexité.

Enfin, Müller et Pax, puis Cogniaux, reconnaissant la grande variété de disposition des étamines, donnent à l'androcée une très nette valeur discriminative.

Naturellement, à mesure que s'étendait la connaissance de nouveaux taxons, s'ébauchaient aussi des possibilités accrues de comparaison; de là naquirent les travaux de morphologie comparée qui suscitèrent, entre 1850 et 1900, tant de controverses à propos des Cucurbitacées.

On ne parvint d'ailleurs nullement à des conclusions pleinement satisfaisantes, qu'il s'agisse du problème de l'interprétation des vrilles, de la définition des étamines dites, dans tous les ouvrages descriptifs, uniloculaires (c'est-à-dire seulement à 2 sacs polliniques) ou biloculaires (c'est-à-dire à 4 sacs polliniques), ou de l'évolution des structures placentaires. Lestiboudois, Baillon, Van Tieghem et Hagerup laissèrent d'importants travaux sur lesquels il est indispensable de se pencher à nouveau aujourd'hui, même lorsqu'il s'agit de réaliser des recherches de systématique descriptive.

Plus récemment, divers auteurs tentèrent d'étayer les classifications par de nouvelles données, spécialement celles de la morphologie des pollens et celles de l'anatomie. Mais ce dernier critère s'est avéré parfois défectueux, peut-être en raison de la nature volubile qui caractérise plusieurs organes des Cucurbitacées. Aussi a-t-on voulu trouver des caractères anatomiques stables dans la structure d'éléments théoriquement non influencés par la « lianescence » des tiges, et l'on a cherché à utiliser les dispositions des tissus vasculaires et sclérenchymateux des pétioles (Chakravarty).

La découverte, à Madagascar, d'un matériel d'étude nouveau paraissant digne d'être exploité sous divers aspects, fournissait l'occasion d'apporter un complément aux observations qui, jusqu'à présent, avaient été réalisées essentiellement sur des plantes cultivées ou très largement réparties.

C'est pourquoi, après avoir mis en évidence les résultats généraux de l'étude taxinomique (la partie purement descriptive de cette étude constituant le volume de la 185e famille de la Flore de Madagascar et des Comores), nous avons essayé de dégager les principaux caractères morphologiques et anatomiques des Cucurbitacées endémiques de l'île.

Grâce à deux courts séjours effectués à Madagascar, nous avons pu retrouver un certain nombre de plantes dans leurs stations naturelles; nous avons regroupé ces observations dans une troisième partie, réservant une large place à l'étude des particularités biologiques en liaison avec l'autécologie.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

Étude taxinomique des Cucurbitacées de Madagascar

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

DOCUMENTS COMPARATIFS

L'étude systématique d'une famille quelconque, même menée simplement à l'échelle régionale, nécessite obligatoirement, aujourd'hui, l'utilisation de documents comparatifs qu'ils n'est pas possible d'ignorer.

Ces documents sont de trois ordres : matériel constitué par les prélèvements effectués dans la nature par les voyageurs et conservés dans les collections d'histoire naturelle; observations réalisées directement sur le vivant au cours de prospections; descriptions et commentaires laissés par les auteurs antérieurs à propos de leurs récoltes et de leurs voyages.

Nous examinerons donc successivement les récoltes et la bibliographie anciennes, les résultats des recherches récentes de systématique, avant d'exposer les conséquences éventuelles de l'application de méthodes d'investigation nouvelles : la caryologie et la palynologie.

A. Récoltes et bibliographie anciennes.

Il n'est guère possible de situer exactement dans le temps la date de la première mention de l'existence de représentants de la famille des Curcurbitacées dans la Grande Ile de Madagascar. Les rapports des voyages de DE BRY (1601), où sont figurées les plus anciennes silhouettes connues des Didiéréacées et des Baobabs, ne paraissent pas faire mention de fruits comestibles que l'on puisse rapporter aux melons ou aux concombres. Toutefois, signalons, d'après GRANDIDIER, que les premiers navigateurs et religieux qui aient laissé des écrits ont fait mention de la présence de melons d'eau et de pastèques dès 1619.

Il est assez difficile, au sujet de ces deux plantes, de savoir si elles furent introduites par les Européens, mais les Jésuites de Ménabé constataient, en 1617, l'échec d'un essai de culture de citrouille. En 1646, on rapporte qu'un colon anglais fit, dans les bois, des cueillettes de melons d'eau. On peut également supposer que l'introduction des Cucurbitacées a pu se faire sur la côte orientale par les Malais ou sur la côte occidentale par les Africains.

Mais ces recherches n'auraient guère qu'un intérêt rétrospectif, puisque, de toutes manières, on ne pourrait tenir compte des citations antérieures à 1753 (LINNÉ, *Species Plantarum*) que pour l'histoire des découvertes.

Les plus anciennes indications concernant une plante autochtone, que nous ayons retrouvées dans la littérature, sont celles de A. AUBERT DU PETIT-THOUARS, qui fit sur le terrain, en 1786, la découverte de l'échantillon qu'il décrivit, en 1806, sous le nom d'*Ampelosicyos scandens* Thouars.

Source . MNHN, Paris

Bien que peu abondantes, les anciennes récoltes de Cucurbitacées ont constitué néanmoins un matériel d'étude fort important : COMMERSON (1770), A. DU PETIT-THOUARS (1786), PERVILLÉ et RICHARD (début du XIX^e siècle), GOUDOT (1833-1836), BERNIER (1834), BOIVIN (1847-1852), A. GRANDIDIER (1865), BARON (1872-1902), RUTENBERG (1878), HILDEBRANDT (1881-1883), LE MYRE DE VILLERS (1887), SCOTT ELLIOT (1888-1892), CATAT (1889-1890), PAROISSE (1897), DECORSE et ALLUAUD (fin du XIX^e siècle). Les documents d'herbiers accumulés par ces voyageurs ont naturellement été dispersés un peu partout en Europe. L'exploitation systématique en fut faite surtout par le monographe COGNIAUX (1881-1924) qui décrivit en particulier, pour la première fois, le genre endémique *Trochomeriopsis*. Mais aux serres du Muséum, NAUDIN avait reconnu le *Pylogyne lucida* et le *Lagenaria mascarena* (1862-1866) comme espèces nouvelles, sur du matériel malgache.

Étudiant spécialement les récoltes de BARON, BAKER (1884) cite, pour Madagascar, les espèces suivantes :

Trochomeriopsis madagascariensis Baker (= *Zehneria emirnensis*);
Raphidiocystis brachypoda Baker;
Raphidiocystis sakalavensis Baker (= *R. brachypoda*);
Melothria emirnensis Baker (= *Zehneria emirnensis*);
Zehmeria emirnensis (?), échantillon actuellement inconnu.

BARON a d'ailleurs mentionné de nouveau ces plantes dans son *Compendium des plantes malgaches* publié de 1901 à 1907.

En 1896, la venue d'Henri PERRIER DE LA BÂTHIE marque le début des grandes prospections d'histoire naturelle à Madagascar. C'est du reste à la suite d'une démarche du baron Eugène PERRIER DE LA BÂTHIE auprès du Professeur E. BUREAU, alors titulaire de la chaire de Botanique au Muséum, que l'Etablissement bénéficia des récoltes et des observations extraordinairement fructueuses réalisées à Madagascar par Henri PERRIER DE LA BÂTHIE. Cet ensemble demeure à l'origine des explorations et des recherches fondamentales constituant, aujourd'hui encore, la base essentielle de l'œuvre d'inventaire des richesses végétales réalisées à Madagascar par le Professeur HUMBERT.

Les *types* de nombreuses Cucurbitacées sont fondés sur les récoltes de Henri PERRIER DE LA BÂTHIE. Parmi les autres collecteurs dont les spécimens furent très importants pour la connaissance de cette famille, à Madagascar, nous devons citer H. HUMBERT, H. POISSON, R. DECARY et A. SEYRIG.

B. Résultats des recherches récentes.

Nous avons regroupé ici les travaux qui portent directement sur la flore de Madagascar et ceux qui en ont tenu compte bien qu'ils intéressent d'autres territoires : Afrique intertropicale, Mozambique, Afrique du Sud, Angola, Indes.

Étudiant les récoltes innommées provenant du Sud de la Grande Ile, H. HUMBERT devait reconnaître l'existence de deux genres nouveaux appartenant aux Cucurbitacées : *Xerosicyos* Humbert (1939) et *Zygosicyos* Humbert (1944). Ces plantes présentaient des caractères suffisamment exceptionnels pour que H. HUMBERT n'hésitât point à proposer de les grouper en une sous-tribu nouvelle au sein des Févillées, les *Xerosicyoinae*. A cette date on connaissait donc 4 genres endémiques à Madagascar, comprenant au total 6 espèces :

Ampelosicyos Thouars (1806);
Trochomeriopsis Cogn. (1881);
Xerosicyos Humbert (1939);
Zygosicyos Humbert (1944).

Source : MNHN, Paris

A cet inventaire s'ajoutent 11 genres et 21 espèces mentionnées dans la Grande-Ile par le monographe COGNIAUX (1924).

Depuis le début de nos travaux, nous avons mis en évidence la présence sur le continent malgache de 32 taxons spécifiques non signalés jusqu'à ce jour. Il s'agit d'abord de 7 espèces appartenant à 4 genres endémiques nouvellement décrits :

— *Seyrigia* Keraudren (1960), 4 espèces;
— *Zombitsia* Keraudren (1963), 1 espèce;
— *Lemurosicyos* Keraudren (1964), 1 espèce;
— *Tricyclandra* Keraudren (1965), 1 espèce.

En outre, nous avons reconnu l'existence des genres *Cucumella* Chiov., *Muellerargia* Cogn., *Oreosyce* Hook. f., *Kedrostis* Medik. et *Cayaponia* Manso (10 taxons spécifiques). Ces 5 genres, jamais notés à Madagascar, habitent soit l'Afrique, soit l'Indonésie ou l'Amérique du Sud. 17 espèces nouvelles ont été décrites parmi les genres antérieurement répertoriés : *Zehneria* Endl., *Peponium* Engler, *Corallocarpus* Welw., *Ampelosicyos* Thouars et *Xerosicyos* Humbert.

Signalons aussi que R. MARTINEZ CROVETTO, spécialiste des Cucurbitacées du Nouveau Monde, avait réalisé dans les Herbiers de Paris, un certain nombre d'observations sur les plantes malgaches. Nous avons pu bénéficier spécialement de ses notes sur le genre *Zehneria*.

En même temps que nous poursuivions des études destinées à réaliser l'inventaire des Cucurbitacées de Madagascar, s'effectuaient pour l'Afrique des revisions régionales ou monographiques dont il était nécessaire de tenir compte : R. et A. FERNANDES pour l'Angola, A. D. J. MEEUSE pour l'Afrique du Sud et C. JEFFREY pour l'Afrique occidentale et l'Afrique orientale. En particulier, C. JEFFREY a proposé (1961) une classification très nouvelle, mentionnant des résultats alors acquis sur les flores malgaches et indiennes. JEFFREY divise la famille en deux sous-familles :

I. *Cucurbitoideae*,
II. *Zanonioideae*, cette dernière nouvelle.

Parmi les *Cucurbitoideae*, il reconnaît 7 tribus :

— *Joliffieae* Schrad;
— *Cucurbiteae* Seringe;
— *Cyclanthereae* Schrad.;
— *Sicyoeae* Schrad.;
— *Abobreae* Naudin;
— *Trichosantheae* C. Jeffrey (avec une sous-tribu particulière, les *Ampelosicyoinae* C. Jeffrey);
— *Melothrieae* Endlicher.

Dans cette dernière tribu figurent les *Cucumerinae* où C. JEFFREY a regroupé les *Melothriinae* Pax et Muller (1889) et les *Calyptrosicyoinae* Keraudren (1959), reconnaissant toutefois que l'un et l'autre de ces taxons pourraient avoir la valeur de sous-tribus.

Quant aux *Zanonioideae*, elles ne comprennent qu'une seule tribu groupant 4 sous-tribus, les *Xerosicyoinae* Humbert (1944), ayant été incluses parmi les *Zanoniinae* PAX (1889)

C. JEFFREY n'ayant pas publié sa revision générale des genres sous forme d'une clé, il ne nous a pas paru souhaitable d'en établir une en interprétant son texte.

On doit souligner cependant que cette classification a fait intervenir, dans la plupart des cas, des caractères tirés de la position des ovules, du port d'insertion des étamines et de la structure des fruits.

Source : MNHN, Paris

Nous aurons l'occasion de discuter plus loin divers points ambigus de cette classification, spécialement en ce qui concerne la morphologie des vrilles, des styles ou des étamines.

A. D. J. Meeuse pour l'Afrique du Sud et Madame Fernandes pour l'Angola, le Mozambique et la Guinée portugaise, établirent récemment des clés de détermination, mais toutefois ne discutèrent pas les données générales de la classification. Les vues de ces auteurs ne sont d'ailleurs pas toujours concordantes avec celles de C. Jeffrey, surtout vis-à-vis de la définition de certains genres ou de certaines espèces.

Parmi les autres travaux récents sur la systématique des Cucurbitacées, il faut noter les inventaires très importants réalisés pour les Indes par Chakravarty (1959). Outre la description de plusieurs espèces nouvelles, cet auteur a discuté certains points de la « ségrégation » au niveau générique ou spécifique, soulignant que de nombreux caractères devaient être utilisés dans une détermination. Chakravarty admet 3 tribus ainsi définies :

— ovules horizontaux ou pendants, fleurs ♀ solitaires, 3 étamines, feuilles non composées : *Cucumerinae;*

— ovules et graines dressées, 3 étamines (ou une seule en anneau) : *Orthospermeae;*

— ovules pendants, fleurs petites, généralement en panicules, 5 étamines : *Zanonieae.*

Il conserve aux anthères et aux ovules une grande valeur discriminative. Ajoutons que cet ouvrage tient compte, d'une façon très évidente, des répartitions régionales et générales des taxons, mais que très peu d'indications concernent Madagascar.

Nous avons essayé, à la lumière de ces différents travaux, de mettre en place la systématique des Cucurbitacées malgaches dans la classification générale. Ces comparaisons nous ont permis de confirmer les distinctions de genres et espèces nouvelles. Il nous a semblé indispensable de compléter les données discriminatives traditionnelles par des observations sur des éléments peu étudiés jusqu'à ce jour (tout au moins pour les espèces sauvages de cette famille) : les garnitures chromosomiques et les pollens.

C. Les données de la caryosystématique.

Les systématiciens ont l'habitude d'établir la distinction des taxons en considérant uniquement les caractères morphologiques externes. Or, on le sait aujourd'hui, ces caractères traduisent deux manifestations différentes; certaines sont liées à l'existence d'un support héréditaire, d'autres ne sont que des aspects passagers, nullement inscrits dans le patrimoine héréditaire.

En réalité, les taxinomistes essayent, dans toute la mesure du possible, de baser leurs distinctions sur des caractères stables d'une population à une autre et, quand l'observation le permet, d'un territoire à un autre.

L'étude des caryotypes apporte fréquemment des éléments de discussion intéressants; c'est pourquoi, nous avons effectué, sur quelques espèces pour lesquelles notre matériel a été favorable, des recherches sommaires de caryologie nous permettant de déterminer la garniture chromosomique. La connaissance des nombres chromosomiques peut s'avérer importante en systématique.

I. Historique.

Strasburger (1910) et Bönicke (1911), inaugurèrent, semble-t-il, l'étude des garnitures chromosomiques chez les Cucurbitacées, en signalant les nombres trouvés chez quelques plantes communes de l'Europe. Mais l'étude active de cette famille ne commença véritablement qu'avec Meurmann et Kozhuchow (1925) qui étendirent

Source : MNHN, Paris

l'étude cytologique aux plantes cultivées. Puis ce furent les recherches de HEIMLICH (1927), de ERWIN RAU et HABER (1929), et de MAC KAY (1930-1931), qui précédèrent les importantes publications de KOZHUCHOW (1930-1937) sur des espèces cultivées d'origines géographiques variées.

Les travaux de WHITAKER (1933), RESENDE (1937), P. DANGEARD (1937), KURITA (1939), ARARATIAN (1939), LÖVE (1942), AFIFY (1944), SHIFRISS (1942), CHAKRAVARTY (1947), contribuent soit à vérifier de précédents résultats, soit à étendre à une multitude de pays la connaissance de nombres chromosomiques chez de nombreuses espèces, en Afrique, en Asie et en Amérique tropicales, comme en Russie.

La plupart des renseignements acquis furent repris et complétés dans les ouvrages de synthèse de DARLINGTON et JANAKI AMMAL (1945), DARLINGTON et WYLIE (1955), TISCHLER (1926-1928), Mlle DELAY (1951-1952), tout dernièrement par un groupe de chercheurs canadiens (index récapitulatif, 1956-1965) et ORNDUFF (1965-1967). Mais dans ces différents travaux, une très large place reste réservée aux espèces cultivées (en ce qui concerne les Cucurbitacées), appartenant à des genres variés (*Cucurbita*, *Cucumis*, *Benincasa*, *Luffa*, *Sechium*, etc.), ou à des plantes sans valeur économique, mais à large répartition (*Momordica*, *Bryonia*, *Trichosanthes*, etc.).

Des raisons utilitaires, et parmi elles, l'amélioration génétique des espèces ou races alimentaires, guidèrent d'ailleurs la majorité des travaux.

Les recherches plus récentes de S. et G. MANGENOT (1957-1958), de RILEY (1960) et de MIÈGE (1960-1962), ont apporté des précisions fort instructives pour l'Afrique tropicale dont presque aucune espèce sauvage n'avait, jusqu'à présent, fait l'objet de comptages.

On connaît aujourd'hui les nombres chromosomiques de plus de 60 espèces, réparties en plus de 20 genres.

2. ÉTUDE DE QUELQUES ESPÈCES MALGACHES.

a. *Matériel et méthodes.*

Pour effectuer ces études, il est absolument nécessaire de pouvoir fixer du matériel vivant, c'est-à-dire de tuer un organe de la plante contenant des éléments cellulaires en état de division active. Ces fixations peuvent être effectuées sur trois parties de la plante : la jeune étamine au cours de la formation des grains de pollens ou le jeune ovaire pendant la différenciation des ovules, et l'extrémité de la jeune radicule aux premiers stades de son développement.

Nous avons pu procéder à des fixations sur deux sortes de matériels (jeunes étamines, jeunes radicules). Dans les deux cas, nos fixations ont été effectuées suivant la méthode de NAWASHINE (1) ou de KRAFT (2).

Sur le terrain, nous avons fixé des jeunes boutons ♂ à divers stades de développement; les plus gros ont été ouverts avec la pointe d'un scalpel afin de faciliter l'action du produit.

Après le retour de mission, environ deux mois plus tard, ce matériel a été inclus dans de la paraffine suivant la technique classique, puis les coupes faites à 10 μ, ont été colorées selon la méthode de FEULGEN. Malheureusement, nous n'avons pu observer une seule plaque chromosomique avec des éléments bien différenciés et ce matériel ne nous a pas donné de résultats satisfaisants.

---

(1) La solution de NAVASHINE comprend : 10 % d'acide chromique, 4 % de formol, 1 % d'acide acétique.

(2) La formule KRAFT correspond à un mélange de deux solutions en quantités égales :
– Solution A : 1 gr d'acide chromique, 7 cc³ d'acide acétique, 92 cc³ d'eau distillée;
– Solution B : 30 cc³ de formol, 70 cc³ d'eau distillée.

Source . MNHN, Paris

Il est en effet très difficile d'observer les chromosomes dans les grains de pollen en formation, car il existe, pour chaque plante, une période très limitée et un état de développement particulier pendant lesquels la méiose est facilement observable. C'est pourquoi, sur l'ensemble du matériel (100 préparations correspondant à environ 2 000 coupes), nous n'avons obtenu que des résultats ne nous permettant aucun comptage significatif.

Par contre, les graines prélevées sur des échantillons au moment de la récolte dans la nature et avant la mise en herbier, ont conservé assez longtemps (du moins pour quelques espèces, tableau 11, pages 279-281), leur pouvoir germinatif. Nous avons placé ce matériel en étude à 27°; les extrémités des racines (zone de multiplication cellulaire), ont été prélevées sur les germinations obtenues, puis fixées selon la méthode de KRAFT.

Ensuite, après inclusion, nous avons pratiqué des coupes transversales dans ces extrémités de jeunes racines; ces coupes ont été colorées par l'hématoxyline ferrique. Ce colorant se fixe sélectivement sur les chromosomes et les nucléoles, facilitant ainsi le repérage des constituants du noyau. Nous avons ainsi monté environ 200 lames correspondant à une dizaine d'espèces. Nous admettrons, suivant l'acception traditionnelle, que le nombre $2n$ correspond au nombre sporophytique et que x désigne le nombre de base dans une série chromosomique.

b. *Résultats.*

Sur les 17 espèces, endémiques ou non, de Cucurbitacées mises en germination au laboratoire, 10 seulement nous ont donné des éléments utilisables en cytologie. Sur ces 10 espèces réparties en 7 genres, 8 sont endémiques, les deux autres appartenant au groupe de Cucurbitacées à large répartition et dont le nombre chromosomique avait déjà été publié par MAC KAY en 1931 pour le *Lagenaria siceraria* = *Lagenaria vulgaris* (la Calebasse) : $2n = 22$, et par WHITAKER en 1933 pour le *Citrullus Colocynthis* (la Coloquinte sauvage) : $2n = 22$.

L'observation chromosomique chez les Cucurbitacées n'est pas facilitée par la taille des chromosomes; ceux-ci, très petits, n'excèdent pas 3 μ et leurs formes varient beaucoup; ils sont en général assez épais.

En ce qui concerne les espèces endémiques, nous avons obtenu les chiffres suivants :

Lemurosicyos variegata (Cogn.) Keraudren :

— matériel : M. KERAUDREN 1012;
— étude : examen de 16 lames, totalisant 800 coupes environ, qui ont permis le comptage de 25 plaques chromosomiques;
— résultats : $2n = 24$, $x = 12$.

Peponium betsiliense Keraudren :

— matériel : M. KERAUDREN 457;
— étude : examen de 2 lames, totalisant 80 coupes, qui ont permis le comptage de 18 plaques chromosomiques;
— résultats : $2n = 24$, $x = 12$.

Kedrostis elongata Keraudren :

— matériel : M. KERAUDREN 1170;
— étude : examen de 10 lames, totalisant 300 coupes qui ont permis le comptage de 12 plaques chromosomiques;
— résultats : $2n = 48$, $x = 12$.

Source : MNHN, Paris

Lagenaria siceraria (Mol.) Standl. :
- matériel : Bosser 14757;
- étude : examen de 7 lames, totalisant environ 300 coupes qui ont permis le comptage de 10 plaques chromosomiques;
- résultats : $2n = 22$, $x = 11$.

Seyrigia Bosseri Keraudren :
- matériel : M. Keraudren 1515;
- étude : examen de 5 lames, totalisant environ 200 coupes qui ont permis le comptage de 10 plaques chromosomiques;
- résultats : $2n = 26$, $x = 13$.

Seyrigia multiflora Keraudren :
- matériel : M. Keraudren 1083;
- étude : examen de 2 lames, totalisant environ 80 coupes qui ont permis le comptage de 20 plaques chromosomiques;
- résultats : $2n = 26$, $x = 13$.

Seyrigia Humbertii Keraudren :
- matériel : M. Keraudren 640;
- étude : examen de 8 lames, totalisant environ 300 coupes qui ont permis le comptage de 25 plaques chromosomiques;
- résultats : $2n = 26$, $x = 13$.

Seyrigia gracilis Keraudren :
- matériel : M. Keraudren 912 et 991;
- étude : examen de 12 lames, totalisant environ 500 coupes qui ont permis le comptage de 36 plaques chromosomiques;
- résultats : $2n = 26$, $x = 13$.

Trochomeriopsis diversifolia Cogn. :
- matériel : M. Keraudren 727, 876, 1085;
- étude : examen de 27 lames, totalisant environ 1 000 coupes, qui ont permis le comptage de 78 plaques chromosomiques;
- résultats : $2n = 24$ (M. Keraudren 1085);
  $2n = 36$ (M. Keraudren 727);
  $2n = 48$ (M. Keraudren 876);
  $x = 12$.

Ces chiffres font apparaître un dédoublement des chromosomes correspondant sans aucun doute, à l'existence, dans la nature, d'individus polyploïdes. Si l'on prend $x = 12$, nous avons un diploïde normal $2n = 24$, un triploïde $2n = 36$, et un tétraploïde $2n = 48$. Il s'agit d'une espèce endémique, mais à large répartition dans l'île et les prélèvements furent effectués dans des populations différentes, éloignées de plus de 100 km les unes des autres. Nous n'avions cependant remarqué, sur le terrain, aucune variation dans la morphologie externe et les germinations étaient identiques, tant par leurs aspects, que vis-à-vis de la rapidité d'apparition de la radicelle.

La polyploïdie remarquable de cette espèce pourrait être interprétée comme celle des Didiéréacées du genre *Alluaudia* pour lequel Guervin (1961), estime qu'il s'agit d'une conséquence des difficiles conditions de vie de ces plantes, ces conditions souvent extrêmes favorisant l'apparition de méioses anormales.

Les résultats originaux que nous avons acquis sur les espèces endémiques malgaches dont les chromosomes ont pu être comptés, s'inscrivent tout à fait dans le cadre des travaux antérieurs.

Source : MNHN, Paris

On peut naturellement tenter de superposer une classification caryologique à la classification traditionnelle; on doit plutôt essayer de justifier soit certains rapprochements systématiques, soit de nouvelles subdivisions en considérant ce nouveau critère.

Les nombres chromosomiques trouvés confirment la légitimité du genre *Lemurosicyos* ($x = 12$), précédemment confondu avec le genre *Luffa* ($x = 13$).

Le genre nouveau *Seyrigia* est homogène, les quatre espèces ayant toutes $x = 13$.

En ce qui concerne l'ancienne tribu des *Cucumerinae*, on remarque une extrême hétérogénéité, qui d'ailleurs, est comparable à la multiplicité de forme des fruits chez les représentants de ce groupe. Les nombres x se situent en effet entre 7 (*Cucumis*, Heimlich 1927) et 13 (*Corallocarpus*, Miège 1960). Nous avons trouvé par exemple $x = 12$ chez le *Trochomeriopsis* et chez le *Kedrostis*. Il semble donc que des différences aussi sensibles soient de nature à justifier le démembrement de cette tribu, d'ailleurs aujourd'hui divisée.

Quant à la polyploïdie du *Trochomeriopsis* et celle probable du *Kedrostis elongata*, il ne s'agit pas d'un phénomène exceptionnel dans la famille; la polyploïdie est fréquente chez les espèces cultivées et Miège (1962) trouve un nombre hexaploïde ($n = 72$) chez le *Corallocarpus Welwitschii;* certaines espèces américaines à $n = 32$ (*Cyclanthera, Mahra*), furent considérées par Resende (1937) et Mac Kay (1931) comme ayant un nombre chromosomique de base $x = 8$.

La variation de la garniture chromosomique est suffisamment faible chez les plantes malgaches (au total $x = 7$ à $x = 13$), et ceci nous semble être un argument valable en faveur de l'hypothèse admettant la très grande homogénéité de la famille des Cucurbitacées. On rapproche souvent la famille des Cucurbitacées de celle des Passifloracées dont le nombre chromosomique est encore plus homogène ($x = 9$, Darlington 1945), pour tous les cas étudiés. Chez les Rubiacées, les nombres varient de $x = 9$ à $x = 17$, et chez les Campanulacées, de $x = 6$ à $x = 18$ (familles voisines).

Une comparaison faite sur les Cucurbitacées sauvages à l'échelle mondiale semble indiquer une assez grande homogénéité des garnitures chromosomiques pour les espèces qui furent étudiées à partir d'échantillons récoltés en Afrique. Les nombres x sont en effet 7, 11, 12, 13 et nos espèces endémiques de Madagascar y trouvent place. Les plantes de l'Est asiatique et de l'Amérique tropicale et intertropicale ne paraissent pas beaucoup plus dissemblables puisque les nombres varient de 7 à 13 pour les plantes jusqu'à présent étudiées en Chine, au Japon, et aux Indes, et de 8 à 12 pour celles jusqu'à présent étudiées en Amérique. Les nombres mentionnés les plus fréquemment pour les plantes américaines sont $x = 8$, $x = 10$, $x = 12$, et pour l'Asie, $x = 7$, $x = 9$, $x = 11$, $x = 12$. Il n'est pas naturellement possible de trouver la signification exacte de ces différences à l'échelle continentale surtout en raison du petit nombre d'espèces sur lesquelles on a jusqu'à présent poursuivi les recherches; il n'est pas trop invraisemblable de penser qu'elles ont non seulement une valeur évolutive comme le supposait Afify (1944), mais aussi un intérêt sur le plan de l'histoire des migrations et de l'origine ancienne des taxons.

D. Les données de la palynologie.

L'étude des pollens des Cucurbitacées malgaches a été réalisée dans le but de trouver de nouveaux critères valables de distinction à l'échelle générique sinon spécifique.

I. Historique.

Dès 1711, Geoffroy le Jeune, dans une planche de dessins représentant de « nombreux grains de poussière du sommet des étamines », donnait la première illustration connue d'un pollen d'une Cucurbitacée, celui du Potiron (*Cucurbita Pepo* L.). S'attachant essentiellement et presque exclusivement à l'étude du pollen du Potiron qui,

Source : MNHN, Paris

par sa grosseur, constituait un matériel de choix, un certain nombre d'auteurs du XVIII^e siècle ont peu à peu ajouté à la connaissance de l'aspect extérieur de ces grains de pollens; on peut citer : VERDRIES, von GLEICHEN, HEDWIG, NOHDEN, parmi d'autres.

Ce n'est cependant, nous semble-t-il, qu'au début du XIX^e siècle, qu'après LINK, KŒLREUTER, MOHL, MIRBEL et GUILLEMIN, J. B. AMICI (1824) signale, toujours à propos du pollen du *Cucurbita Pepo* L., qu'il « voit sauter de petites vessies en forme de cloche »; il signale, en outre, la présence d'un « petit couvercle opaque avec une épine ». C'est donc par le biais des premières études de biologie ou de physiologie du développement que s'ajoutent quelques découvertes sur la discontinuité de la membrane externe du pollen du Potiron, en particulier celle de l'existence du « pore germinatoire ». AMICI a donné une figure du *Cucurbita Pepo* L. avec de nombreux pores operculés, figuration reprise en 1835 par MIRBEL qui ajouta, sur une magnifique planche en couleur, un grain de pollen en formation et un autre en voie de germination.

En 1842, NÄGELI portait son attention sur les « traits distinctifs » dans la formation des pollens chez le *Cucurbita Pepo* L. et chez le *Bryonia dioica* Jacq.

Dans la deuxième moitié du XIX^e siècle, de très nombreux travaux seront réalisés sur le pollen du Potiron, mais aucun ne paraît apporter de nouveauté à propos de la morphologie : il s'agit presque toujours d'études sur le développement, la morphogenèse et même la cytologie. Nous retiendrons seulement que WARMING (1873), s'attache à d'autres genres que le *Cucurbita* et réalise ses observations sur le *Bryonia alba* L. et le *Cyclanthera pedata* Schrad. Mais en 1881, le monographe des Cucurbitacées, Alfred COGNIAUX, donne, dans ses paragraphes descriptifs sur les genres de cette famille, une indication sommaire des caractères des pollens; c'est la première fois qu'un travail mentionne des notes palynologiques sur des genres spontanés à Madagascar. Notons encore qu'en 1890, FISCHER figure le grain de pollen du *Cucurbita moschata* (Duch. ex Lam.) Duch. ex Poir.

C'est au début du XX^e siècle que plusieurs cytologistes américains et allemands s'intéressent aux stades de développement des étamines et du pollen de nombreux genres : *Fevillea, Micrampelis* (= *Echinocystis*), *Cyclanthera, Melothria* et naturellement *Cucurbita*, (KIRKWOOD, 1907; STRASBURGER, 1910; LUNDEGARTH, 1914; et JUEL, 1914).

Mais au regard de la morphologie des pollens de Cucurbitacées, l'ouvrage essentiel, qui semble avoir été ignoré de la plupart des botanistes et qui ne fut pas cité dans la bibliographie palynologique de l'important volume de ERDTMAN (1952), nous paraît être celui de A. ZIMMERMANN (1922). Cet auteur, dans son étude de biologie sur les Cucurbitacées, donne, pour la première fois, non seulement un tableau de mesures comparatives pour plus de 20 genres (avec des pollens d'un diamètre de 22 à 180 μ), mais aussi des schémas simplifiés qui mettent en relief la variété des ornementations de l'exine des pollens de cette famille. On doit remarquer toutefois que A. ZIMMERMANN n'a pas eu à sa disposition de matériel en provenance de la Grande-Ile.

De 1930 à nos jours, beaucoup d'analyses de miels ont mis en évidence la présence de pollen de Cucurbitacées, mais aucune n'intéresse directement le présent travail. Parmi les études de morphologie, citons celles de BATALLA (1940) sur des Cucurbitacées cultivées du Mexique, et celles de Lucy CRANWELL (1939) sur des Cucurbitacées de Nouvelle-Zélande. Le premier travail comportant des recherches sur le pollen des Cucurbitacées malgaches est celui de H. HUMBERT (1944), à l'occasion de l'étude d'un genre endémique nouveau qu'il venait de découvrir, le genre *Xerosicyos*. H. HUMBERT note la présence d'un pollen à trois sillons chez le *X. Danguyi*.

Toutefois, il nous faut signaler la toute récente note de Miss Priti AWASTHI, de l'Université de Lucknov (1960-1961). Pour la première fois, une étude de morphologie comparée des pollens de Cucurbitacées étend la connaissance palynologique de cette famille à douze genres et dix-huit espèces (avec des variétés). De plus, MARTICORENA (1963), a décrit brièvement le pollen d'un grand nombre de genres de Cucurbitacées inclus dans la classification générale de la famille proposée en 1961 par C. JEFFREY.

Source : MNHN, Paris

Tout dernièrement (1964), la botaniste soviétique ALECHINA a donné de bonnes illustrations de pollens d'espèces asiatiques à large répartition.

Tirant argument des observations de MARTICORENA, C. JEFFREY (1964, publ. 1965) a apporté à sa classification générale des Cucurbitacées (1961), des modifications faisant apparaître des rapprochements systématiques suggérés par certaines structures des pollens. Il réunit dans une tribu des *Cucurbiteae*, les plantes à exine échinulée, ce qui nécessita l'élévation au rang de tribu les *Benincasinae* autrefois incluses dans ce groupe.

2. TECHNIQUES D'ÉTUDE ET CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DES POLLENS.

Avant de préciser les résultats de notre travail palynologique sur les Cucurbitacées malgaches, il nous faut récapituler les notions descriptives élémentaires qui ont servi dans cette étude.

Nous avons adopté la nomenclature de la palynologie française (Mme VAN CAMPO, 1957-1959), mais les techniques utilisées sont celles de G. ERDTMAN (1940-1952) et celles de WODEHOUSE (1935).

Pour réaliser une étude approfondie, il est nécessaire d'éliminer la matière intérieure des grains et de leur donner ainsi l'aspect de pollens fossilisés. Les grains seront traités par un mélange d'anhydride acétique et d'acide sulfurique (acétolyse), puis décolorés par un produit chloré (chlorination). Il sera ainsi plus facile de mettre en évidence les caractères distinctifs des grains soumis à l'action de ces différents produits. Seule, la membrane la plus externe ou *exine*, sera conservée; l'*intine*, membrane interne, sera détruite par ces techniques de fossilisation. Dans l'exine, nous distinguerons deux membranes, l'une en contact avec l'intine : c'est l'*endexine;* l'autre extérieure et souvent très ornementée : c'est l'*ectexine*. Cette dernière membrane peut avoir une épaisseur différente aux pôles et à l'équateur du grain de pollen, et ses ornementations atteignent parfois une grande complexité. En effet, l'absence ou la présence d'ornementation de l'ectexine apporteront à notre étude morphologique de nombreux critères de différenciation. L'ectexine peut être entièrement lisse ou scabre [verruqueuse, fovéolée, gemmulée, clavée, baculée, réticulée, rugulée, fossulée, striée, insulée ou échinulée] (1); elle est souvent constituée par des éléments complexes (columelles, baculums), pouvant se souder entre eux ou se dédoubler. Nous porterons également notre attention sur l'épaisseur, l'une par rapport à l'autre, des deux parties de l'exine.

Certaines parties de l'exine s'amincissent et peuvent se déchirer : ce sont les zones germinales ou apertures, qui facilitent le passage du tube germinatif à la maturité du grain de pollen. Ces zones germinales se présentent sous différentes formes et la classification des pollens fait intervenir à la fois leurs formes et leur complexité. Pour comprendre plus facilement la forme des apertures, on utilisera la technique de WODEHOUSE qui consiste à monter des grains dans de la gélatine glycérinée pour les gonfler. Les apertures peuvent se présenter sous la forme de pores ou de sillons. Dans le premier cas nous avons des pollens *porés* (mono-tri-, polyporés), dans le second cas des pollens *colpés* (mono-, tri-, polycolpés). Souvent les sillons (ou colpus), peuvent être très complexes, alors les grains possédant une endoaperture sont dits grains *colporés*. Mais la distribution des apertures à la surface des grains est parfois irrégulière, d'où la complexité des types morphologiques aperturaux. Sur un pollen frais, les seules observations qu'il soit possible de faire concernent la forme générale : sphérique, sphéroïdale, ellipsoïdale, etc. Ces grains peuvent se présenter en tétrades,

(1) La définition de ces termes est celle précisée par Mme Van CAMPO dans «*Palynologie africaine*» (1957-1959).

Source : MNHN, Paris

en polyades ou le plus souvent isolés. On décrit et on oriente ces grains faisant partie de tétrades ou de polyades en fonction de la place qu'ils prennent au cours de l'organogénèse. Quant à la symétrie des grains isolés, elle s'établit uniquement en fonction de l'emplacement des zones germinales. Certains grains ne possédant ni axe ni plan de symétrie (1); d'autres ont seulement un plan de symétrie; mais tous ces cas sont rares. Beaucoup possèdent un axe mais pas de plan de symétrie : ce sont les pollens *hétéropolaires*. On appellera pollens *isopolaires* ceux qui auront à la fois un axe et un plan de symétrie perpendiculaire à cet axe. Les dimensions des grains de pollen seront établies ainsi :

P = longueur de l'axe dit proximalo-distal, mesurée entre les deux pôles;
E = diamètre de la coupe optique équatoriale.

Le rapport P/E servira à distinguer plusieurs types morphologiques de pollens :

P = E = pollens équiaxes;
P > E = pollens longiaxes;
P < E = pollens bréviaxes.

L'examen d'un pollen permet d'apprécier quatre types d'images. L'observation du plan qui fait apparaître les sillons dans leur intégrité est dite *méridienne*. Lorsqu'on modifie la mise au point du microscope pour obtenir, à partir de la vue méridienne, la plus grande silhouette du grain de pollen, on passe à la *coupe optique méridienne*.

L'observation du plan qui fait apparaître les extrémités des sillons du grain de pollen est dite *vue polaire*. L'espace compris entre les lignes joignant les sommets des sillons est dit *triangle polaire;* le côté *t* de cette surface sera souvent mesuré et considéré comme caractéristique. De même que précédemment, on passe d'une vue polaire à une *coupe optique équatoriale*. L'espace compris entre deux sillons s'appelle le *mesocolpus*.

De plus, les dimensions de l'ectoaperture pourront apporter quelques précisions dans l'étude morphologique des pollens.

Tous les détails de l'ectexine, l'épaisseur des différentes membranes et la morphologie des apertures seront observables en faisant varier la mise au point des grains se présentant soit en vue polaire, soit en vue méridienne. Nous obtiendrons ainsi différents plans à partir de la surface de l'ectexine jusqu'à la coupe optique (équateur en vue polaire, demi-grain de pollen en vue méridienne). Ainsi, pourront être décrits les caractères suivants :

— symétrie et forme;
— dimensions;
— caractères des apertures;
— caractères des membranes.

Les pollens des Cucurbitacées malgaches ne se présentent jamais en tétrade. Jusqu'à ce jour, deux cas de pollens en tétrades ont été signalés dans la famille chez deux espèces américaines : *Gurania Makoyana* (Lem.) Cogn. et *Gurania spinulosa* (Poepp. et Endl.) Cogn. [ERDTMAN, 1952]. Tous ces pollens possèdent un axe de symétrie et un plan de symétrie perpendiculaire à cet axe, tous sont donc isopolaires. La symétrie sera d'ordre 3 dans la plupart des pollens des Cucurbitacées malgaches, et ceux-ci se présenteront sous les formes suivantes :

— apertures circulaires équidistantes sur l'équateur du grain : *pollens triporés;*

(1) Hors de ceux passant par cet axe.

Source : MNHN, Paris

— plusieurs apertures circulaires réparties sur toute la surface du grain de pollen ou à l'équateur : pollens *polyporés;*

— sillons disposés suivant trois demi-méridiens, un pore au centre de chaque sillon (colpus) : pollens *tricolporés;*

— dans certains cas, les pollens tricolporés laissent apparaître une endoaperrure peu distincte et ces grains appartiennent alors au type *colporoidé*;

— plusieurs sillons régulièrement disposés autour d'un axe de symétrie : pollens *polycolpés.*

3. Description des pollens des Cucurbitacées malgaches.

Les grains de pollen ont été préparés par la méthode de Erdtman, soit à partir du matériel d'herbier (pour la plus grande partie des préparations), soit aussi à partir de matériel frais. Tous ces prélèvements ont été acétolysés sans être chlorinés. En effet, nous nous sommes aperçu que l'exine trop fragile des Cucurbitacées ne permettait pas ce dernier traitement. Dans certains cas, les apertures n'apparaissent pas distinctement et nous avons dû effectuer les observations sur des pollens traités par la méthode de Wodehouse.

a. *Pollens à plusieurs sillons :*

Genre *Sechium.*

Sechium (Jacq.) Sw. (pl. I, 1).

Origine : Madagascar (cultivé, intertropical), récolté par M. Keraudren, 1566 (1).
Symétrie et forme : pollens bréviaxes, isopolaires, elliptiques en vue méridienne, 8-9 colpés.
Dimensions : P = 52-55 μ, E = 66-69 μ.
Apertures : ectoapertures allongées, portant des granulations d'ectexine, t = 15 μ, sillons élargis jusqu'à 4-5 μ à l'équateur.
Exine : verruqueuse, ectexine 2,5 μ, endexine 1,5 μ.

b. *Pollens à plusieurs pores :*

1° Pollens à nombreux pores.

— Pores operculés, exine échinulée.

Genre *Cayaponia.*

Cayaponia africana var. *madagascariensis* Keraudren (pl. I, 3).

Origine : Madagascar (variété endémique), récolté par Perrier de la Bâthie, 6776.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, sphériques, équiaxes, polyporés (pantoporés).
Dimensions : P = Z = 96 μ.
Apertures : 4 à 6 pores circulaires de 14 μ de diamètre, entourés d'un anulus très mince, les pores sont operculés et l'opercule est caduc.
Exine : échinulée, grandes épines atteignant 6-8 μ et baculas soudées entre elles formant un réseau.

Genre *Cucurbita.*

Cucurbita maxima Duch. (pl. I, 4).

Origine : Madagascar (naturalié et cultivé), récolté par M. Keraudren, 865.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes, subsphériques, polyporés.
Dimensions : P = E = 130-140 μ.
Apertures : 5-7 poses circulaires de 15 μ à 18 μ de diamètre, tous operculés, l'opercule portant une épine et tombant à maturité.
Exine : échinulée, deux sortes d'éléments d'ornementation, les uns grands, atteignant 9 μ de long et 3 μ de diamètre à leur base, les autres beaucoup plus petits (bacula).

(1) Les provenances des spécimens cités figurent dans la flore de Madagascar et des Comores, 185e famille.

Source : MNHN, Paris

— Pores non operculés, exine non échinulée.

Sous-genre *Pseudokedrostis* (pl. I, 5).

Zehneria Peneyana (Naud.) Aschers et Schweinf.

Origine : Madagascar (Madagascar et Afrique orientale), récolté par BOSSER, 8516.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, bréviaxes, ovales, hexaporés (zoniporés).
Dimensions : P = 56 µ, E = 70-72 µ.
Apertures : ectoapertures circulaires de 9-10 µ de diamètre.
Exine : réticulée, mailles pouvant atteindre 2 µ de large, ectexine un peu plus épaisse que l'endexine = 1 µ.

2° Pollens à 3 pores.

Genre *Cucumis*.

Cucumis africanus L. (pl. I, 6).

Origine : Madagascar (naturalisé), récolté par M. KERAUDREN, 1001.
Forme et symétrie : pollens isopolaires, équiaxes, sphériques ou légèrement tétraédriques, triporés, angulaperturés, parfois tétraporés (rare).
Dimensions : P = E = 40 µ.
Apertures : 3-4 pores; ectoaperture épaissie en bourrelet autour des pores, diamètre des pores = 8 µ.
Exine : très finement réticulée, 3 µ d'épaisseur, mailles ne dépassant pas 1 µ ; assez régulières, ectexine plus épaisse que l'endexine = 1,5 µ d'épaisseur, columelles à têtes arrondies.

Cucumis Melo L.

Origine : Madagascar (naturalisé et cultivé), récolté par le Service des Réserves Naturelles 1627.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes, subsphériques ou légèrement tétraédriques, angulaperturés, triporés.
Dimensions : P = E = 48-50 µ.
Apertures : 3 pores circulaires entourés d'un anulus très étroit, pores de 6 µ de diamètre.
Exine : finement réticulée, mailles petites et régulières sur toute la surface du grain, ectexine = endexine = 1,5 µ.

Cucumis sativus L.

Origine : Madagascar (naturalisé), récolté par M. KERAUDREN, 1730.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes, subsphériques, parfois légèrement tétraédriques, angulaperturés.
Dimensions : P = E = 47-50 µ.
Apertures : 3 pores circulaires, entourés d'un anulus peu distinct, pores de 9 - 10 µ de diamètre.
Exine : réticulée, à mailles fines et régulières, columelles à têtes arrondies, ectexine de même épaisseur que l'endexine = 1 µ environ.

Genre *Benincasa*.

Benincasa hispida (Thunb.) Cogn. (pl. I, 2).

Origine : Madagascar (introduit et cultivé), récolté par BARON, 88.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes, sphériques, triporés.
Dimensions : P = E = 72 µ.
Apertures : 3 pores circulaires de 16 µ de diamètre, entourés d'un anulus de 3 µ d'épaisseur, t = 33 µ.
Exine : complexe, mailles de 3 µ environ, beaucoup plus petites autour des apertures, ectexine de même épaisseur que l'endexine = 1 µ, granules d'ectexine dans les mailles.

Genre *Oreosyce*.

Oreosyce africana Hook. f. (pl. I, 8),

Origine : Madagascar (espèce que l'on trouve également en Afrique), récolté par HUMBERT, 25137.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes, subtétraédriques, angulaperturés, triporés.
Dimensions : P = E = 53 µ.
Apertures : pores de 12 µ de diamètre, assez complexes (semblables aux apertures du genr *Corylus*).
Exine : finement réticulée, endexine de même épaisseur que l'ectexine = 1,5 µ.

Source : MNHN, Paris

Genre *Trichosanthes*.

Trichosanthes anguina L. (pl. I, 9).

Origine : Madagascar (introduit et cultivé), récolté par GEAY, 7040.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes, subsphériques, triporés.
Dimensions : P = E = 72 µ.
Apertures : complexes, ectoapertures elliptiques, 10-12 µ de long sur 3 µ de large, endoapertures circulaires de 15 µ de diamètre.
Exine : insulée, ectexine de même épaisseur que l'endexine = 1 µ.

Genre *Tricyclandra*.

Tricyclandra Leandrii Keraudren (pl. I, 7).

Origine : Madagascar (genre endémique monospécifique), récolté par LEANDRI, 3574.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes, subsphériques, triporés.
Dimensions : P = E = 55 µ.
Apertures : ectoapertures cirenlaires, de 15 µ de diamètre, entourées d'un anulus.
Exine : insulée, ectexine de même épaisseur que l'endexine = 1 µ.

c. *Pollens tricolporés.*

Genre *Cucumella*.

Cucumella cinerea (Cogn.) Jeffrey.

Origine : Madagascar (Madagascar, Sud-Ouest africain, Afrique du Sud, Angola), récolté par M. KERAUDREN, 480.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, faiblement longiaxes, circulaires en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 46-48 µ, E = 38-40 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 15 µ, complexes au niveau de l'endosperture, celle-ci circulaire à elliptique, 12-15 µ de diamètre.
Exine : finement réticulée, ectexine = endexine = 1 µ mais plus épaisse aux pôles.

Genre *Citrullus*.

Citrullus Colocynthis (L.) Schrad.

Origine : Madagascar (naturalisé), récolté par M. KERAUDREN, 456.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, subéquiaxes, circulaires en vue polaire et en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = E = 56 à 60 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 12 µ, endoapertures plus ou moins circulaires, de 3-4 µ de diamètre.
Exine : réticulée, mailles irrégulières, pouvant atteindre 2,5 µ dans le mesocolpus, plus petites vers l'ectoaperture, ectexine = 2 µ, endexine = 1 µ, ectexine paraissant plus épaisse dans le mesocolpus.

Citrullus lanatus (Thunb.) Mansf.

Origine : Madagascar (naturalisé et comestible), récolté par HILDEBRANDT, 3435.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, subéquiaxes, tricolporés.
Dimensions : P = E = 56-62 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, 9 µ de long environ, t = 10-12 µ, endoapertures circulaires, 10-12 µ de diamètre.
Exine : réticulée, mailles de formes variées, atteignant 5 µ dans le mesocolpus, plus petites le long des ectoapertures, ectexine 2 µ, endexine 1 µ, hombée dans l'ectosperture.

Genre *Corallocarpus*.

Corallocarpus Bainesii (Hook. f.) Meeuse.

Origine : Madagascar (commun à Madagascar et à l'Afrique), récolté par BOIVIN, sans numéro, aux Comores.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, faiblement longiaxes, circulaires ou légèrement triangulaires en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 40 µ, E = 35 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 7-8 µ, assez élargies, jusqu'à 3 µ, endospertures circulaires, 10 µ de diamètre.
Exine : réticulée, duplibaenlée, à mailles très fines, ectexine 2 µ, endexine 1 µ.

Source : MNHN, Paris

Corallocarpus Grevei (Keraudren) Keraudren (pl. II, 1-2).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par M. KERAUDREN, 1000.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, circulaires en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 55-70 μ, E = 42-55 μ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 16 μ, élargies vers l'équateur jusqu'à 3 μ, endoapertures circulaires de 6 μ de diamètre.
Exine : finement réticulée, mailles atteignant 1,5 μ dans le mesocolpus, devenant plus petites le long des ectoapertures (réticulum duplibaculé), ectexine 2 μ, un peu plus épaisse aux pôles, endexine 1 μ.

Corallocarpus Perrieri (Keraudren) Keraudren (pl. II, 1-2).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par M. KERAUDREN, 890.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, faiblement longiaxes, parfois elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 55-60 μ, E = 48-55 μ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 10 μ, élargies jusqu'à 3 μ, endoapertures circulaires ou plus ou moins elliptiques, atteignant 15 μ de diamètre.
Exine : finement réticulée, duplibaculée, à mailles de 2 μ dans le mesocolpus, devenant plus petites le long des apertures, ectexine de même épaisseur que l'endexine, c'est-à-dire 1,5 μ mais ectexine plus épaisse aux pôles qu'à l'équateur.

Genre *Kedrostis*.

Kedrostis Cogniauxii Keraudren (pl. II, 5).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par BOIVIN sans numéro, à Nossi-Bé.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, subcirculaires en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 52-58 μ, E = 36-40 μ.
Apertures : ectoapertures allongées, épaissies sur les bords, pouvant atteindre jusqu'à 6 μ de large, t = 6 μ, endoapertures circulaires, 6 μ de diamètre.
Exine : réticulée, mailles assez grandes dans le mesocolpus, 4 μ, ectexine 2 μ, un peu plus épaisse aux pôles, endexine 1 μ, quelquefois duplibaculée.

Kedrostis dissecta Keraudren (pl. II, 6).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par le Service forestier, 60.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, subcirculaires en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 46 μ, E = 33 μ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 6-8 μ, atteignant 6 μ de large à l'équateur, endoapertures circulaires de 6 μ de diamètre,
Exine : réticulée, mailles assez grandes dans le mésocolpus (3-4 μ), beaucoup plus petites dans le triangle polaire et le long des sillons; ectexine et endexine épaisses de 1,5 μ ectexine un peu plus épaisse que l'endexine aux pôles qu'à l'équateur.

Kedrostis elongata Keraudren (pl. II, 10).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par PERRIER DE LA BÂTHIE 14467.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, subcirculaires ou faiblement trilobés en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 55 μ, E = 38-45 μ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 6 μ et larges de 3-4 μ à l'équateur, endoapertures circulaires de 6-7 μ de diamètre.
Exine : réticulée, à mailles assez grandes dans le mesocolpus, plus petites le long des apertures ; ectexine 2 μ, endexine plus épaisse aux pôles.

Kedrostis lanuginosa (Keraudren) Keraudren (pl. II, 9).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par BOIVIN, sans numéro, à l'île Sainte-Marie.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, circulaires en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 53-56 μ, E = 33 μ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 15 μ, endoapertures circulaires.
Exine : réticulée, à mailles de 3-4 μ, plus petites le long des ectoapertures ; ectexine 2,5-3 μ d'épaisseur, un peu plus épaisse aux pôles, endexine 1 μ.

Source : MNHN, Paris

Kedrostis laxa Keraudren.

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par PERRIER DE LA BATHIE, 1619.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, faiblement longiaxes, subcirculaires en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 52 µ, E = 42-45 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 9 µ, larges de 6-7 µ ; endoapertures circulaires de 10 µ de diamètre.
Exine : réticulée, mailles plus petites le long des ectoapertures, ectexine 2 µ, un peu plus épaisse qu'aux pôles, endexine 1 µ.

Kedrostis Perrieri Keraudren (pl. II, 8).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par DECARY, 8757.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, circulaires en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 50 µ, E = 40 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 6 µ, à bords assez épaissis, larges de 5 µ; ectospertures circulaires, 15 µ de diamètre.
Exine : réticulée, ectexine 2 µ, endexine 1 µ, ectexine un peu plus épaisse aux pôles.

Genre *Lagenaria*.

Lagenaria siceraria (Mol.) Standl.

Origine : Madagascar (naturalisé), récolté par le Service forestier, 47.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes ou brièvement longiaxes, subcirculaires en vue polaire et en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = E = 62-70 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, 3 µ de large, endoapertures circulaires ou elliptiques de 15-18 µ de diamètre.
Exine : tégillée, finement réticulée, ectexine de même épaisseur que l'endexine, 1,5-2 µ.

Lagenaria sphaerica (Sond.) E. Mey. ex Naudin (pl. II, 11).

Origine : Madagascar (commun à Madagascar et à l'Afrique), récolté par DECARY, 10076.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes, circulaires en vue polaire et en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = E = 60 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 10 µ, s'élargissant vers l'équateur jusqu'à 5-6 µ ; endoapertures circulaires, 10-12 µ de diamètre.
Exine : nettement réticulée, mailles grandes dans le mesocolpus de 2-6 µ, mailles devenant très petites le long des colpus, ectexine 4 µ, endexine saillante par les pores, de 1,5-2 µ, parfois mailles non fermées.

Genre *Lemurosicyos*.

Lemurosicyos variegata (Cogn.) Keraudren (pl. II, 12-13).

Origine : Madagascar (genre endémique monospécifique), récolté par M. KERAUDREN, 1080.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, légèrement triangulaires en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 65-70 µ, E = 52 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, légèrement élargies vers l'équateur, 3 µ environ, t = 12-15 µ ; endoapertures circulaires, 12 µ de diamètre.
Exine : réticulée, à mailles régulières, de mêmes dimensions sur tout le grain, assez petites, ne dépassant pas 1,5 µ de large ; ectexine un peu plus épaisse aux pôles qu'à l'équateur, endexine = ectexine = 1 µ environ.

Genre *Luffa*.

Luffa acutangula (L.) Roxb.

Origine : Madagascar (naturalisé et cultivé), récolté par PERRIER DE LA BÂTHIE, 6788.
Symétrie et forme : pollens isopolaires sphériques, équiaxes, tri- ou plus rarement tétracolporés.
Dimensions : P = E = 85-90 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, 6 µ de large, t = 15 µ, endoapertures circulaires, 20 µ de diamètre.
Exine : réticulée, mailles assez anguleuses, 2-3 µ, ectexine 1,5 µ, endexine à peine 1 µ.

Source : MNHN, Paris

Luffa cylindrica (L.) Roem. (pl. III, 1).

Origine : Madagascar (naturalisé et cultivé), récolté par PERRIER DE LA BÂTHIE, 6791.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes, subcirculaires en vue méridienne et en vue polaire, tri- ou plus rarement tétra-colporés.
Dimensions : P = E = 80-84 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, plus ou moins élargies dans leur partie médiane, t = 12-14 µ ; endoapertures circulaires de 12 µ de diamètre.
Exine : réticulée, à mailles pouvant avoir 3 µ entre les sillons, beaucoup plus petites le long des marges et autour des endoapertures, ectexine 2,5 µ, endexine 1 µ, reticulum dupli-baculé.

Genre *Telfairia*.

Telfairia pedata (Smith) Hook. f. (pl. III, 2-3).

Origine : Madagascar (asiatique, cultivé, intertropical), récolté par BOIVIN, sans numéro, à Nossi Bé.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, circulaires, tricolporés.
Dimensions : P = 60-65 µ, E = 50 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, à bords épaissis ; endoapertures circulaires, 3-4 µ de diamètre.
Exine : réticulée, mailles atteignant 1,5 µ dans le mesocolpus, presque aussi grandes dans le triangle polaire, ectexine + endexine = 2,5-3 µ, ectexine = endexine.

Genre *Zehneria*.

Zehneria Martinez-Crovettoi Keraudren (pl. III, 4-5).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par SEYRIG, 260.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, faiblement longiaxes, subtriangulaires en vue polaire, obovales en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 36-40 µ, E = 33-36 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 6 µ, endoapertures plus ou moins elliptiques, 12 µ sur 6 µ.
Exine : finement réticulée, mailles très petites, ectexine plus épaisse aux pôles qu'à l'équateur = 1 µ.

Zehneria emirnensis (Bak.) Keraudren (pl. III, 10).

Origine : Madagascar (et Afrique orientale) récolté par M. KERAUDREN, 1131.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, un peu longiaxes, circulaires ou légèrement triangulaires en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 40-42 µ, E = 30-33 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 6 µ, endoapertures elliptiques.
Exine : finement réticulée, ectexine de même épaisseur que l'endexine = 1 µ.

Zehneria madagascariensis Keraudren (pl. III, 8-9).

Origine : Madagascar (endémique), récolté par HUMBERT, 7149.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, un peu longiaxes, subtriangulaires, angulaperturés en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 42-45 µ, E = 35 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 6 µ, à bords assez épaissis, parfois élargis au niveau de l'endoaperture jusqu'à 3 µ ; endoapertures ovales, 10 µ sur 7 µ.
Exine : finement réticulée, ectexine de 2 µ d'épaisseur, endexine à peine 1 µ.

Zehneria maysorensis (Wight. et Arn.) Arn (pl. III, 7).

Origine : Madagascar (Afrique orientale, Indes et Madagascar), récolté par LAVANCHIE, sans numéro.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, faiblement longiaxes, subcirculaires en vue polaire ou un peu triangulaires, tricolporés.
Dimensions : P = 36 µ, E = 27-30 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 6 µ, endoapertures complexes, 12 µ sur 6 µ.
Exine : finement réticulée, endexine de même épaisseur que l'ectexine = 1,5 µ.

Zehneria polycarpa (Cogn.) Keraudren (pl. III, 13).

Origine : Madagascar (endémique), récolté par M. KERAUDREN, 1030.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, subtriangulaires et angulaperturés en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 45-48 µ, E = 36-40 µ, souvent polymorphes.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 10 µ environ, endoapertures complexes, obovales, 15 µ sur 9 µ.
Exine : finement réticulée, mailles très petites, ectexine de même épaisseur que l'endexine = 1 µ.

Source : MNHN, Paris

Zehneria Perrieri Keraudren (pl. III, 14, 15).

Origine : Madagascar (endémique), récolté par BENOIST, 1219.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, subtriangulaires et angulaperturés en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 40-42 µ, E = 28 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 7-8 µ environ, endoapertures circulaires.
Exine : finement réticulée, mailles petites, régulières, ectexine légèrement plus épaisse que l'endexine = 1 µ.

Zehneria Rutenbergiana (Cogn.) Keraudren (pl. III, 11, 12).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par le Service des Réserves Naturelles, 11769.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, faiblement longiaxes, subcirculaires ou très légèrement triangulaires et angulaperturés en vue polaire, obovales en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 40-42 µ, E = 35-36 µ.
Apertures : ectospertures allongées, endoapertures complexes, peu distinctes, 15 µ sur 10 µ.
Exine : finement réticulée, mailles très petites, ectexine de même épaisseur que l'endexine = 1 µ.

Zehneria Thwaitesii (Schweinf.) Jeffrey (pl. III, 6).

Origine : Madagascar (Afrique et Madagascar), récolté par HUMBERT, 25531.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, faiblement longiaxes à subéquiaxes, subcirculaires en vue polaire, tricolporés.
Dimensions : P = 40 µ, E = 36-38 µ.
Apertures : ectospertures allongées, t = 8 µ, endoapertures complexes, 12 µ sur 8-10 µ.
Exine : finement réticulée, mailles régulières, ectexine de même épaisseur que l'endexine = 1 µ.

Genre *Zombitsia*.

Zombitsia lucorum Keraudren (pl. III, 16).

Origine : Madagascar (genre endémique monospécifique), récolté par M. KERAUDREN, 1337.
Symétrie et forme : pollens isopolaires longiaxes, subcirculaires en vue polaire ou parfois faiblement triangulaires, largement elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 48-52 µ, E = 45-48 µ.
Apertures : ectoapertures allongées à bords épaissis, pouvant avoir 3 µ de large au niveau des endoapectures ; t = 6 µ ; ectoapectures circulaires, 4 µ de diamètre.
Exine : réticulée, à mailles irrégulières, 2-3 µ, plus petites le long des ectoapertures ; ectexine épaisse de 2 µ, endexine = 1 µ.

Genre *Muellerargia*.

Muellerargia Jeffreyana Keraudren (pl. III, 17).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par BOSSER, 19189.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, faiblement longiaxes, presque équiaxes, subcirculaires en vue polaire, tricolporés.
Dimensions : P = 50 µ, E = 46-48 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 10 µ, assez élargies dans le mesocolpus, endoapertures complexes, obovales, atteignant 15 µ de large.
Exine : finement réticulée, mailles régulières mais plus petites le long des colpus, ectexine = 1,5 µ, endexine = 1 µ.

d. *Pollens porés avec la membrane aperturale légèrement différenciée dans l'axe du pore.*

Genre *Ampelosicyos*.

Ampelosicyos meridionalis Keraudren (pl. IV, 1).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par POISSON, 701.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes, subsphériques, tricolporés.
Dimensions : P = E = 46-48 µ.
Apertures : ectoapertures un peu allongées, 8-10 µ de diamètre, entourées d'un anulus de 15 µ.
Exine : striato-rugulée en surface, complexe en dessous, ectexine = endexine = 1,5 µ d'épaisseur.

Source : MNHN, Paris

Ampelosicyos Humblotii Cogn. (pl. IV, 2, 3).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par HUMBLOT, 203.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, subsphériques, équiaxes, tricolporés.
Dimensions : P = E = 66 μ.
Apertures : ectoapertures faiblement allongées, peu visibles, endoapertures ovales, 10 μ sur 4 μ, entourées d'un anulus pouvant atteindre 5 μ de chaque côté.
Exine : plus ou moins rugulée en surface et réticulée en dessous, assez complexe.

Ampelosicyos scandens Thouars.

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par PERRIER DE LA BÂTHIE, 8149.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes, subsphériques ou faiblement tétraédriques, tricolporés.
Dimensions : P = E = 55 μ.
Apertures : ectoapertures très petites, faiblement allongées, endoapertures circulaires, entourées d'un anulus épaissi.
Exine : complexe, finement réticulée, mais mailles incomplètes, pas développées.

Genre *Peponium*.

Peponium betsiliense Keraudren (pl. IV, 4).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par HUMBERT, 30210.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, sphériques, équiaxes, tricolporés.
Dimensions : P = E = 66 μ.
Apertures : ectoapertures faiblement allongées, 16-20 μ de long, endoapertures circulaires, 12 μ de diamètre.
Exine : complexe, réticulée-rugulée.

Peponium Grandidieri Keraudren (pl. IV, 14).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par GRANDIDIER, sans numéro.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes, sphériques, tricolporés.
Dimensions : P = E = 38-40 μ.
Apertures : ectoapertures très courtes, 8-10 μ, endoapertures circulaires, 5 μ de diamètre.
Exine : finement ornée en surface ; ectexine de même épaisseur que l'endexine = 1 μ.

Peponium hirtellum Keraudren (pl. IV, 5, 6).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par HUMBERT, 5697 *bis*,
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes, sphériques, tricolporés.
Dimensions : P = E = 76 μ.
Apertures : ectoapertures peu développées, endoapertures de 10 μ de diamètre, entourées d'un anulus de 5 μ d'épaisseur.
Exine : complexe, rugulée-striée en surface.

Peponium Humbertii Keraudren (pl. IV, 7).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par HUMBERT, 25808.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes, sphériques, tricolporés.
Dimensions : P = E = 60 μ.
Apertures : ectoapertures légèrement allongées mais peu visibles, endoapertures circulaires, peu distinctes, 12 μ de diamètre.
Exine : ornée, rugulée-striée en surface, presque réticulée en dessous.

Peponium laceratum Keraudren (pl. IV, 10).

Origine : Madagascar (espèce endémique), 2254 de l'herbier du jardin botanique de Tananarive.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, sphériques, équiaxes, tricolporés.
Dimensions : P = E = 55-60 μ.
Apertures : ectoapertures courtes et larges, mais peu marquées, endoapertures circulaires de 6-8 μ de diamètre.
Exine : rugulée en surface, complexe en dessous; ectexine = endexine = 3 μ.

Peponium Perrieri Keraudren (pl. IV, 9).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par PERRIER DE LA BÂTHIE, 6770.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes, sphériques, tricolporés.
Dimensions : P = E = 66-68 μ.
Apertures : ectoapertures peu visibles, endoapertures circulaires, 9-10 μ de diamètre, granuleuses, présence d'un anulus.
Exine : ornée-rugulée en surface, complexe en dessous, ectexine = endexine = 2 μ.

Source : MNHN, Paris

Peponium Poissonii Keraudren (pl. IV, 11, 12).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par DECARY, 8473.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, sphériques, équiaxes, tricolporés.
Dimensions : P = E = 66-68 μ.
Apertures : ectoapertures courtes, 30 μ de long, endoapertures circulaires, 9-10 μ de diamètre.
Exine : ornée-rugulée en surface.

Peponium racemosum Keraudren (pl. IV, 13).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par PERRIER DE LA BÂTHIE, 618.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, équiaxes, sphériques, tricolporés.
Dimensions : P = E = 50-55 μ.
Apertures : ectoapertures peu visibles, endoapertures circulaires, entourée d'un anulus, diamètre intérieur : 6 μ, diamètre extérieur = 10 μ.
Exine : complexe, rugulée-striée en surface, complexe en dessous ; ectexine = endexine = 1 μ.

Peponium Seyrigii Keraudren (pl. IV, 8).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par SEYRIG, 456.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, sphériques, équiaxes, tricolporés.
Dimensions : P = E = 66-68 μ.
Apertures : ectoapertures peu marquées, endoapertures circulaires, 12-15 μ de diamètre.
Exine : rugulée ornée en surface, assez complexe en dessous.

e. *Pollens tricolporés à endoapertures parfois peu visibles.*

Genre *Momordica.*

Momordica Charantia L. (pl. V, 1, 2).

Origine : Madagascar (naturalisé), récolté par M. KERAUDREN, 983.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, subtriangulaires, angulaperturés en vue polaire, obovales en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 66-70 μ, E = 50-55 μ.
Apertures : ectoapertures allongées, élargies vers le milieu, jusqu'à 6 μ, t = 16 μ, endospertures à contours peu nets.
Exine : réticulée, simplicibaculée, mailles de 3 μ de large environ, assez régulières, ectexine de 3 μ, plus épaisse aux pôles, endexine = 1 μ.

Momordica trifoliolata L.

Origine : Madagascar (commune à la Grande-Ile et à l'Afrique), récolté par d'ALLEIZETTE, 1079.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, circulaires en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 66-70 μ, E = 40-50 μ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 10-12 μ.
Exine : réticulée, mailles régulières, 2-3 μ de large, ectexine = endexine = 1,5 μ.

Genre *Raphidiocystis.*

Raphidiocystis brachypoda Baker (pl V, 3, 4, 5).

Origine : Madagascar (espèce endémique), réeolté par SABOUREAU, 5856.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, tricolporés, circulaires en vue polaire, elliptiques en vue méridienne.
Dimensions : P = 56 μ, E = 44 μ.
Apertures : ectoapertures allongées, un peu élargies vers l'équateur, endoapertures circulaires de 6-7 μ de diamètre, t = 6 μ.
Exine : complexe, réticulée en surface, à mailles assez grandes, 3-4 μ dans le mésocolpus, plus petites le long des ectoapertures et dans le triangle polaire, réseau complexe ; ectexine 2,5-3 μ aux pôles, endexine = 1 μ.

Genre *Seyrigia.*

Seyrigia Bosseri Keraudren (pl. V, 9, 10).

Origine : Madagascar (espèce endémique), réeolté par M. KERAUDREN, 1515.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, légèrement trilobés en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 42 μ, E = 25 μ.
Apertures : ectoapertures allongées, élargies puis étranglées vers l'équateur, t = 6 μ.
Exine : réticulée, à mailles très fines, ectexine plus épaisse aux pôles, un peu plus de 1 μ, endexine = 1 μ.

Source : MNHN, Paris

Seyrigia gracilis Keraudren (pl. V, 11, 12).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par M. KERAUDREN, 547.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, trilobés en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 44-46 µ, E = 30 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, à bords épaissis.
Exine : réticulée, mailles plus petites vers les bords des colpus, simplici/dupli-baculées, ectexine 3 µ à l'équateur, 4 µ aux pôles, endexine = 2 µ.

Seyrigia multiflora Keraudren (pl. V, 13, 14).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par DECARY, 5953.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, légèrement trilobés en vue polaire, tricolporés.
Dimensions : P = 41 µ, E = 31 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, un peu élargies vers l'équateur, t = 6 µ, endoapertures granuleuses.
Exine : réticulée, mailles assez petites, devenant plus petites vers les marges des colpus ; ectexine plus épaisse aux pôles = 2 µ plus mince à l'équateur = 1,5 µ, endexine = 1,5 µ.

Genre *Trochomeriopsis*.

Trochomeriopsis diversifolia Cogn. (pl. V, 6, 7, 8).

Origine : Madagascar (genre endémique monospécifique), récolté par M. KERAUDREN, 1251.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, trilobés en vue polaire, elliptiques à obovales en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 37 µ, E = 33 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, t = 8 µ, assez étroites, endoapertures peu visibles et granuleuses.
Exine : réticulée, à mailles assez larges, jusqu'à 5 µ, mailles pas complètement fermées, présence de baculas solitaires ; ectexine = 2,5 µ à l'équateur, 4,5 µ aux pôles, endexine = 0,5 µ.

Genre *Xerosicyos*.

Xerosicyos Danguyi Humbert, (pl. V, 19, 20).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par DECARY, 2988.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, trilobés en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 26 µ, E = 16 µ.
Apertures : ectoapertures allongées et étroites, t = 6 µ, bords finement rapprochés vers l'équateur.
Exine : finement striée, ectexine de même épaisseur que l'endexine = 1,5 µ.

Xerosicyos Perrieri Humbert, (pl. V, 17, 18).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par M. KERAUDREN, 1264.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, nettement trilobés en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 24-25 µ, E = 16 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, à bords assez minces, t = 6 µ.
Exine : finement striée, ectexine de même épaisseur que l'endexine = 1,5 µ.

Xerosicyos pubescens Keraudren, (pl. V, 15, 16).

Origine : Madagascar (espèce endémique), récolté par M. KERAUDREN, 1168.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, trilobés en vue polaire, elliptiques en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 30 µ, E = 23 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, s'élargissant jusqu'à 3 µ vers l'équateur.
Exine : finement striée, ectexine de même épaisseur que l'endexine = 1,5 µ.

7 584016 6

Source : MNHN, Paris

Genre *Zygosicyos*.

Zygosicyos tripartitus Humbert, (pl. V, 21, 22).

Origine : Madagascar (genre endémique), récolté par M. KERAUDREN, 1517.
Symétrie et forme : pollens isopolaires, longiaxes, nettement trilobés en vue polaire, obovales en vue méridienne, tricolporés.
Dimensions : P = 27 µ, E = 17 µ.
Apertures : ectoapertures allongées, un peu élargies vers l'équateur, t = 4 µ.
Exine : finement striée, ectexine un peu plus épaisse aux pôles qu'à l'équateur, endexine = ectexine = 1,5 µ.

4. ESSAI DE CLASSIFICATION PALYNOLOGIQUE DES GENRES.

L'ensemble de ces résultats permet, en faisant intervenir un plus grand nombre de caractères, d'essayer de dresser une clé palynologique des genres de Cucurbitacées de Madagascar. Pour établir une clé tenant compte de la diversification au niveau de l'espèce, il serait indispensable de faire intervenir des observations qui auraient nécessité la mise en œuvre de techniques beaucoup plus complexes : dispersion statistique des caractères, étude détaillée des apertures, structure de l'exine, coupes à l'ultramicrotome ou éventuellement utilisation du microscope électronique.

Clé des genres

I. Pollens polycolpés ..... 1. *Sechium.*

II. Pollens polyporés.

— P supérieur à 100 µ ..... 2. *Cucurbita.*

— P inférieur à 100 µ :

— exine échinulée ..... 3. *Cayaponia.*

— exine non échinulée ..... (Ss-g. *Pseudokedrostis*) *Zehneria Peneyana.*

III. Pollens triporés.

— P inférieur à 55 µ :

— section subtriangulaire, exine réticulée,

+ pore complexe ..... 4. *Oreosyce.*

+ pore simple ..... 5. *Cucumis.*

— section circulaire, exine insulée ..... 6. *Tricyclandra.*

— P supérieur à 60 µ :

— exine réticulée ..... 7. *Benincasa.*

— exine insulée ..... 8. *Trichosanthes.*

IV. Pollens porés avec la membrane aperturale légèrement différenciée dans l'axe du pore :

+ rugulée en surface ..... 15. *Ampelosicyos.*

+ rugulée-striée en surface ..... 16. *Peponium.*

V. Pollens tricolporés à endoapertures peu visibles.

— P inférieur à 40 µ :

— exine réticulée, mailles larges, atteignant 5 µ ..... 9. *Trochomeriopsis.*

Source : MNHN, Paris

— exine striée :

+ ectexine plus épaisse à l'équateur qu'aux pôles..... 10. *Zygosicyos.*

+ ectexine de même épaisseur partout..... 11. *Xerosicyos.*

— P supérieur à 40 μ :

— exine réticulée à grosses mailles,

+ triangle polaire 12-16 μ..... 12. *Momordica.*

+ triangle polaire 6-8 μ..... 13. *Raphidiocystis.*

— exine réticulée à mailles très fines... 14. *Seyrigia.*

VI. Pollens tricolporés.

— grains équiaxes, subsphériques :

— P supérieur à 80 μ..... 17. *Luffa.*

— P inférieur à 80 μ,

+ ectexine plus épaisse que 2 μ.. 18. *Lagenaria.*

+ ectexine inférieure à 2 μ..... 19. *Citrullus.*

— grains faiblement longiaxes :

— endoapertures obovales-elliptiques, mailles fines :

+ P atteignant 50 μ..... 20. *Muellerargia.*

+ P inférieur à 50 μ :

★ ectexine plus épaisse aux pôles. 21. *Cucumella.*

★ ectexine de même épaisseur aux pôles..... 22. *Zehneria.*

— endoapertures circulaires, mailles plus grandes..... 23. *Zombitsia.*

— grains nettement longiaxes :

— reticulum à grandes mailles atteignant 4 μ..... 24. *Kedrostis.*

— reticulum à mailles plus petites, inférieures à 4 μ :

+ P supérieur à 60 μ :

endoapertures petites, 3-4 μ.... 25. *Telfairia.*

endoapertures supérieures à 6 μ. 26. *Lemurosicyos.*

+ P inférieur à 60 μ..... 27. *Corallocarpus.*

5. Conclusions.

Nous nous sommes efforcé de réaliser une clé des différents genres de Cucurbitacées présents à Madagascar en nous basant uniquement sur des caractères morphologiques classiques des pollens, à savoir : dimensions, apertures, ornementation. Nous devons noter chez quelques espèces appartenant tout particulièrement au genre *Zehneria*, un certain dimorphisme dans la taille des grains de pollen (*Z. emirnensis*, *Z. polycarpa*).

Source : MNHN, Paris

On peut toutefois signaler que les petits pollens de Cucurbitacées, tricolporés, à ornementation simple, à endoaperture parfois peu visible, se retrouvent dans les genres de Cucurbitacées de Madagascar que nous considérons comme primitifs : *Xerosicyos, Zygosicyos*. Les gros grains de pollen, à ornementation complexe (*Cayaponia, Cucurbita*), appartiennent à des genres qui ont acquis une certaine évolution et ces particularités coïncident avec d'autres caractères.

Mais dans l'état actuel de nos connaissances, il s'avère impossible de grouper les genres à la fois selon les caractères systématiques et palynologiques. Il est cependant assez difficile de superposer une classification traditionnelle des Cucurbitacées, par exemple celle de MÜLLER et PAX (1894), ou celle de COGNIAUX (1916-1924), à l'essai de classification palynologique effectué précédemment.

En effet, les diverses catégories de pollens se répartissent assez indifféremment au sein de chaque tribu. ERDTMAN (1952), avait obtenu des résultats partiels identiques, ce qui nous paraît indiquer que l'essai de classification par MARTICORENA (1963) ne peut être que provisoire : il est en effet surprenant de constater une aussi grande variété de types polliniques à l'intérieur d'une même tribu ou d'une sous-tribu telles celles délimitées par C. JEFFREY (1961).

La nouvelle classification de JEFFREY apporte des résultats non négligeables puisqu'elle permet de rapprocher des unités qui n'avaient qu'une place imprécise dans les classifications antérieures.

Une monographie palynologique des Cucurbitacées à l'échelle mondiale apportera, peut-être, lorsqu'elle sera réalisée, de nouveaux arguments pour étayer la classification générale de la famille.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

LIMITES, VALEUR ET CLASSIFICATION DES TAXONS

Le but principal des études de taxinomie est de conduire d'abord à la reconnaissance des unités systématiques, ensuite à leur classement dans un ordre déterminé, en tenant compte ou non des interprétations évolutionnistes.

La description d'une multitude « d'individus-organismes » permet des comparaisons et des regroupements en lots où les ressemblances très évidentes disparaissent peu à peu au fur et à mesure que l'on étend l'importance numérique des échantillonnages.

La définition, naturellement plus ou moins arbitraire, des degrés de similitude ou de diversité, permet de distinguer des catégories qui prennent le nom général de « taxons ». Les taxons correspondent à des unités abstraites, groupant, à divers niveaux hiérarchiques, des individus ou des lots d'individus ayant entre eux un certain nombre de ressemblances; les rapprochements peuvent être faits par l'intermédiaire de tous les organes, d'un seul organe ou simplement d'un élément d'organe.

L'unité de base, dans l'établissement de classifications dites naturelles, demeure l'*espèce*. A ce propos, M. GUINOCHET (1955), citant J. S. L. GILMOUR, écrit : « une espèce est un groupe d'individus qui, pour la totalité de leurs attributs, se ressemblent entre eux à un degré habituellement accepté comme spécifique, le degré exact étant, en dernier ressort, déterminé par le jugement, plus ou moins arbitraire, des taxinomistes ». M. GUINOCHET écrit aussi : « la solution de continuité morphologique et l'isolement sexuel (...), sont des guides précieux pour la délimitation des espèces. Mais ils ne sont que des guides ». Parlant du principe de subordination des caractères, il ajoute : « un caractère est d'autant plus important du point de vue du classificateur, mais uniquement de ce point de vue, qu'il est en corrélations avec un plus grand nombre d'autres. Mais il faut que ces corrélations soient valablement établies, c'est-à-dire avec preuves à l'appui, les meilleures étant d'ordre mathématique (analyse de la variance, analyse des corrélations partielles, diagrammes de dispersion symbolique, etc.)».

Nous admettrons ici, comme document descriptif de base, les résultats constituant l'inventaire actuel des Cucurbitacées de Madagascar, résultats que nous avons consignés par ailleurs (Flore de Madagascar et des Comores, 185e famille, 1966).

Nous essaierons donc, à partir de ce document, de pousser plus loin l'analyse, en prenant en considération cette fois, non seulement le critère traditionnel de l'organisation morphologique générale, mais aussi l'ensemble des faits réunis dans le chapitre précédent.

A. Description sommaire critique et hiérarchisation des taxons.

Les Cucurbitacées se ressemblent entre elles par la présence, très générale, de vrilles situées près des feuilles, par la nature volubile des tiges, par une constante complexité dans la structure des étamines et du fruit.

Sur les 110 à 120 genres encore admis actuellement, nous en avons reconnu jusqu'à présent 27 à Madagascar.

Source : MNHN, Paris

Nous étudierons donc la position des représentants malgaches de la famille par rapport aux définitions les plus récentes des taxons : genres, sous-tribus, tribus, sous-familles; nous soulignerons spécialement les particularités qui nous conduisirent soit à distinguer de nouvelles unités, soit à confirmer, élargir ou restreindre les acceptions classiques.

L'ordre suivi sera celui proposé par C. JEFFREY (1961).

a. Sous-famille des *Cucurbitoideae*, Endl., 1838.

1. Tribu des *Joliffieae*, Schrad., 1838.

Des 6 ou 7 genres admis dans cette tribu, 2 seulement existent à Madagascar : *Telfairia*, Hook. f. (1 espèce : *T. pedata* [Smith], Hook. f.) et *Momordica* L.

La position du genre *Momordica* L. dans cette tribu se justifierait, selon JEFFREY, par le fait que la composition chimique des principes amers, présents chez les espèces de ce genre, éloignerait totalement ces plantes de la sous-tribu des *Melothriinae* (tribu des *Melothrieae*), où elles étaient placées autrefois. Les représentants malgaches appartiennent effectivement au genre *Momordica* L., *sensu stricto*, plusieurs auteurs admettant que le genre, tel qu'il est conçu par JEFFREY, est hétérogène; cet auteur y inclut, en particulier, les genres *Raphanocarpus*, Hoock. f. et *Dimorphochlamys*, Hook. f., unités non recensées à Madagascar.

Sur plus de 60 espèces décrites, dont 22 mentionnées pour l'Afrique orientale, et une dizaine pour le Sud-Est asiatique, 2 seulement, le *Momordica Charantia* L. et le *Momordica trifoliolata*, Hook. f. furent notées à Madagascar.

La pauvreté de la tribu des *Joliffieae* à Madagascar est confirmée, d'un autre côté, par l'absence du genre *Thladiantha* Bunge, présent à la fois en Asie et en Afrique tropicales. Les pollens des *Joliffieae* étudiés sur des échantillons malgaches appartiennent au type tricolporé réticulé.

2. Tribu des *Cucurbiteae* Seringe, 1825.

Trois sous-tribus sur 4, et 6 genres sur 24, ont été reconnus; 2 genres nouveaux nous paraissent devoir prendre place dans la sous-tribu des *Benincasinae*, la seule comprenant des représentants sauvages à Madagascar.

Bien que non signalé par CHAKRAVARTY (1959, p. 123), le genre américain *Cucurbita* L. existe à Madagascar, évidemment introduit, par l'intermédiaire d'une seule espèce, le *Cucurbita maxima* Duch. Il faut cependant noter que l'un des caractères essentiels intervenant pour distinguer le *Cucurbita maxima* Duch. du *Cucurbita Pepo* L. serait la présence, chez cette dernière espèce, de pétioles couverts de poils rigides, quelquefois spinescents. Nous n'avons pas observé ce caractère sur les plantes provenant de Madagascar et, dans ces conditions, il ne nous semble pas que l'affirmation de CHAKRAVARTY relative à ce territoire (*loc. cit.*, p. 122), doive être retenue.

Rappelons que la sous-tribu des *Cucurbitinae* ne comprend de plantes spontanées qu'en Amérique.

De la sous-tribu monogénérique des *Luffinae*, nous ne retiendrons que les deux espèces : *Luffa cylindrica* (Lour.), Roem. et *Luffa acutangula* (L.) Roxb. En effet, nous n'avons jamais noté la présence dans les collections étudiées, d'échantillons qui puissent s'identifier au *Luffa echinata* Roxb., signalé à Madagascar par CHAKRAVARTY (*loc. cit.*, p. 78).

Il n'est pas possible de maintenir dans ce genre l'ex-*Luffa variegata* Cogn., en raison de la morphologie du fruit de cette dernière plante. C'est pourquoi nous avons rattaché le genre *Lemurosicyos* Keraudren, 1964 (fondé sur le *Luffa variegata* Cogn.), aux *Benincasinae*; le *Lemurosicyos* trouve place auprès des *Citrullus* en raison de ses étamines à anthères en S renversé (tripliquées), avec 2 étamines dithèques, 1 éta-

Source : MNHN, Paris

mine monothèque. Ajoutons que ce genre diffère des *Luffa* non seulement par son fruit charnu non operculé, mais aussi par une garniture chromosomique dissemblable : $x = 12$ chez le *Lemurosicyos*, $x = 13$ chez les *Luffa*.

La sous-tribu des *Benincasinae* (Ser.) C. Jeffrey englobe, selon les limites fixées par ce dernier, les *Cucurbiteae* à fruits charnus, à vrilles non épineuses, à fleurs ♂ en « racèmes ». Il convient de retenir comme valables, outre les 10 genres admis par Jeffrey (1961), les genres *Cephalopentandra* Chiov. (Jeffrey, révision F.W.T.A., 1964-1965) et *Physedra* Hook. f. (Mme Fernandes, 1962); par contre, les genres *Sphaerosicyos* et *Adenopus* sont synonymes, à Madagascar, du genre *Lagenaria*.

La présence à Madagascar du genre monotypique *Benincasa* Savi [= *B. hispida* (Thunb.) Cogn.], correspondant vraisemblablement à une introduction, n'a pas été confirmée par des récoltes ou des observations récentes.

Cas du genre *Citrullus*.

Nous avons adopté pour ce genre le *nomen conservandum* proposé en 1956 (Code international de nomenclature botanique). Cependant, les auteurs ne sont pas d'accord sur ce point, et une proposition à ce sujet a été de nouveau discutée devant les assises du Congrès international de Botanique en 1964. En effet, selon A. D. J. Meeuse (1961), il n'est pas possible de maintenir le genre *Citrullus* Schrad. (1838), comme *nomen conservandum*. Cette stabilisation se heurterait au fait qu'elle s'oppose à un nom typiquement prioritaire, *Colocynthis* Miller (1754), taxon de rang générique qui, selon Meeuse, serait parfaitement typifié par la référence faite à Tournefort (1700). Il semble que la proposition de Meeuse (Taxon, 4, 1961, *prop.* nº 76), faisant valoir que le nom de *Citrullus* Schrad. fut conservé contre le nom *Colocynthis* Ludwig (1757), et non contre le nom *Colocynthis* Miller (1754), ne se justifie pas pleinement, bien qu'il soit exact que beaucoup d'ouvrages monographiques ou floristiques aient adopté comme prioritaire le nom générique *Colocynthis* Miller.

En effet, tout d'abord, le nom de Miller, comme celui de Ludwig, serait basé, selon C. Jeffrey (1961), sur un même type anté-linnéen, la Coloquinte, suivant l'application du nom que fit Tournefort.

Mais, de plus, il semble que Schrader (1838), ait, le premier, fait référence à un type linnéen pour le taxon *Citrullus*, type qui est admis pour la définition du genre par le Code international (1961), qui stipule :

> *Citrullus* Schrad., nom. cons.
> = *Anguria* P. Miller, 1754;
> = *Colocynthis* P. Miller, 1754.
> Type cons. : *Cucurbita Citrullus Linnaeus*.

Si l'on accepte le Code international comme document essentiel pour l'application des règles en taxinomie botanique, on doit accepter tous les principes, dont celui de stabilisation édicté par l'article 14, note 3. Le nom générique *Citrullus* Schrad. doit donc être utilisé tant que la définition systématique actuelle de ce taxon sera considérée comme valable.

Il nous semble d'ailleurs que l'adoption actuelle de taxons typifiés sur des données anté-linnéennes, alors qu'une typification linnéenne a été proposée antérieurement, est de nature à compliquer considérablement les essais de stabilisation des dénominations que l'on tend à justifier aujourd'hui.

Outre le *Lemurosicyos*, nous avons rapproché des *Benincasinae*, un genre monotypique nouveau pour Madagascar, le *Zombitsia* Keraudren (1962), en raison de la ressemblance de l'androcée (3 étamines toutes dithèques, à loges tripliquées) [1],

[1] Nous avons employé ce terme pour qualifier des étamines dont les anthères sont repliées en S renversé.

Source : MNHN, Paris

avec celui des *Raphidiocystis*, et du fruit avec celui des *Citrullus*. Ajoutons encore que les caractères suivants :

— connectifs très épais;

— anthères cohérentes,

confirment la définition de la sous-tribu telle qu'elle est donnée par C. JEFFREY.

Le *Zombitsia* diffère cependant de tous les genres connus, tout d'abord par son inflorescence ♂ munie de bractées foliacées, le plus souvent plus grandes que le bouton, par les étamines insérées à la gorge de la coupe florale, et par la présence d'un organe nectarifère en collerette; cet organe nectarifère occupe la place du verticille d'étamines dans la fleur ♀, la place du pistil dans la fleur ♂ (pl. VI, 1, 2, 3).

Le genre *Raphidiocystis* est représenté à Madagascar par une espèce endémique, le *R. brachypoda* Baker (= *R. sakalavensis* Baker), espèce sans affinités évidentes avec l'une ou l'autre des 4 espèces de *Raphidiocystis* africains.

Sur les 24 genres presque tous américains que groupent les 3 tribus *Cyclanthereae*, *Sicyoeae* et *Abobreae*, 2 seulement existent à Madagascar : *Sechium* P. Br., introduit et *Cayaponia* Manso (une variété bien différenciée du *C. africana* Hook. f.). Le *Cyclanthera pedata* Schrad. des Andes, pourtant assez fréquemment cultivé, surtout dans les montagnes des pays de mousson, n'a pas encore été signalé à Madagascar.

Les *Trichosantheae* sont représentés par 2 genres sur 11, ces derniers étant surtout asiatiques. Le genre endémique *Ampelosicyos* Thouars est considéré par JEFFREY comme type d'une sous-tribu nouvelle particulière, les *Ampelosicyoinae*, dont il faut nécessairement cependant redonner les limites, la diagnose originale comprenant plusieurs points obscurs.

Ce genre, jusqu'à présent connu par l'*A. scandens* Thouars et l'*A. Humblotii* (Cogn.) Jumelle et Perrier, possède une troisième espèce, récemment découverte, l'*A. meridionalis* Keraudren (1965). L'*Ampelosicyos major* Jumelle et Perrier (1915), doit incontestablement être rapporté à l'*A. scandens* Thouars dont il ne différerait que par des caractères infimes; de plus, la photographie donnée par les auteurs pour l'*A. major* correspond à un échantillon d'herbier qui, de la main même de PERRIER, fut étiquetée *A. scandens*.

La sous-tribu des *Ampelosicyoinae* doit être délimitée comme suit :

— plantes monoïques, à fleurs grandes pouvant atteindre 20 cm de long, à pétales fimbriés ou non; fleurs ♂ à 5 étamines monothèques, à loges flexueuses; grosses graines réniformes, atteignant 3 cm sur 2 cm.

Par ses 5 étamines libres, ce genre pourrait rappeler le genre *Alsomitra* Roem., mais les caractères de l'ovaire à ovules horizontaux sont déterminants pour justifier le rattachement aux *Cucurbitoideae*. Le genre *Delognea*, décrit de Madagascar par COGNIAUX, doit être rapporté au genre *Ampelosicyos*.

Le genre *Peponium* Naud. corr. Engler, spécial à l'Afrique surtout orientale et à Madagascar, paraît avoir acquis, dans cette dernière contrée, une différenciation spécifique particulièrement remarquable. Nous avons, en effet, reconnu l'existence de 12 taxons ayant rang d'espèces ou de sous-espèces. Ce genre serait ainsi beaucoup plus diversifié qu'on ne le pensait, et paraît, en même temps, le plus riche en espèces dans la flore des Cucurbitacées malgaches.

Malheureusement, beaucoup d'espèces sont connues seulement par des échantillons ♂. C'est pourquoi il nous est difficile de nous prononcer définitivement sur la

Source : MNHN, Paris

valeur exacte des taxons décrits, principalement en ce qui concerne leur subordination éventuelle.

En effet, l'étude de la morphologie foliaire conduit à distinguer trois groupes bien individualisés, groupes qui se retrouvent d'ailleurs, de manière assez curieuse, sur le plan palynologique. Ainsi, les plantes à feuilles à peine découpées (*P. Perrieri*, *P. racemosum*, *P. Humbertii*), possèdent des pollens assez gros, à exine ornée, pourvue d'une ornementation fine : les *Peponium laceratum*, *P. hirtellum* et *P. Poissonii*, à feuilles profondément incisées palmatifides ou palmatilobées, ont un gros pollen à exine ornée de stries plus larges; le *Peponium betsiliense* et le *Peponium Grandidieri* sont caractérisés, dans le genre, par des pollens nettement plus petits.

L'amplitude de variation des diverses unités systématiques, jusqu'à présent reconnues, demeure assez large, mais il est certain que la concordance de plusieurs caractères doit inciter à ne pas considérer le genre *Peponium* comme constitué d'un petit nombre d'espèces homogènes. Le polymorphisme foliaire de l'ensemble de la population de *Peponium* à Madagascar ne nous paraît pas devoir être interprétée comme une simple variabilité, mais semble donc correspondre à l'existence d'unités systématiques valables, qu'on reconnaisse à ces dernières un rang spécifique ou infraspécifique.

Le genre *Peponium* est très bien défini par ses trois étamines fortement cohérentes, deux ayant des anthères dithèques, la troisième une anthère monothèque, des loges tripliquées, et par le fruit charnu multiséminé. Les *Peponium* de Madagascar se répartissent dans les divers groupes définis par COGNIAUX, sauf toutefois dans celui du *Peponium Mackenii* (Naud.) Engler, dont les fleurs sont solitaires. Parmi les affinités les plus évidentes que nous avons pu discerner, figurent celles du *Peponium Seyrigii* Keraudren et du *Peponium dissectum* Cogn., mais les filets et la masse staminale du premier sont beaucoup plus longs que chez le second. De même, il existe des différences manifestes entre le *Peponium betsiliense* Keraudren et une espèce qui semble affine, le *P. Cienkowskii* (Schweinf.) Engler, la pubescence de ce dernier étant beaucoup plus accentuée, les pétioles beaucoup plus robustes. Ces espèces africaines, le *P. Mackenii* et le *P. Cienkowskii*, sont conservées soit par MEEUSE, soit par JEFFREY, alors qu'un très grand nombre des plantes de la monographie de COGNIAUX furent rapportées par JEFFREY (1961), au seul *Peponium Vogelii* (Hook. f.) Engler dont il ne semble pas exister d'équivalent à Madagascar.

Quant au genre *Trichosanthes* L., il est représenté par une seule espèce, le *T. anguina* L., sur les 50 qui existeraient dans le monde; de même que pour le *Benincasa* et le *Telfairia*, cette plante introduite n'a pas été trouvée depuis très longtemps.

3. Tribu des *Melothrieae* Endl. (1839) [= *Cucumerineae* Endl.].

Cette tribu, la plus importante de la famille avec une trentaine de genres, demeure aussi la plus complexe. Si ses limites sont bien définies par JEFFREY (ovules horizontaux; fleurs relativement petites; 2 ou 3 étamines toutes dithèques — ou une monothèque et deux dithèques — anthères à loges la plupart du temps droites ou un peu courbées), celles des genres s'avèrent par contre très controversées. Même en ce qui concerne la flore malgache, plusieurs problèmes doivent être évoqués.

Le genre *Melothria*, *sensu lato*, (Cogniaux non Jeffrey).

Ce genre ne comprend que des lianes assez grêles, munies de petites fleurs et de fruits médiocres multiséminés. On a dénombré plus de 80 espèces (genre le plus diversifié de la famille).

Cependant, les différences d'organisation de l'androcée ont frappé beaucoup d'auteurs qui avaient proposé le démembrement du genre *Melothria* L. en plusieurs unités de même valeur : *Zehneria* Endl., *Mukia* Arn., *Solena* Lour., *Melothria* L. s. s.

Source : MNHN, Paris

C. JEFFREY a proposé, pour ce groupe délicat, des définitions que nous rétablissons sous forme d'une clé :

— 3 étamines, toutes dithèques (rarement 2 ou 4), *Zehneria;*
— 3 étamines, 2 dithèques, 1 monothèque :
.. Thèques obliques, condupliquées, *Solena;*
.. Thèques droites, arquées ou en crochets.
+ Fleurs ♂ en « racèmes » à longues pédoncules, *Melothria* s. s.
+ Fleurs ♂ solitaires ou en « fascicules » pauciflores.
✶ Graines turgides, fleurs ♀ en « fascicules », *Mukia.*
✶ Graines lenticulaires, comprimées, fleurs ♀ solitaires, *Cucumella.*

Notons que les caractères polliniques indiqués par MARTICORENA (1963), n'apportent pas de précisions décisives. Selon ces limites, toutes les *Melothrieae* de Madagascar à étamines insérées à la gorge ou à la base de la coupe florale, à graines petites et plates, et comprenant 3 étamines, soit toutes dithèques, soit 2 dithèques, 1 monothèque, appartiendraient soit au genre *Zehneria,* soit au genre *Cucumella.*

Des 9 espèces citées pour Madagascar (comprenant le *Zehmeria emirnensis* Baker), nous n'avons reconnu comme spécifiquement distinctes que *Zehneria polycarpa* (Cogn). Keraudren, *Z. Thwaitesii* (Schweinf.) C. Jeffrey, *Z. maysorensis* (Wight et Arn.) Arn., *Z. Rutenbergiana* (Cogn.) Keraudren, *Z. Peneyana* (Naud.) Aschers et Schweinf., *Z. emirnensis* (Baker) Keraudren. A ces 6 espèces s'ajoutent cependant 3 unités nouvelles (M. Keraudren, 1964) : *Z. Perrieri, Z. Martinez-Crovettoi, Z. madagascariensis;* le binôme *Melothria Elliottiana* Cogn. est synonyme du binôme *Zehneria polycarpa.* Quant aux autres échantillons rapportés par COGNIAUX au *Melothria punctata* (Thun.) Cogn., il nous a semblé qu'il fallait les identifier à plusieurs des espèces précédentes.

Mais il demeure plusieurs questions fort intéressantes à discuter sur le plan taxinomique. En particulier, le *Zehmeria emirnensis* attribué à BAKER, cité par BARON dans son *Compendium des plantes malgaches* (1903), non cité par l'*Index Kewensis,* ni dans les monographies de COGNIAUX, n'a pas été considéré par BARON comme identique à l'actuel *Zehneria emirnensis* (Baker) Keraudren.

Au sein des plantes que l'étude morphologique classique conduit à rapprocher des *Melothrieae* du genre *Zehneria,* figurent aussi plusieurs plantes malgaches rapportées au *Zehneria Peneyana* (Naud.) Aschers et Schweinf. dont la première récolte à Madagascar est due à Karl AFZELIUS, à Marovoay, sans numéro. L'étude du pollen nous a montré que ce taxon devait être considéré comme très particulier par rapport aux autres espèces malgaches, puisqu'il est caractérisé par des grains de pollens hexaporés alors que les divers autres *Zehneria* ont des grains de pollen tricolporés.

En réalité, ce *Zehneria Peneyana* prend (de même que le *Z. Thwaitesii*), une place originale dans le genre, car l'androcée est constitué par des étamines subsessiles dont le connectif est prolongé en appendice. Prenant ce critère en considération, ainsi que d'autres caractères distinctifs, C. JEFFREY (1961), a donné au taxon *Pseudokedrostis* Harms le rang d'un sous-genre de *Zehneria.* Les exemplaires malgaches du *Zehneria Peneyana* et du *Z. Thwaitesii* confirment la validité de cette distinction.

Quant au genre *Cucumella* Chiov., il est représenté à Madagascar par une espèce commune au Sud-Ouest africain, à l'Afrique du Sud, à l'Angola et à la Grande-Ile. Ce genre se distingue du genre *Zehneria* par ses étamines non plus toutes dithèques mais seulement deux dithèques et une monothèque. Les graines comprimées chez ces deux genres s'opposent surtout par leur forme à celles du genre *Mukia* Arn., genre monospécifique largement représenté en Afrique — et qui avait été assimilé au genre *Zehneria* (*Melothria*). On pourrait rapprocher le genre *Cucumella* du genre *Oreosyce* mais ils diffèrent entre eux par la forme des loges staminales et par leurs fruits.

Source : MNHN, Paris

Le genre *Cucumis*.

La systématique de ce genre demeure parmi les plus complexes de la famille, car il s'agit de plantes qui furent largement introduites à travers le monde, cultivées un peu partout. Beaucoup des variétés, formes, races, s'échappent des cultures et prennent place parmi les adventices non seulement dans les zones intertropicales, mais même dans la région méditerranéenne ou dans les territoires saharo-sindiens.

Or, les souches des espèces cultivées demeurent assez mal connues et, si le *Cucumis Melo* L. et le *Cucumis sativus* L. figurent au premier plan des espèces introduites, quelques incertitudes apparaissent quant aux *Cucumis* présents à Madagascar.

En effet, il ne semble pas, tout d'abord, que ce genre ait acquis une large diversification dans la Grande-Ile, nous n'avons reconnu que 4 unités taxinomiques alors qu'il y en aurait 18 en Afrique.

Si la définition des *Cucumis* « sauvages » ne suscite pas de difficultés majeures, par contre l'appartenance spécifique des spécimens récoltés en cultures ou près des villages n'a pu être définitivement élucidée. Bien que le *C. Melo* L. et le *C. sativus* L. aient été, semble-t-il, introduits dans l'île, la plupart des exsiccata figurant dans les collections, paraissent devoir être rapportés au *C. Sacleuxii* Pailleux et Bois, en raison de la présence de poils blancs très longs, triangulaires, à base assez large, couvrant les parties les plus jeunes des tiges. A ce caractère, nous croyons devoir ajouter que les pédoncules des fleurs ♀ sont plus fins que ceux que l'on observe habituellement chez le *C. Melo* et le *C. sativus*, et que les graines des plantes malgaches ont généralement une couleur plus fauve que celles de ces dernières espèces.

La délimitation d'unités spécifiques distinctes demeure cependant sujette à discussion, car il s'agit de caractères assez faibles. Il est pourtant actuellement impossible de hiérarchiser les taxons à l'intérieur du genre *Cucumis*, puisque l'on ignore pratiquement tout des conséquences biologiques de la culture déjà ancienne des espèces *Cucumis Melo* et *Cucumis sativus*. Des phénomènes d'introgression entre des populations redevenues sauvages et les espèces spontanées pourraient être invoqués pour expliquer l'instabilité d'un certain nombre de caractères chez les spécimens malgaches et africains.

Les pollens ont des structures constantes, tous les représentants examinés ayant montré un type triporé, mais par contre les garnitures chromosomiques semblent se situer dans des séries différentes ($x = 7$, $x = 12$), et la fréquence des polyploïdes paraît confirmer l'existence d'une certaine instabilité.

De plus, Cogniaux avait signalé à Madagascar la présence d'un *Cucumis* endémique, le *C. parvifolius* Cogn. fondé sur l'échantillon Scott Elliot n° 1947, échantillon que nous avons retrouvé dans l'herbier de Bruxelles. Aucun autre spécimen n'a été rapporté avec certitude à ce type qui, en réalité, doit être assimilé à l'*Oreosyce africana* Kook. f., étudié ci-dessous.

Il convient de rapprocher du genre *Cucumis*, le genre *Oreosyce*, une des seules Cucurbitacées limitée aux domaines montagnards africains. La plante de Madagascar diffère trop peu de l'*Oreosyce africana* Hook. f. typique pour que l'on puisse distinguer un taxon de rang spécifique; tout au plus les légères dissemblances dans la longueur relative des sépales et de la coupe florale, ainsi que dans le système pilifère ornementant le péricarpe, pourraient justifier la distinction d'une forme. Les divers aspects de la morphologie foliaire comme ceux du tomentum, entrent dans les limites de la variation de l'espèce.

Le groupe malgache du genre *Kedrostis* Medik. doit être rapporté à la section *Cogniauxina* O. Ktze, au sens de Cogniaux. Cependant, la définition des *Cogniauxina* fait intervenir la présence de vrilles bifides, alors que les vrilles des plantes malgaches sont toujours simples; aussi conviendrait-il de retenir plutôt une appartenance au sous-genre *Kedrostis* au sens de A. D. J. Meeuse (1962). Les *Kedrostis* de Madagascar ont

Source : MNHN, Paris

d'ailleurs une originalité assez accentuée par rapport à ceux de l'Afrique continentale. Par exemple, seuls les *K. Perrieri* Keraudren et *K. laxa* Keraudren possèdent un connectif prolongé en appendice deltoïde. Malgré tout, il est délicat de faire des rapprochements au niveau spécifique, car, si l'on emploie les caractères de la clé de MEEUSE, on est amené à placer les espèces malgaches auprès du *Kedrostis nana* (Lamarck) Cogn.; ceci serait inexact, car l'utilisation de la clé de COGNIAUX élimine la possibilité d'une similitude avec ce même *Kedrostis nana*. La seule espèce malgache qui paraisse peu éloignée d'une espèce africaine est le *Kedrostis dissecta* Keraudren, proche du *K. hirtella* (Hochst.) Cogn. Le genre *Kedrostis* n'avait jamais été signalé à Madagascar.

Nous décrivions, en 1959, sous le nom de *Calyptrosicyoinae*, des Cucurbitacées *Cucurbitoideae-Melothrieae*, dont le fruit présente une particularité qui nous semble exceptionnelle dans la sous-famille, puisqu'il s'agit de sortes de pyxides charnues, multiséminées. La déhiscence de cette pyxide particulière se produit selon une ligne circulaire assez près du point d'insertion sur le pédoncule. Il s'avérait plus tard que les échantillons étudiés devaient être rapportés au genre *Corallocarpus* Hook. f., genre dont la description originale englobe ce caractère du fruit. En conséquence, la sous-tribu qui regrouperait les plantes à péponides pyxidiformes pourrait, en principe, prendre le nom de *Corallocarpoinae*.

Cependant, dans sa revision, C. JEFFREY n'a pas distingué cette sous-tribu des *Melothriinae*, tout en estimant qu'il pourrait être judicieux de séparer des *Melothriinae sensu stricto*, d'un côté les *Cucumerinae*, et de l'autre les ex-*Calyptrosicyoinae*. En effet, la distinction des 4 sous-tribus actuelles de la tribu des *Melothrieae* porte sur des caractères non homogènes :

— 3 étamines.

\+ Herbes ou arbustes.

. Ovules horizontaux..... *Cucumerinae* Pax (= *Melothriinae* C. JEFFREY, *nom. nov.*, 1963), 23 genres.

.. Ovules dressés..... *Dicoelosperminae* Pax 1 genre.

\++ Arbres; ovules horizontaux..... *Dendrosicyoinae* C. JEFFREY, 1 genre.

—— 2 étamines..... *Anguriinae* Baillon (= *Guraniinae* C. JEFFREY, *nom. nov.*, 1963, 6 genres).

Or, la sous-tribu des *Melothriinae* ainsi définie présente de nombreuses variations, non seulement dans la structure de l'androcée, mais aussi dans celle du fruit. L'éclatement de ce groupe se justifierait aussi par le fait qu'il existe également des différences assez nettes dans la morphologie des pollens : triporés chez les *Cucumis* et *Oreosyce*, tricolporoïdés chez le *Trochomeriopsis*, tricolporés dans plusieurs autres genres. Cependant, la connaissance des représentants américains, quoiqu'encore assez imparfaite, n'apporte pas suffisamment de documents pour que puisse être proposée une hiérarchisation équilibrée.

Le genre *Muellerargia* Cogn. considéré jusqu'en 1965 comme uniquement indo-malais, possède un représentant à Madagascar. Appartenant également à la sous-tribu des *Melothriinae*, il doit son originalité à ses fruits hérissés de longues épines souples. Par ses étamines subsessiles à loges droites, il s'apparenterait au genre *Oreosyce* mais la présence de fruits très particuliers nous permet de conserver cette unité générique reconnue par COGNIAUX en 1881. L'espèce endémique malgache *M. Jeffreyana* Keraudren, diffère nettement du *M. timorensis* Cogn.

La sous-tribu des *Anguriinae* Baillon (= *Guraniinae* C. Jeffrey), est représentée à Madagascar par le genre *Seyrigia*, caractérisé par ses fleurs ♂ à 2 étamines. C'est le seul exemple connu de cette sous-tribu dans le Vieux-Monde, toutes les autres

Source : MNHN, Paris

Anguriinae décrites provenant d'Amérique tropicale. Quatre espèces très différenciées existent sur la Grande-Ile, une cinquième devra vraisemblablement être reconnue, mais n'a jusqu'à présent été observée qu'en serre et à l'état stérile. Les *Seyrigia* sont tous des lianes à tiges succulentes, à feuillage réduit et rapidement caduc.

Notons cependant que par les caractères polliniques et cytologiques, les *Seyrigia* paraissent différer des autres Cucurbitacées à 2 étamines. Cette situation serait de nature à justifier la création d'une tribu particulière pour les *Seyrigia* si l'on estimait que le critère staminal ne revêt pas une importance hiérarchiquement prépondérante.

Nous rapportons également aux *Cucurbitoideae*, le genre *Tricyclandra* que nous avons découvert très récemment et qui diffère de toutes les Cucurbitacées jusqu'à présent connues, par ses 3 étamines monothèques, à loges circulaires.

Par ses graines disposées horizontalement dans le fruit, ce genre s'éloigne en effet fondamentalement des *Zanonioideae*, mais sa place exceptionnelle pourrait justifier la création d'une tribu particulière.

Parmi les 25 genres de la sous-famille des *Cucurbitoideae* trouvés à Madagascar, 7 paraissent n'exister que par l'intermédiaire d'espèces cultivées ou introduites accidentellement (adventices). 12 genres seulement, sur une centaine que compte la sous-famille, possèdent des espèces autochtones sur l'île. Six genres sont endémiques : *Ampelosicyos, Lemurosicyos, Seyrigia, Tricyclandra, Trochomeriopsis* et *Zombitsia*, au total 11 espèces.

b. Sous-famille des *Zanonioideae* C. Jeffrey, 1961.

Cette sous-famille correspond exactement aux Févillées des anciens auteurs, et ne comprend qu'une seule tribu, les *Zanonieae* Bl., 1826, groupant 4 sous-tribus. On ne compte en Afrique que 2 genres, appartenant à cette sous-famille et qui n'existent pas à Madagascar (1). Par contre, les deux genres malgaches sont inconnus ailleurs. Les 14 autres genres sont surtout indo-malais et américains.

Les genres malgaches *Xerosicyos* Humbert et *Zygosicyos* Humbert, prennent place, selon C. Jeffrey, dans la sous-tribu des *Zanoniinae* Pax; l'existence d'un ovaire à 2 styles et d'un fruit capsulaire déhiscent, à 2 loges, paraît constituer un ensemble de caractères suffisamment importants pour justifier le point de vue de H. Humbert; celui-ci avait en effet distingué la sous-tribu des *Xerosicyoinae*. Par ses fruits, le genre africain *Gerrardanthus* Harv. ressemble aux *Xerosicyoinae*, de même que le genre malayo-papou *Alsomitra* Roem. et le genre thibétain *Hemsleya* Cogn. Chez les *Zanonia*, le fruit est subsphérique.

Bien caractérisées par leurs graines ailées, les *Zanoniinae* comprennent cependant des genres dont les fruits appartiennent à des catégories morphologiques différentes.

Les genres *Xerosicyos* et *Zygosicyos* ont une diversification moins accentuée que celle du genre *Seyrigia*, mais ils présentent l'un et l'autre également des particularités morphologiques remarquables, que nous étudierons en détail plus loin.

Ainsi, la flore des Cucurbitacées malgaches comprend un certain nombre d'unités taxinomiques qu'il était impossible d'inclure dans les groupes ou les classifications existant précédemment. La connaissance de l'ensemble des caractères de ces plantes a permis une comparaison avec les taxons inventoriés sur les autres territoires mais fait apparaître également la nécessité de donner une définition particulière de la famille pour Madagascar, définition qui constituera un élargissement notable des limites habituellement adoptées pour les divisions supra-génériques.

Une telle description ne s'appliquerait pas, par exemple, aux Cucurbitacées de l'Afrique équatoriale occidentale où sont absents, entre autres, la succulence et l'androcée bistaminé.

---

(1) Nous avons découvert récemment le genre *Cyclantheropsis* à Madagascar.

Source : MNHN, Paris

E. Caractères de la famille à Madagascar.

Cucurbitacées.
(*Cucurbitaceae*).

Plantes annuelles ou vivaces.

APPAREIL SOUTERRAIN :

Développement fréquent d'organes souterrains de taille variable, parfois très volumineux.

APPAREIL VÉGÉTATIF AÉRIEN :

Presque toujours lianescent ou rampant, parfois succulent, rarement ligneux, exceptionnellement arbustif, portant presque toujours des vrilles, généralement couvert de poils raides; parfois velu-laineux.

Feuilles pétiolées, à limbes simples, entiers, dentés, découpés jusqu'à profondément divisés, palmatilobés ou palmatiséquées jamais composés-pennés. Limbe parcheminé-membraneux, parfois charnu, le plus souvent cordé à la base et muni d'un pétiole; ce dernier porte parfois des glandes. Les feuilles peuvent n'exister que temporairement, surtout sur les jeunes pousses; les rameaux paraissent alors aphylles à l'état adulte. Les dimensions des feuilles demeurent assez constantes, beaucoup d'espèces se classent parmi les mésophylles (2 000 à 15 000 mm²), il n'existe aucune espèce à feuilles éricoïdes-myrtoïdes; la sclérophyllie fait également exception dans la famille.

Vrilles développées ou non, situées latéralement au niveau des feuilles ou des inflorescences, simples, bi- ou multifides.

APPAREIL REPRODUCTEUR :

Plantes monoïques ou dioïques. Inflorescences paraissant presque toujours définies, simples, et ayant l'aspect de grappes (= « *racemi* » des auteurs), de corymbes, d'ombelles, ou complexes, et désignées alors classiquement sous les noms de « panicules », de « fascicules », ou de « glomérules » (parfois grappes de cymes). Les inflorescences ♀ sont presque toujours moins fournies et plus simples que les inflorescences ♂. Les espèces monoïques portent les fleurs ♂ et ♀ sur des axes florifères le plus fréquemment différents (axes ♂ distaux; axes ♀ proximaux).

Fleurs ♂.

Pièces du périanthe le plus souvent bien distinctes, unies dans leurs parties basales en une coupe florale plus ou moins tubulaire ou campanulée; lobes du calice 4 ou 5, linéaires, étroits ou odontiformes, généralement libres (dialysépalie); lobes de la corolle libres (dialypétalie), ou unis sur une plus ou moins grande partie, jusqu'à la gamopétalie; pétales de couleurs pâles, blancs, jaunes, verdâtres, très rarement jaune brillant, peu visibles sauf dans quelques genres qui peuvent alors posséder des fleurs très spectaculaires.

Androcée complexe (dont les caractères ont été souvent utilisés comme bases dans les systèmes de classification, certaines structures ayant une assez grande stabilité); 3 étamines, parfois 5 ou 2, rarement 4; ces étamines sont insérées sur la coupe florale calicinale (« réceptacle »), par des filets plus ou moins longs, parfois très courts (étamines subsessiles), libres ou soudés, à connectif presque toujours bien développé,

Source : MNHN, Paris

parfois prolongé en appendice. Anthères de formes très variées, dites par les descripteurs uni- ou biloculaires, mono- ou dithèques (= *monothecae* ou *bithecae*), les deux types pouvant exister non seulement chez une même espèce, mais dans une même fleur; loges des anthères (2 anthères = 4 sacs polliniques, 1 anthère = 2 sacs polliniques), droites, arquées, sigmoïdes ou contournées, ou encore tripliquées (formes souvent caractéristiques au niveau générique). Anthères libres, simplement jointives ou totalement coalescentes en une masse staminale complexe, parfois anthères formées d'une loge circulaire parallèle aux parois de la coupe (*Tricyclandra*). Pistillode généralement présent, pouvant être réduit à une simple glande très peu marquée.

Fleurs ♀.

Souvent solitaires et beaucoup plus grandes que les fleurs ♂ dans bien des cas; leur périanthe est semblable à celui des fleurs ♂.

Ovaire infère, sauf parfois dans sa partie supérieure, qui est libre, ou encore semi-infère, le plus souvent soudé à la coupe florale et évoluant avec elle pour former une diaspore souvent très complexe (« fruit »); pièces périanthaires rapidement caduques. Ovaire jeune généralement à 3 loges — plus rarement de 1 à 6 loges (ou plus) par suite du développement de parois secondaires parfois plusieurs fois repliées sur elles-mêmes, longitudinalement, transversalement, ou même radialement —; styles simples ou divisés au sommet, parfois munis à leur base de glandes, d'un disque ou d'une collerette nectarifère; 1, 2 ou 3 stigmates plus ou moins lobés. Ovules nombreux dans la plupart des espèces, pendants, dressés ou le plus souvent horizontaux; quelquefois un ou deux seulement peuvent se développer normalement, les espèces mono- ou biovulées sont l'exception.

Staminodes parfois présents et occupant alors la place équivalente des étamines dans la fleur ♂.

Fruit :

Très caractéristique, mais très variable (péponiforme), charnu dans de nombreux genres, indéhiscent ou s'ouvrant selon une ligne basale circulaire ou selon des fentes longitudinales, ou encore par un opercule au sommet du fruit. Souvent muni de protubérances, d'aiguillons, de soies raides ou de poils; dans quelques cas, fruits secs ou fibreux, glabres.

Graines :

Généralement très nombreuses, plus ou moins aplaties, fréquemment nettement marginées, moins souvent ailées; testa lisse ou ornementé, parfois de façon caractéristique, crustacé, parcheminé; téguments hyalins translucides, entourant des cotylédons charnus ou membraneux; albumen pouvant être présent; on observe, de plus, fréquemment des restes d'une dépendance placentaire ayant valeur d'arille.

L'ensemble des connaissances acquises sur les Cucurbitacées de Madagascar permet aussi de compléter ou d'amender les définitions des tribus, et de justifier le maintien de certaines sous-tribus.

C. *Clés des genres.*

1. Clé des genres basée sur les caractères de la fleur ♂ lorsque cela est possible.

1. Fleurs ♂ à 2 étamines; anthères à 2 thèques..... 1. *Seyrigia.*

1'. Fleurs ♂ à plus de 2 étamines.

2. Fleurs ♂ à 4 étamines, anthères à une seule thèque, loges subhorizontales.

Source : MNHN, Paris

3. Étamines normalement libres, feuilles plus ou moins charnues. 2. *Xerosicyos.*
3'. Étamines unies inférieurement par les filets en une colonne centrale se dédoublant deux fois, feuilles parcheminées..... 3. *Zygosicyos.*
2'. Fleurs ♂ à 3 étamines ou 5.
4. Fleurs ♂ possédant une écaille à la base des pétales..... 4. *Momordica.*
4'. Fleurs ♂ ne possédant pas d'écaille à la base des pétales.
5. Loges des étamines droites ou légèrement arquées.
6. Étamines insérées dans le fond ou sur les parois de la coupe florale.
7. Étamines à filets plus ou moins longs. Fleurs ♂ à 3 étamines, très exceptionnellement 5.
8. Étamines toutes dithèques (si 5 étamines voir 7, *Telfairia*).
9. Étamines insérées dans le fond de la coupe florale..... ..... 5. *Zehneria.*
9'. Étamines insérées vers le milieu de la coupe florale. 5'. *Zehneria* (sous-genre *Pseudokedrostis*).
8'. Étamines non toutes dithèques.
10. 2 étamines dithèques, 1 monothèque..... 6. *Cucumella.*
10'. 1 étamine à 2 thèques, les 2 autres à 4 thèques, filets épais..... 7. *Telfairia.*
7'. Étamines subsessiles.
11. Loges droites; 2 dithèques, 1 monothèque.
12. Fruit échinulé, portant de longues épines souples. 8. *Muellerargia.*
12'. Fruit couvert de poils..... 9. *Oreosyce.*
11'. Loges circulaires..... 10. *Tricyclandra.*
6'. Étamines insérées à la gorge de la coupe florale.
13. Connectifs des anthères séparés jusqu'aux filets.
14. Fruit déhiscent par une fente circulaire..... 11. *Corallocarpus.*
14'. Fruit indéhiscent..... 12. *Kedrostis.*
13'. Connectifs des anthères indivis..... 13. *Trochomeriopsis.*
5'. Loges des étamines condupliquées-sinueuses ou tripliquées.
15. Loges (thèques) condupliquées-sinueuses (sigmoïdes).
16. 5 étamines subsessiles..... 14. *Ampelosicyos.*
16'. 3 étamines à filets épais.
17. Connectifs séparés jusqu'aux filets..... 15. *Luffa.*
17'. Connectifs non séparés, épais..... 16. *Lagenaria.*
15'. Loges (thèques) tripliquées.
18. Étamines toutes dithèques.
19. Étamines insérées à la gorge de la coupe florale.. 17. *Zombitsia.*
19'. Étamines insérées sur la coupe florale.
20. Corolle campanulée, gamopétale sur une partie de sa longueur, filets bien développés, pas de pistillode..... ..... 18. *Raphidiocystis.*
20'. Corolle non campanulée, lobes séparés, filets courts, pistillode..... 19. *Benincasa.*
18'. 2 étamines dithèques, 1 monothèque.

Source : MNHN, Paris

21. Corolle campanulée, gamopétale à la base, fleurs de grande taille..... 20. *Cucurbita*.
21'. Corolle non campanulée, fleurs de taille moyenne ou fleurs petites.
22. Coupe florale en tube..... 21. *Peponium*.
22'. Coupe florale campanulée, cupuliforme.
23. Connectif prolongé au-dessus des loges..... 22. *Cucumis*.
23'. Connectif non prolongé au-dessus des loges.
24. Étamines insérées au fond de la coupe florale.
25. Nombreux ovules horizontaux.
26. Graines à bords dentés..... 23. *Lemurosicyos*.
26'. Graines à bords non dentés..... 24. *Citrullus*.
25'. Ovules peu nombreux, dressés..... 25. *Cayaponia*.
24'. Étamines insérées sur la coupe florale, plus ou moins cohérentes au milieu du périanthe.
27. Corolle à lobes fimbriés..... 26. *Trichosanthes*.
27'. Corolle à lobes non fimbriés..... 27. *Sechium*.

2. Clé des genres basée sur les caractères du fruit, des graines et des fleurs ♀ lorsque cela est possible.

1. Fruits secs.
2. Graines pendantes.
3. Feuilles charnues crassulescentes..... 2. *Xerosicyos*.
3'. Feuilles parcheminées..... 3. *Zygosicyos*.
2'. Graines non pendantes.
4. Graines dressées..... 25. *Cayaponia*.
4'. Graines horizontales nombreuses..... 15. *Luffa*.
1'. Fruits charnus.
5. Fruits non lisses.
6. Fruits couverts de poils.
7. Poils courts, plus épars, lobes de la corolle non soudés, anneau entourant la base du style..... 9. *Oreosyce*.
7'. Poils assez longs et très denses, lobes de la corolle soudés partiellement..... 18. *Raphidiocystis*.
6'. Fruits portant de longues épines souples..... 8. *Muellerargia*.
5'. Fruits lisses ou rarement tuberculés, glabrescents, portant parfois quelques poils à l'état jeune, mais le plus souvent glabres à maturité.
8. Fruits renfermant une seule graine..... 27. *Sechium*.
8'. Fruits renfermant plusieurs graines.
9. Fruits déhiscents.
10. Déhiscence en anneau à la base du fruit..... 11. *Corallocarpus*.
10'. Déhiscence par valves..... 4. *Momordica*.
9'. Fruits indéhiscents.

Source : MNHN, Paris

11. Fruits assez petits, ne dépassant pas 4 cm de long.
12. Graines obovoïdes..... 1. *Seyrigia.*
12′. Graines aplaties ou lenticulaires.
13. Fleurs ♀ solitaires..... 6. *Cucumella.*
13′. Fleurs ♀ non solitaires..... 5. *Zehneria.*
11′. Fruits plus volumineux, plus de 4 cm de long.
14. Fruits subsphériques.
15. Corolle gamopétale..... 20. *Cucurbita.*
15′. Corolle à lobes séparés.
16. Style entouré d'un nectaire à sa base.
17. Graines petites, ellipsoïdes, 6 mm de long et 3 mm de large environ..... 22. *Cucumis.*
17′. Graines plus grandes, 1 cm de long et 6-7 mm de large, marginées sur les bords..... 17. *Zombitsia.*
16′. Style sans nectaires à sa base..... 24. *Citrullus.*
14′. Fruits allongés, subcylindriques ou tronconiques.
18. Taille des fruits inférieure à 15 cm de long.
19. Grosses graines réniformes, plus de 2 cm de large..... ..... 14. *Ampelosicyos.*
19′. Graines petites.
20. Graines très aplaties..... 21. *Peponium.*
20′. Graines plus épaisses, mucronulées.
21. Graines à bords non dentés.
22. Graines ovoïdes, globuleuses, 4-5 mm de large..... ..... 12. *Kedrostis.*
22′. Graines aplaties, 8-9 mm de large.
23. Pétales fimbriés..... 10. *Tricyclandra.*
23′. Pétales non fimbriés..... 13. *Trochomeropsis.*
21′. Graines dentées sur les bords..... 23. *Lemurosicyos.*
18′. Taille des fruits supérieure à 15 cm.
24. Pétales fimbriés.
25. Fruits à grosses côtes (10-12)..... 17. *Telfairia.*
25′. Fruits sans côtes, seulement striés de raies blanchâtres... ..... 26. *Trichosanthes.*
24′. Pétales non fimbriés.
26. Fruits pouvant atteindre 2 m de long, style entouré d'un disque, pétiole sans glande..... 19. *Benincasa.*
26′. Fruits moins longs, style sans disque à la base, glande au sommet du pétiole..... 16. *Lagenaria.*

D. Discussions.

En essayant de baser les clés d'une part sur les fleurs ♂, d'autre part sur les fleurs ♀, nous avons voulu tenir compte du fait que la fréquente dioécie avait pour conséquence évidente la difficulté de récolter dans la nature, au même moment, à la fois des pieds ♂ et des pieds ♀. Cependant, dans l'ensemble des taxons inventoriés à

Source : MNHN, Paris

Madagascar, non seulement nous avons pu bénéficier d'un matériel complet, mais nous n'avons pas eu à redouter des rapprochements trop hasardeux. En effet, nous avons pu vérifier très souvent les résultats obtenus entre des comparaisons d'herbiers, grâce à des observations personnelles sur le terrain.

Naturellement, il ne peut exister un parallélisme absolu entre les deux types de clés. Il en serait d'ailleurs ainsi quel que soit le caractère discriminatif choisi. Mais, dans les deux cas, on remarquera que l'emploi des variations chez un seul type d'organe, permet néanmoins de parvenir à une mise en place satisfaisante des genres.

Ce n'est que dans de rares cas que d'autres caractères ont dû être employés (*Corallocarpus* et *Kedrostis*, *Xerosicyos* et *Zygosicyos*).

Androcée.

Les systèmes faisant intervenir les caractères de l'androcée dans les clés de genres sont classiques pour l'étude de la famille des Cucurbitacées. Par contre, le fait qu'un très petit nombre de fruits seulement ait été connu, n'avait pas permis, dans la majorité des cas, d'utiliser des critères basés sur la morphologie des plantes ♀.

Il demeure malgré tout quelques incertitudes sur des points de détail. Si la constance des 2 étamines peut se chiffrer à près de 100 % des échantillons examinés pour le genre *Seyrigia*, par contre le schéma tétrastaminé des *Xerosicyos* peut être troublé; on compte environ jusqu'à 15 à 20 % d'anomalies; celles-ci peuvent correspondre à une diminution ou à une augmentation du nombre des étamines, ainsi que l'a montré H. Humbert (1944).

Mais la clé aurait pu naturellement, dans ce cas précis, au lieu de tenir compte du nombre des étamines, faire ressortir comme élément prépondérant, la très grande originalité des anthères monothèques subhorizontales (*Xerosicyos*, *Zygosicyos*).

La variation du nombre des étamines, ou plus exactement les modalités de cette variation, peuvent également intervenir comme caractère valable à l'échelle générique. C'est le cas, par exemple, pour le genre *Telfairia*.

Chez le genre *Corallocarpus*, il est bien difficile, à première vue, de trancher entre les deux solutions : soit 3 étamines, soit 5. En réalité, il existe 2 étamines dithèques et une étamine monothèque; chez chacune des premières, les connectifs, séparés jusqu'aux filets, donnent, en effet, une impression de 2 étamines monothèques (vascularisation comprenant seulement 3 faisceaux).

Le caractère relatif à la forme des thèques (loges des anthères), peut être très valablement utilisé même pour la distinction de groupes de genres, car il offre une stabilité indiscutable sur un même individu. Par exemple, on ne trouvera que très exceptionnellement, et vraisemblablement en raison de traumatismes chez ces fleurs, cas où une étamine aura des loges contournées et les autres des loges droites, ou bien 2 étamines à loges sigmoïdes et une autre à loge tripliquées, etc. Toutes les étamines d'une même fleur ou de toutes les fleurs d'un individu peuvent en général, très aisément, être rapportées à un type bien défini.

Il est commode aussi de faire intervenir la position des étamines dans la coupe florale en considérant la place du point d'insertion des filets sur cette coupe. Il existe 3 niveaux dans la coupe florale : le fond, la gorge, c'est-à-dire le niveau où s'individualisent les sépales, et enfin la partie intermédiaire. Le type d'insertion est en général caractéristique mais, par exemple, nous avons déjà signalé que, dans le sous-genre *Pseudokedrostis* du genre *Zehneria*, il existe des étamines insérées à la gorge de la coupe florale, ce qui a nécessité, dans notre clé, le transfert du *Pseudokedrostis* auprès du *Trochomeriopsis*, bien que ces deux taxons n'aient aucune parenté.

Source : MNHN, Paris

Vascularisation.

Un des points les plus discutés pour la classification des Cucurbitacées dans l'ensemble des Angiospermes fut la définition de la structure des pièces du périanthe. On a placé les Cucurbitacées tantôt parmi les dialypétales, tantôt parmi les gamopétales. Si l'on considère l'ensemble de la famille, la gamopétalie est beaucoup plus répandue que la dialypétalie et l'exemple des plantes malgaches vérifie cette constatation. En réalité, la fleur est composée à sa base d'une coupe constituée par la coalescence à la fois des pétales et des sépales. Cette partie de la fleur (présente même chez les espèces apparemment totalement dialypétales) fut considérée fréquemment comme un réceptacle. Nous avons effectué, en utilisant la technique de Ch. Fusch, des études sur la vascularisation des fleurs de quelques espèces malgaches. Il s'agit de procéder à une décoloration des organes par de la soude puis à colorer les faisceaux par de la fuchsine.

Le plus souvent, dans une fleur ♂ (*Corallocarpus* par exemple), le tissu de la coupe florale est parcouru par 10 faisceaux vasculaires principaux, correspondant aux 10 pièces, du périanthe, la vascularisation des étamines, tout en gardant sa propre individualité, est dépendante de celle des pétales ou des sépales. Chez le *Xerosicyos* tétramère, le pédicelle floral comporte, à sa base, 4 faisceaux qui vont irrégulièrement se diviser pour la vascularisation des pièces florales. Dans ce genre, la coupe florale est extrêmement réduite mais, à son niveau se produisent des anastomoses entre les faisceaux qui alimentent les pétales et ceux qui alimentent les étamines. Au contraire, il semble, dans la majorité des cas, que les faisceaux, d'ailleurs très fins, se rendant aux sépales, se différencient plus bas (fig. **1**, 1 et 5).

L'examen des coupes sériées chez le *Xerosicyos* donne les successions suivantes (fig. **1**, 2, 3, 4) :

— pédicelle : 4 faisceaux de même importance;

— coupe florale : 2 faisceaux centraux de même importance, 4 faisceaux très petits et externes diamétralement opposés;

— plus au-dessus : 4 massifs vasculaires simples, équivalents (vascularisation des étamines).

Chez les *Xerosicyos*, la vascularisation des étamines est liée à celle des deux pétales internes. Chez les *Seyrigia*, il y a deux étamines : le faisceau vasculaire de l'une conflue avec les faisceaux d'un pétale, celui de la deuxième étamine avec ceux d'un sépale.

Il existe une zone privilégiée pouvant être interprétée comme la coupe florale (ou réceptacle). L'indépendance des pièces fertiles et des pièces stériles ne se manifeste vraiment que très tardivement. Notons pourtant que, dans un cas comme dans l'autre, les faisceaux vascularisant les pétales et les sépales, s'individualisent parfaitement les uns par rapport aux autres.

Fruits et graines.

Nous avons tenu compte, dans les clés, des caractères du fruit et des graines. Ce point de vue se justifie puisque, tout au moins en ce qui concerne les graines, on trouve une continuité certaine au cours de l'ontogenèse; malgré les transformations qui s'opèrent au cours de la maturation des fruits, aux ovules horizontaux des jeunes fleurs ♀ correspondent des graines horizontales dans le fruit mûr; aux ovules pendants correspondent des graines pendantes et aux ovules dressés correspondent des graines dressées.

Il est donc légitime de considérer ces caractères comme importants du point de vue systématique puisqu'on peut en reconnaître la valeur quel que soit l'état dans lequel on rencontre les plantes ♀.

Source : MNHN, Paris

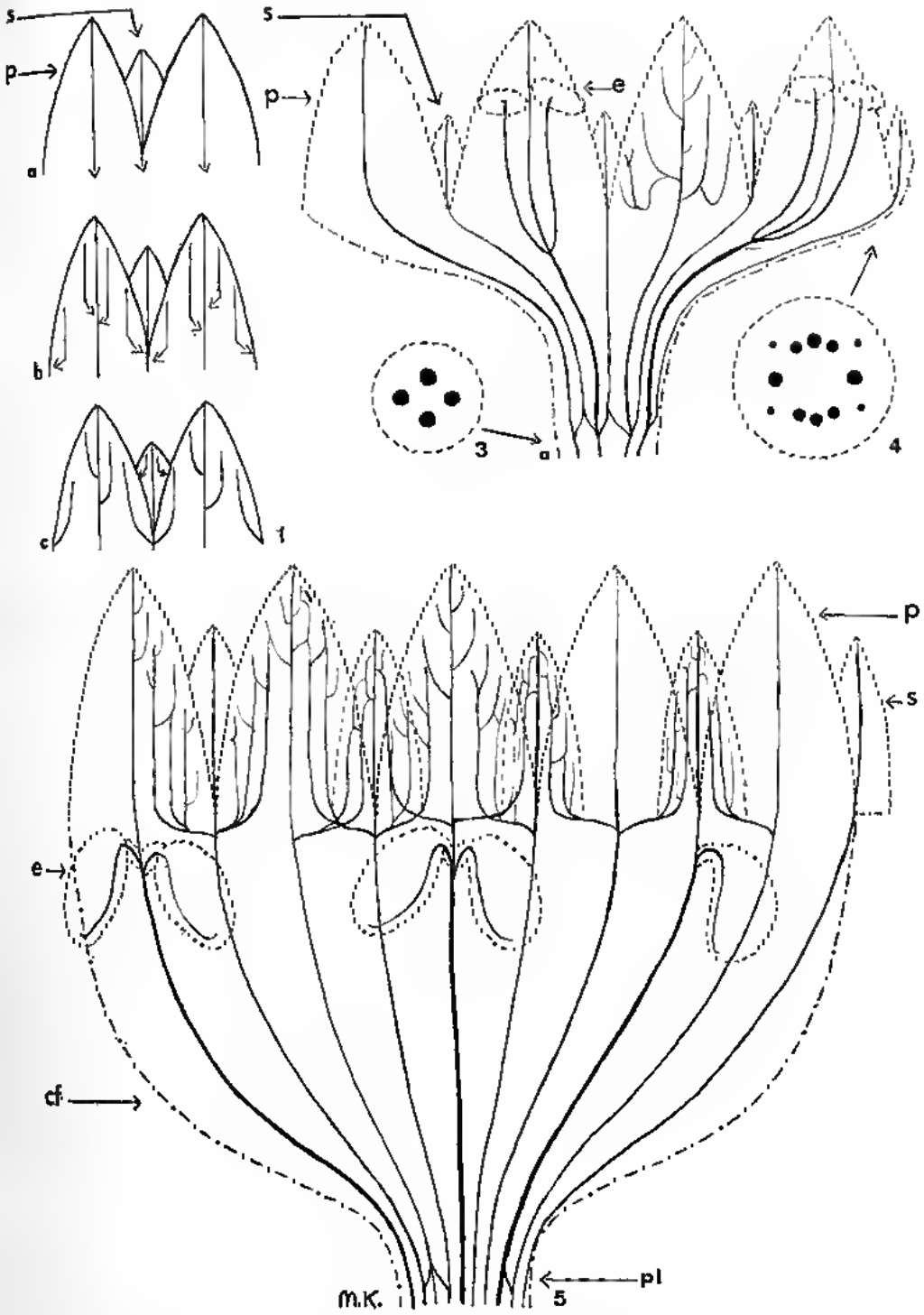


FIG. 1. — Vascularisation des fleurs

1. Vascularisation des pétales et sépales. Les 3 dessins montrent de *a* à *c* le développement des faisceaux, les flèches indiquant le sens de cette vascularisation.
2. Vascularisation d'une fleur ♂ de *Xerosicyos Danguyi*. Les contours des sépales et pétales sont figurés en pointillés ainsi que les étamines, la vascularisation est représentée par des traits pleins.
3. Ce schéma montre la disposition des faisceaux cribro-vasculaires si l'on pratiquait une coupe transversale au niveau *a*.
4. Ce schéma montre la disposition des faisceaux sur une coupe transversale au niveau *b*.
5. Vascularisation d'une fleur ♂ de *Corallocarpus Grevei*.

Les figurés sont les mêmes que ceux employés pour le schéma précédent; ici également seuls quelques sépales et pétales montrent leur vascularisation afin d'éviter la surcharge du dessin.

s : sépales; *p* : pétales; *e* : étamine; *cf* : coupe florale; *pl* : pédicelle.

Source : MNHN, Paris

Quant au critère basé sur la morphologie externe du péricarpe, il n'est valable que dans le seul cas des clés proposées ici, car, à l'échelle mondiale, on ne pourrait l'employer qu'en le faisant intervenir à divers niveaux du schéma de détermination.

Le nombre de graines demeure relativement constant dans une espèce donnée. La morphologie et la taille de ces graines adultes sont très caractéristiques; nous examinerons plus en détail, dans un chapitre ultérieur, leurs différentes particularités.

La connaissance d'un matériel frais et les comparaisons avec les données antérieures, nous ont apporté la possibilité d'établir ces clés. Il est bien évident qu'elles doivent être considérées comme des clés pratiques de détermination, mais elles constituent aussi un complément intéressant dans le cadre des clés générales à l'échelle mondiale.

Source . MNHN, Paris

CHAPITRE III

ÉLÉMENTS DE CHOROLOGIE COMPARÉE

On entend par chorologie la répartition des taxons à la surface de la terre indépendamment des conditions du milieu.

Une étude de chorologie peut être envisagée à l'échelon local, régional ou planétaire. Nous examinerons tout d'abord les types de répartition des Cucurbitacées à Madagascar avant de réaliser une comparaison à une plus large échelle.

A. Les territoires phytogéographiques de Madagascar.

H. HUMBERT a dressé les limites des différents secteurs reconnus à Madagascar d'après l'analyse des climats et des formations végétales. Le caractère insulaire et, d'autre part, l'influence prépondérante des facteurs météorologiques (spécialement les alizés), déterminent une zonation verticale (parallèle aux méridiens), pratiquement indépendante de la situation latitudinale. Seul le domaine du Sud a une limite approximativement Nord-Ouest/Sud-Est, alors que les principaux domaines phytogéographiques de Madagascar ont des limites Nord Nord-Est/Sud Sud-Ouest. C'est ainsi que les territoires où les conditions se rapprochent le plus des conditions subéquatoriales africaines sont constitués par presque toute la côte Est (sauf la zone la plus proche de l'équateur au Nord) et par un domaine restreint de la côte Nord-Ouest, domaine dit du Sambirano.

En contact avec le domaine de l'Est, se trouve défini un important domaine du Centre qui englobe les hautes montagnes. Enfin, opposés aux domaines précédents, dont l'ensemble forme la région orientale, s'étend, depuis la pointe Nord de l'île jusqu'à l'extrême Sud, une région dite occidentale comprenant un domaine de l'Ouest et un domaine du Sud (carte, fig. 2).

Ce cadre phytogéographique est utilisé dans les ouvrages de floristique malgache. Nous étudierons ici les types de répartition des divers taxons. Bien entendu, la valeur de ces données se trouve, dans une certaine mesure, limitée par l'extension des prospections et l'abondance des échantillons recueillis. On peut cependant estimer comme très satisfaisant (pour un territoire tropical) le quadrillage d'investigations réalisé à Madagascar. Les secteurs pour lesquels notre documentation nous a paru déficitaire sont, essentiellement, les parties septentrionales du domaine de l'Est.

Source : MNHN, Paris

B. Distribution des genres et espèces à Madagascar.

1. Les répartitions multirégionales.

Parmi les plantes existant dans plusieurs des territoires phytogéographiques, un seul genre paraît limité dans son extension en latitude : le genre *Kedrostis*. En effet aucune espèce ne dépasse Tananarive vers le Sud, mais le *K. elongata* Keraudren existe dans les 4 domaines : Est, Sambirano, Centre et Ouest. Sa plus grande fréquence paraît se situer dans l'Ambato-Boéni. Les autres espèces sont toutes beaucoup plus localisées, une dans la région orientale, une à Nossi-Bé, par exemple (fig. 4, B).

Très largement réparti dans l'île, le genre *Zehneria* se raréfie pourtant énormément dans la partie méridionale de la région occidentale. Aucune espèce ne peut être considérée comme étroitement liée à l'un des domaines de l'île, si ce n'est toutefois le *Zehneria emirnensis* dont l'aire ne transgresse guère les limites du domaine du Centre, qu'il s'agisse du Nord ou du Sud de la Grande Ile. Les espèces *Z. polycarpa* (Cogn.) Keraudren et *Z. Perrieri* Keraudren ont une aire très vaste surtout à la limite des régions orientales et occidentales. Deux espèces sont localisées au Nord de Tananarive, le *Z. maysorensis* (Wight et Arn.) Arn. et le *Z. Thwaitesii* (Schweinf.) C. Jeffrey, mais la seconde existe dans les 4 domaines, Est, Sambirano, Centre et Ouest.

Le cas le plus remarquable de répartition multirégionale est sans aucun conteste celui du genre endémique *Ampelosicyos*. En effet, avec seulement 10 localités connues, ce genre peut être mentionné dans tous les domaines sauf celui des hautes-montagnes. Une espèce, l'*A. meridionalis* Keraudren, n'a été reconnue jusqu'à présent que dans la région la plus sèche (domaine du Sud). L'*Ampelosicyos Humblotii* (Cogn.) Perrier et Jumelle existe dans l'Est, au Sambirano et dans l'Ouest; l'espèce la plus localisée est l'*A. scandens* Thouars que l'on a repérée entre Tamatave et Tananarive. Toutes les espèces de ce genre étant des plantes bien visibles, quelquefois même à grandes feuilles, on peut être surpris du peu de récoltes effectuées. Ces localisations étroites des espèces sont étonnantes lorsque l'on songe qu'au moins deux d'entre elles furent utilisées par les Malgaches. On peut interpréter la disjonction de l'aire pour le genre comme l'indication probable d'une installation ancienne, l'éloignement des populations ayant pu favoriser une différenciation spécifique ultérieure (fig. 2, C).

Le *Muellerargia Jeffreyana* Keraudren appartient à ce groupe puisqu'il a été récolté et dans le domaine de l'Ouest (Nord-Ouest) et dans le domaine du Centre (fig. 4, E).

2. Les répartitions monorégionales.

Sans qu'elles soient absolues pour toutes les espèces, les extensions limitées à l'une des régions, ou même à un seul des domaines, sont assez significatives pour certains genres.

Nous avons mis en évidence l'extrême différenciation au niveau spécifique, et parfois sous-spécifique, du genre *Peponium*. Cette diversification sur le plan systématique s'accompagne de localisations étroites sur le plan chorologique. Le groupe homogène des *Peponium Humbertii* Keraudren, *P. racemosum* Keraudren et *P. Perrieri* Keraudren n'existe que dans le Nord du domaine de l'Ouest. Seul le *P. laceratum* Keraudren se trouve dans le Nord du domaine du Centre; toutes les autres espèces occupent des stations situées dans le domaine de l'Ouest, souvent très près du domaine du Sud. Bien que le matériel récolté soit assez pauvre, il nous semble que l'on puisse parler d'un micro-endémisme assez accusé parmi les espèces de ce genre.

Dans le genre *Corallocarpus*, certaines répartitions s'expliquent par l'écologie puisqu'il s'agit de plantes littorales [*C. Perrieri* Keraudren, *C. Bainesii* (Hook. f.)

Source : MNHN, Paris

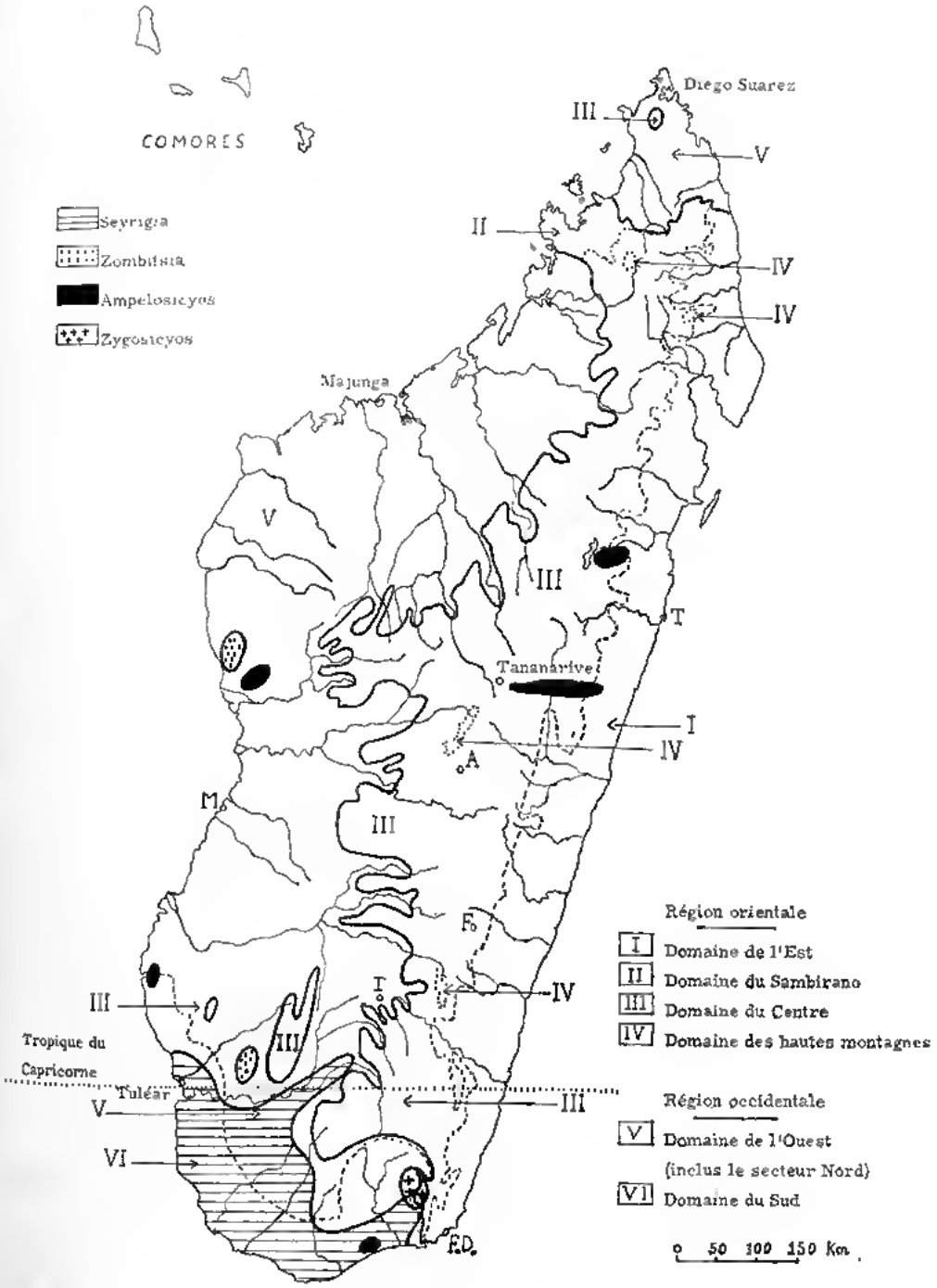


FIG. 2. — Distribution géographique des genres

A. Seyrigia,
B. Zombitsia.
C. Ampelosicyos.
D. Zygosicyos.

Source : MNHN, Paris

Meeuse]. Quant au *Corallocarpus Grevei* (Keraudren) Keraudren, s'il est très abondant dans le domaine du Sud, on le note aussi çà et là dans le Centre et dans l'Ouest (fig. 4, A).

Parmi les unités non endémiques, à localisation étroite, on doit citer aussi les *Raphidiocystis* (domaine oriental à sa limite avec le domaine central), le *Cayaponia africana* var. *madagascariensis*, Nord-Ouest de l'île et enfin l'*Oreosyce africana* Hook. f. localisé au domaine des hautes montagnes. Cette espèce est la seule que l'on puisse qualifier d'orophyte tropical : à Madagascar, elle ne semble pas descendre en dessous de 900 m (Sud de l'île), existe le plus souvent entre 1 500 et 1 800 m et fut récoltée par H. HUMBERT à plus de 2 500 m sur le Tsaratanana, au Nord de l'île (fig. 4, C et D).

La répartition des genres endémiques est naturellement très intéressante à considérer. Le genre *Lemurosicyos* est certainement celui que l'on rencontre le plus fréquemment dans l'île : bien que caractéristique surtout du domaine de l'Ouest, des calcaires de l'Ankarana (Sud de Diégo) jusqu'aux environs d'Amboasary (Ouest de Fort-Dauphin), il a été noté à Nossi-Bé et dans l'extrême Sud (fig. 3, C).

On peut rapprocher de celle du *Lemurosicyos*, la répartition du *Tricyclandra* que l'on retrouve dans la région de Majunga, sur les calcaires de l'Antsingy (Ouest) et dans la forêt du Zombitsy. Ce genre est étroitement confiné au domaine de l'Ouest (fig. 3, D).

Le cas du *Trochomeriopsis diversifolia* Cogn., plante également localisée à la région occidentale, diffère de celui du *Lemurosicyos variegata* (Cogn.) Keraudren par la discontinuité marquée de son aire : un îlot dans le Nord, un îlot dans l'Ambato-Boéni (Majunga) et une répartition à peu près continue dans tout le domaine du Sud. (fig. 3, B).

On peut donc légitimement penser qu'elle est inexistante ou tout au moins fort rare dans les zones du domaine de l'Ouest où on ne l'a pas récoltée. Notons que les variations caryologiques découvertes dans cette espèce sont sans correspondance avec la disjonction de l'aire.

Le genre *Xerosicyos*, extrêmement fréquent dans le domaine du Sud, ne transgresse cette limite que d'une façon sporadique. Les aires des deux espèces se superposent, quoique le *Xerosicyos Danguyi* Humbert soit le seul à atteindre la côte sud entre le lac Tsimanampetsotsa et le cap Sainte-Marie. Par contre, le *X. Perrieri* Humbert et le *X. Decaryi* Guillaumin et Keraudren ont été notés très au Nord (Namoroka, Ouest de Majunga). Quant au *X. pubescens* Keraudren, dont les seuls échantillons connus proviennent du jardin de Tsimbazaza, il s'agit probablement d'un micro-endémique de la zone de transition des différents domaines, à l'Ouest de Fort-Dauphin, son lieu d'origine (fig. 3, A).

3. LES RÉPARTITIONS RESTREINTES.

Nous nous limiterons aux exemples relatifs à des plantes autochtones, car il est bien évident que certaines introduites ne se trouvent que dans de rares localités.

Le genre *Seyrigia* peut être considéré comme l'une des caractéristiques chorologiques du domaine phytogéographique du Sud de Madagascar. Fréquent et assez abondant à l'intérieur même de ce domaine, on ne l'a trouvé qu'exceptionnellement aux confins des domaines de l'Ouest et du Centre. Ce genre est strictement localisé au Sud du tropique du Capricorne. Deux espèces ont une répartition relativement large, le *Seyrigia gracilis* Keraudren et le *Seyrigia multiflora* Keraudren, alors que les deux autres sont des endémiques locales : le *Seyrigia Humbertii* Keraudren sur les calcaires du fleuve Fiherenana (Nord de Tuléar), et le *Seyrigia Bosseri* Keraudren sur des petits pitons rocheux à la limite des domaines du Sud et du Centre, au Nord-Ouest de Fort-Dauphin (fig. 2, A).

Source : MNHN, Paris

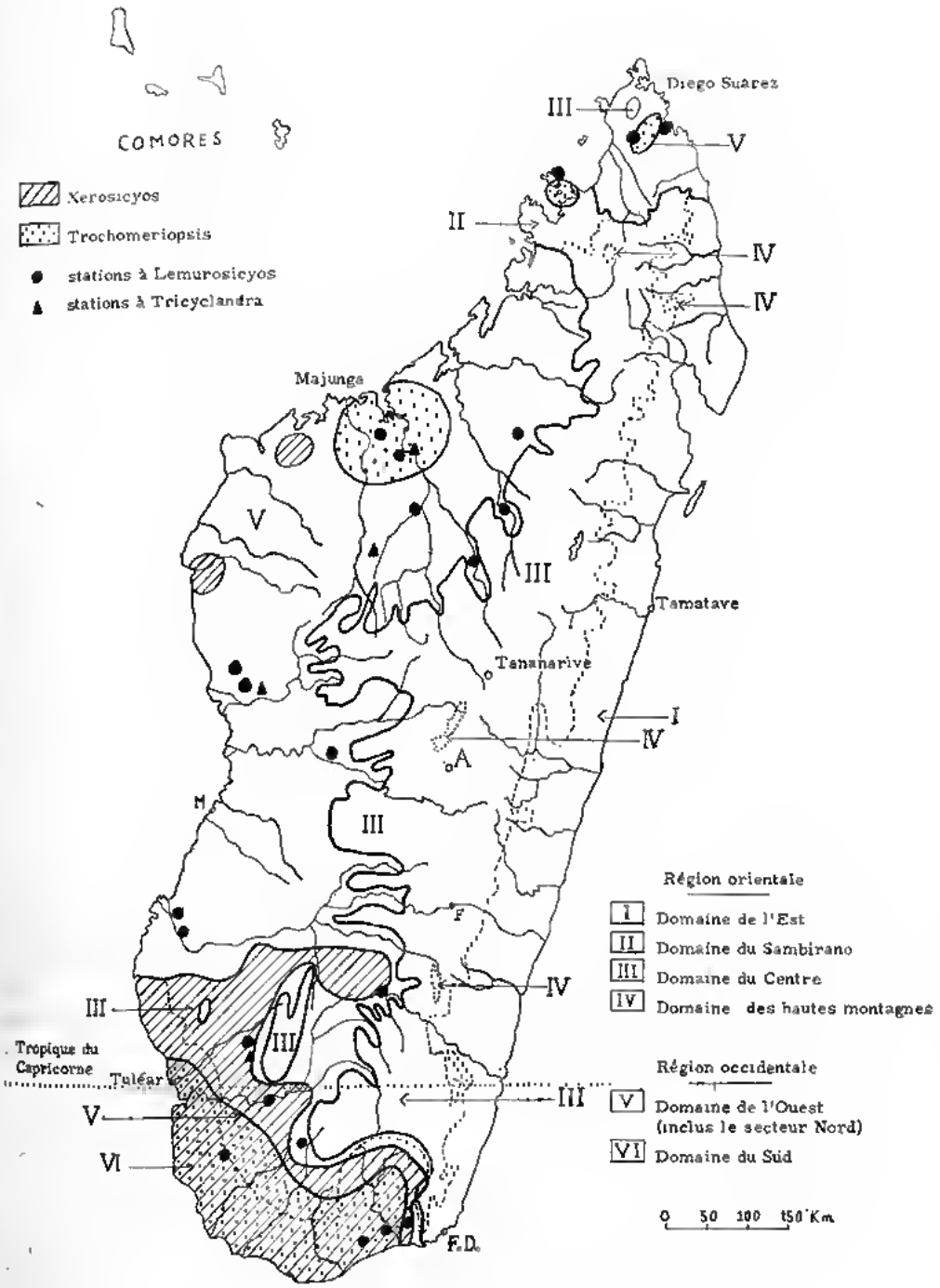


Fig. 3. — Distribution géographique des genres

A. Xerosicyos.
B. Trochomeriopsis.
C. Lemurosicyos.
D. Tricyclandra.

Source : MNHN, Paris

Nous considérons également comme restreinte l'aire du *Zombitsia lucorum* Keraudren car cette plante n'a été trouvée que dans l'Ouest; cependant les deux localités connues étant éloignées l'une de l'autre (environ 500 km), il est très possible que cette espèce, très bien caractérisée mais caducifoliée, n'ait jamais été repérée ailleurs (fig. 2, B).

Le genre qui certes demeure le plus étroitement localisé est sans aucun doute le genre *Zygosicyos* qui n'occupe que quelques stations dans un carré de 100 km de côté; les deux espèces décrites (l'une le *Z. hirtellus* Humbert demeurant problématique) sont localisées dans la zone de transition près de Fort-Dauphin (fig. 2, D).

Au niveau générique, l'endémisme chez les Cucurbitacées de Madagascar n'est donc pas lié, dans tous les cas, à un territoire phytogéographique limité. Il est probable que la différenciation ainsi que les migrations de ces genres endémiques n'ont pas été simultanées.

On ne peut naturellement qu'émettre des hypothèses à ce sujet mais, d'après le seul examen de la chorologie, le genre *Ampelosicyos* doit sans doute être considéré comme le plus ancien des endémiques.

Dans le groupe des endémiques, on peut admettre aussi que les genres *Xerosicyos*, *Zygosicyos* et *Seyrigia* sont plus anciens que les trois autres, *Trochomeriopsis*, *Zombitsia* et *Lemurosicyos*.

4. Les espèces introduites et les plantes à large répartition.

Hormis le *Telfairia*, le *Trichosanthes* et le *Benincasa* qui ne sont connus, chacun, que par une seule récolte, toutes les autres espèces ont, à Madagascar, des répartitions assez larges et, dans la plupart des cas, multirégionales. Il faut cependant constater que, si l'on dresse une carte des espèces introduites (culture et adventicité locale), c'est la région occidentale qui renferme le plus de points. Ceci est d'ailleurs facilement compréhensible puisque les genres *Citrullus*, *Cucumis* et *Cucurbita* sont originaires des zones sèches du Vieux ou du Nouveau Monde.

5. Répartition altitudinale.

Nous avons essayé, d'après l'ensemble des documents que nous possédions, de synthétiser sur un schéma, non plus les aires occupées par les différents genres et espèces, mais les limites altitudinales entre lesquelles ont été notées les stations (fig. 5).

Il est bien évident que plusieurs genres n'existent en altitude que par l'intermédiaire des cultures et que celles-ci sont installées essentiellement sur les hauts plateaux.

On doit souligner que les genres endémiques occupent des stations de faible altitude, inférieure à 900-1 000 m.

C. Place des genres et espèces malgaches dans la chorologie générale de la famille.

On a l'habitude, lors de l'établissement des inventaires floristiques, de considérer les taxons comme appartenant à des éléments phytogéographiques déterminés. En ce qui concerne Madagascar, et si l'on se place à l'échelle du genre, les comparaisons doivent être faites essentiellement avec l'Afrique et avec l'Inde. Pour ces deux territoires, nous avons puisé les éléments de comparaison à la fois dans les herbiers et dans les inventaires publiés récemment (R. et A. Fernandes, A. D. J. Meeuse, H. L. Chakravarty, C. Jeffrey).

Nous avons résumé dans le tableau 1 les principales données numériques tirées de ces documents. On remarque tout d'abord qu'avec 27 genres la flore malgache est presque aussi riche que celle de l'ensemble de l'Ouest africain et beaucoup plus riche que

Source : MNHN, Paris

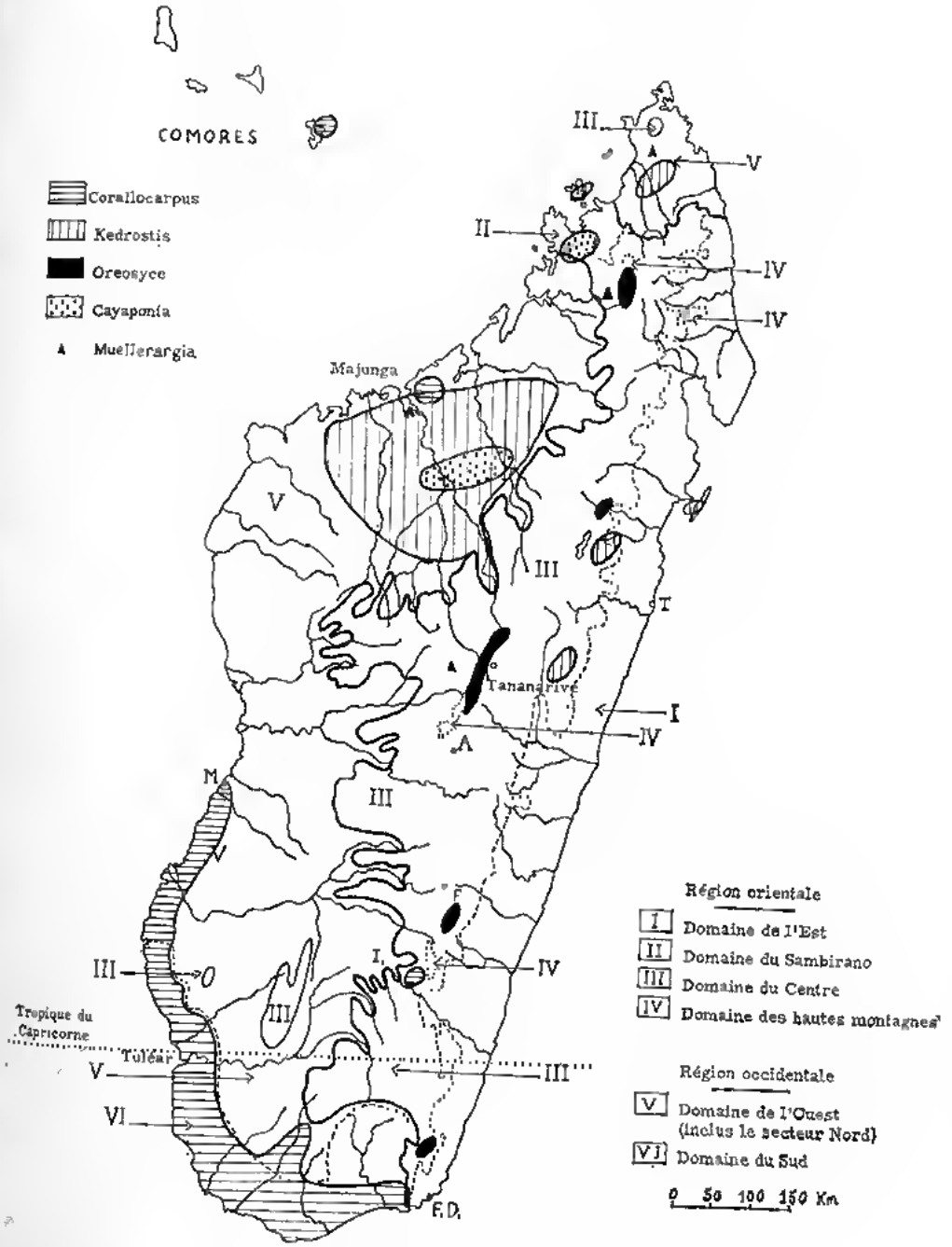


FIG. 4. — Distribution géographique des genres

A. Corallocarpus.
B. Kedrostis.
C. Oreosyce.
D. Cayaponia.
E. Muellerargia.

Source : MNHN, Paris

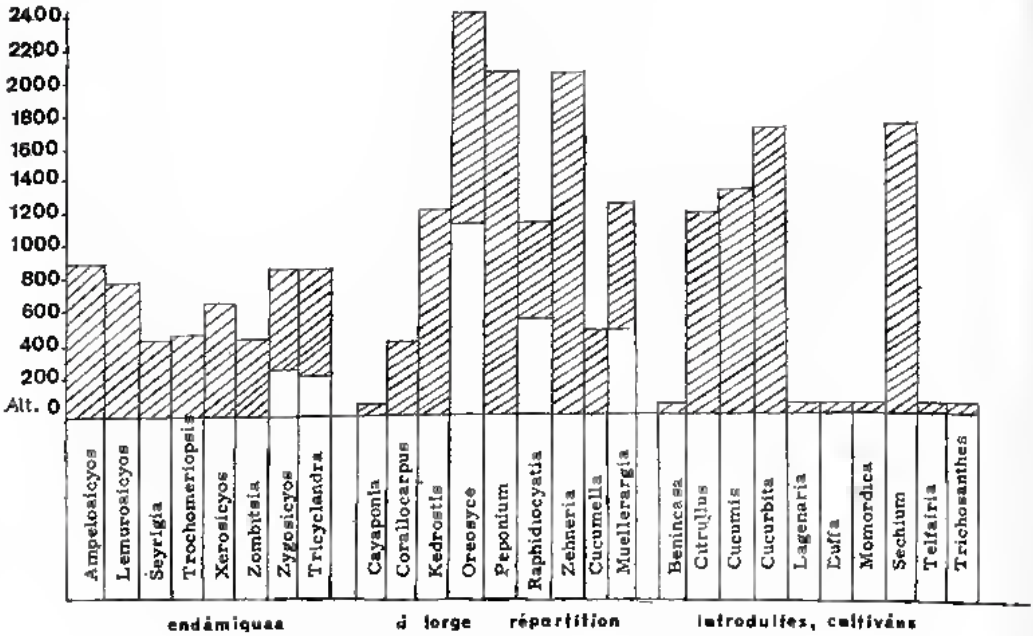


FIG. 5. — Répartition altitudinale des Cucurbitacées de Madagascar

TABLEAU I

	Nombre total de genres	Genres non communs avec Madagascar	Genres communs avec Madagascar	Genres présents à Madagascar mais non sur les autres territoires cités
Afrique du Sud	16	7	9	18
Angola	31	19	12	15
Afrique orientale	28	12	16	11
Afrique occidentale	27	13	14	13
Indo-Malaisie	34	22	12	15
Afrique	40	23	17	10

celle de l'Afrique du Sud. Malgré tout, la richesse en espèces pour Madagascar et l'Afrique du Sud est équivalente. Par contre, Madagascar est nettement plus pauvre en genres que l'Angola, l'Est africain ou les Indes. Sur les 43 genres connus pour l'ensemble de l'Afrique au Sud du Sahara, 17 seulement existent à Madagascar, la Grande Ile en comptant 10 autres dont 8 endémiques, 1 (introduit), commun avec l'Inde, et 1 spontané commun avec l'Indonésie.

Source : MNHN, Paris

Les relations les plus étroites, sur le plan générique, existent avec l'Est africain, ce qui est conforme aux données générales sur la flore malgache. Un seul genre spontané serait à la fois commun à Madagascar, à l'Afrique et à l'Amérique (*Cayaponia*).

1. Genres et espèces communs à Madagascar et à l'Afrique.

En considérant le tableau 1 ci-dessus, nous constatons la présence de 17 genres communs à Madagascar et à l'Afrique continentale. Nous pouvons dresser un tableau comparatif afin de mettre en évidence le nombre d'espèces communes à ces deux territoires et le nombre total d'espèces connues dans le monde entier (tableau 2).

Ce tableau fait apparaître quelques faits qui ont un intérêt chorologique. Des genres très riches dans le monde et, en même temps, très largement différenciés en Afrique (presque les 3/4 des espèces), n'ont pourtant, à Madagascar, que très peu de représentants. C'est le cas, en particulier, des genres *Cucumis*, *Momordica* et sans doute *Zehneria*. A propos de ce dernier, des problèmes d'équivalences systématiques ne sont pas complètement résolus entre les flores africaines et les autres flores tropicales.

Aucun des genres largement représentés dans le monde, et peu représentés en Afrique, n'offre à Madagascar une grande richesse (*Corallocarpus*, *Luffa*, *Cayaponia*).

Les genres *Kedrostis* et *Peponium* offrent la particularité d'avoir, en Afrique et à Madagascar, une diversification spécifique équivalente, mais avec des répartitions locales ou un endémisme accentué. A l'opposé, l'homogénéité des genres spécialement africains *Citrullus* et *Oreosyce* peut être notée.

Au total, sur le plan spécifique, et ceci pour les genres communs à la Grande Ile et au continent africain, 27 espèces sur un total d'environ 150 sont spéciales à Madagascar.

TABLEAU 2

Genres et espèces communs à Madagascar et à l'Afrique

	Nombre d'espèces en Afrique	Nombre d'espèces à Madagascar	Nombre d'espèces communes aux deux territoires	Espèces endémiques malgaches	Nombre total d'espèces connues dans le monde
Cayaponia	2	1	1		Environ 70
Corallocarpus	7	3	1	2	36
Citrullus	2	2	2		4
Cucumella	5	1	1		5
Cucumis	27	4	4		Environ 40
Cucurbita	3	1	1		21
Kedrostis	12	6	0	6	37
Lagenaria	5	2	2		5
Luffa	2	2	2		8
Momordica	34	2	2		59
Oreosyce	1	1	1		1
Peponium	8	11	0	11	19
Raphidiocystis	4	1	0	1	5
Sechium	1	1	1		1
Trichosanthes	1	1	0		Environ 44
Telfairia	3	1	1		3
Zehneria	19	9	2	7	Environ 30

Source . MNHN, Paris

2. Genres et espèces communs à Madagascar et à l'Inde (tableau 3).

Dans l'inventaire floristique effectué en Inde par H. L. Chakravarty, nous avons relevé la présence de 11 genres communs à ce territoire et à Madagascar. Nous avons éliminé le genre *Melothria* s. l. qui comptait 14 espèces sur le territoire indien en 1959. Il faudrait actuellement, pour comprendre ce genre hétérogène, étudier la morphologie de l'androcée afin de diviser ces *Melothria* (au sens de Linné et Cogniaux) en 3 genres : *Mukia, Solena* et *Zehneria*. A Madagascar seul le genre *Zehneria* est représenté.

D. L'endémisme malgache : son importance par rapport aux endémismes locaux africains et indiens.

On reconnaît habituellement à la flore malgache une endémicité élevée, que l'on prenne pour référence l'ensemble de l'île ou seulement les domaines phytogéographiques. L'existence d'un endémisme intéressant des unités supérieures (familles, tribus), laisse supposer que le paléoendémisme est très développé. Cependant, malgré la découverte d'un assez grand nombre de ressemblances entre des unités taxinomiques malgaches et des unités indopacifiques, l'essentiel du peuplement demeure d'origine africaine; les affinités les plus marquées correspondent, semble-t-il, aux flores tropicales sèches.

TABLEAU 3

Genres en espèces communs à Madagascar et à l'Inde

	Nombre d'espèces en Inde	Nombre d'espèces à Madagascar	Nombre d'espèces communes aux deux territoires	Espèces endémiques malgaches	Nombre total d'espèces connues dans le monde
Benincasa	1	1	1	0	1
Citrullus	2	2	2	0	4
Corallocarpus	5	3	0	0	36
Cucumis	7	3	1	0	Environ 40
Cucurbita	3	1	1	0	21
Kedrostis	1	6	0	6	37
Lagenaria	1	2	0	0	5
Luffa	6	2	2	0	8
Momordica	7	2	1	0	59
Sechium	1	1	1	0	1
Trichosanthes	24	1	1	0	Environ 44

En ce qui concerne la famille des Cucurbitacées, la flore africaine dans son ensemble comprend 7 genres n'existant que sur ce continent, avec des répartitions d'ailleurs très locales : *Acanthosicyos, Bambekea, Cephalopentandra, Cogniauxia, Cyclantheropsis, Gerrardanthus, Myrmecosicyos*. Sur le plan systématique, il est difficile de trouver dans la flore malgache des types d'organisation qui permettraient de parler de vicariance, sauf dans le cas de l'*Oreosyce*. Les affinités les plus remarquables sont celles qui existent entre le genre *Gerrardanthus* connu seulement en quelques points en Afrique occidentale, orientale ou australe, et les genres *Xerosicyos* et *Zygosicyos* de la zone sèche de Madagascar.

Source : MNHN, Paris

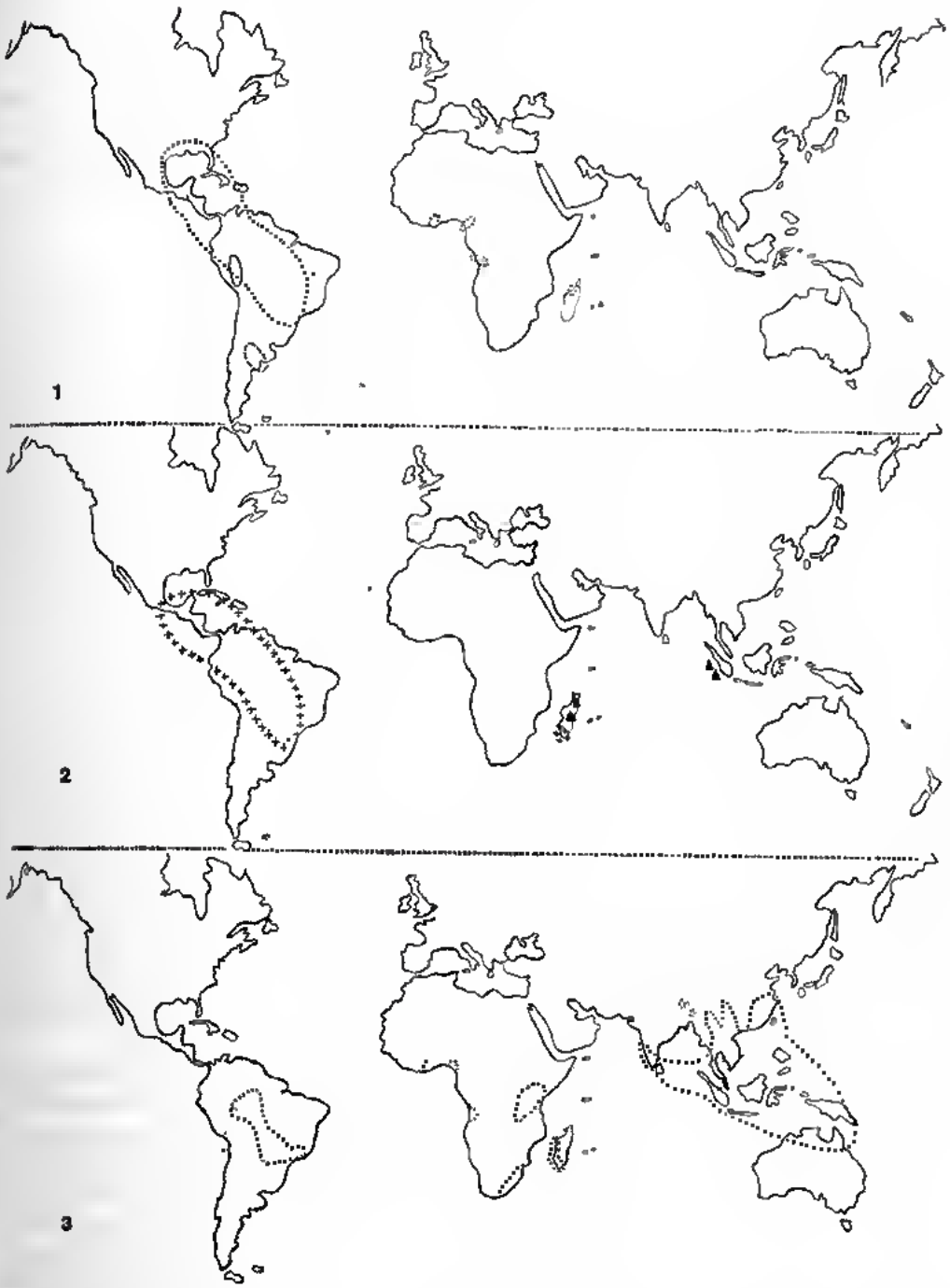


Fig. 6. – Distribution géographique de certains groupes systématiques de la famille des Cucurbitacées

1. Tribu des *Abobreae* :
   ..... *Cayaponia* ;
   ---------- *Abobra* ;
   ———— *Selysia*.
2. Sous-tribu des *Guraniinae* (à Madagascar le genre *Seyrigia*) : + + + +
   et le genre *Muellerargia* ▲ (sous-tribu des *Melothriinae*).
3. Sous-tribu des *Zanoniinae* (à Madagascar *Xerosicyos*, *Zygosicyos*) ; .....

7 564016 6

Source : MNHN, Paris

Dans la sous-famille des *Zanonioideae*, les deux genres malgaches sont parmi ceux qui ont les aires de répartition les plus étroites. La différenciation de la sous-famille des *Zanonioideae* est cependant faible dans la région africano-malgache (4 genres), si on la compare à celle de l'Asie du Sud-Est (7 genres à large répartition) et à celle de l'Amérique tropicale (6 genres) (fig. 6). Il est difficile, malgré tout d'affirmer que les genres africains sont les vestiges d'un groupe systématique autrefois plus répandu. Le fait que ces plantes (spécialement le genre *Gerrardanthus*) aient des aires disjointes et un habitat parfois forestier, mais fréquemment steppique ou subdésertique, pourrait laisser penser que les *Gerrardanthus*, *Xerosicyos* et *Zygosicyos* sont les restes d'une « flore sèche », probablement paléotropicale (fig. 6).

La présence, à Madagascar, d'une espèce appartenant au genre *Muellerargia*, doit être particulièrement soulignée. Ce genre n'était connu que par une seule espèce, le *Muellerargia timorensis* Cogn., localisée en Indonésie.

C'est le genre *Seyrigia* qui, dans l'ensemble de la flore de Cucurbitacées du Vieux Monde, représente sans doute le cas de disjonction le plus inexplicable, dans l'état actuel des connaissances paléophytogéographiques, puisque les seules plantes qui en soient proches systématiquement (1), habitent toutes l'Amérique tropicale. On peut naturellement faire jouer l'hypothèse, devenue presque classique, d'une voie de migration antarctique, mais, dans le cas des Cucurbitacées, cette interprétation se heurte à plusieurs difficultés. Tout d'abord, les « *Anguriées* » sont essentiellement intertropicales en Amérique bien que de nombreuses espèces appartiennent au peuplement andin; de ce fait il n'existe pas, dans ce groupe, de types de répartition australe semblables à ceux des *Podocarpus*, des *Araucaria* et des Protéacées. On peut légitimement aussi se poser la question de savoir si l'aboutissement à une fleur bistaminée a une origine commune pour les *Anguria* et les *Gurania* d'une part et pour le genre *Seyrigia* d'autre part.

Une réponse partielle à cette question ne semble pas pouvoir être donnée par des études limitées à la systématique et à la chorologie; des recherches d'organogénie comparée, sur un matériel vivant suffisamment abondant et choisi parmi les espèces paraissant les plus proches dans les trois genres, apporteraient sans doute quelques résultats positifs.

En ce qui concerne l'endémisme générique des Cucurbitacées sur le continent asiatique, il faut noter aussi l'existence de genres étroitement localisés, spécialement dans la région tropicale ou subtropicale de l'Himalaya : *Biswarea, Herpetospermum, Neoluffa, Edgaria, Indofevillea*. La diversification spécifique est également très faible, aucun de ces genres n'a d'affinité marquée avec des taxons malgaches.

Sur le plan chorologique, l'étude de la famille des Cucurbitacées à Madagascar paraît donc confirmer un certain nombre de faits relatifs à des problèmes généraux d'histoire du peuplement. Malgré une endémicité générique ou spécifique élevée, les affinités systématiques sont beaucoup plus évidentes avec des plantes africaines qu'avec des plantes des régions indopacifiques, mais il faut en même temps souligner les rapprochements que l'on ne peut s'empêcher d'effectuer avec les flores américaines. Il semble donc que l'originalité de l'histoire du peuplement végétal de Madagascar, mise en évidence par H. HUMBERT (1959) et A. GUILLAUMIN (1953) par rapport aux terres tropicales méridionales de l'hémisphère austral, trouve ici une confirmation supplémentaire. Les voies de migrations anciennes et les types de différenciation ne peuvent être considérés comme analogues d'une famille à une autre, chaque élément de la flore ayant très certainement une histoire qui lui est propre.

(1) Dans la classification phylogénique basée sur l'androcée.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

Étude descriptive et comparative de quelques organes

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

APPAREIL VÉGÉTATIF
(les axes et les vrilles)

A. Existence des vrilles.

Les vrilles sont des organes d'accrochage fins, souvent filiformes, caractérisés par leur aptitude à s'enrouler spontanément ou au contact d'un support. Mais des organes d'accrochage (vrilles, crochets, épines), dont le rôle apparent est de permettre aux végétaux chez lesquels ils se différencient de s'élever au-dessus du sol en utilisant des supports, ne sont pas caractéristiques des lianes et peuvent exister chez les plantes non volubiles. Par contre, plusieurs grandes lianes ligneuses tropicales n'ont pas de vrilles et il en est de même pour beaucoup de petites lianes de Madagascar : *Sarcostemma Decorsii* Cost. et Gall., *Folotsia, Mahafalia*, etc. (Asclépiadacées succulentes), *Clematis* (Renonculacées), *Embelia* (Myrsinacées), *Deeringia* (Amaranthacées), etc.; beaucoup d'arbustes sarmenteux à rameaux lianescents possèdent des crochets ligneux très enroulés : *Artabotrys* (Annonacées), des *Hugonia* (Linacées), parmi les genres malgaches.

Les vrilles n'occupent pas, chez les divers végétaux où on les rencontre, des positions identiques par rapport aux tiges, aux feuilles ou aux inflorescences.

1. Exemples de cas simples :

La vrille correspond à une modification d'un organe défini ou d'une partie d'organe (cas non observés chez les plantes malgaches) :

— Bignoniacées : les folioles terminales des feuilles composées sont transformées en vrilles chez de nombreux genres surtout américains.

— Dioncophyllacées (Afrique équatoriale) : certaines feuilles se terminent en vrille.

— Flagellariacées : chez le *Flagellaria indica* L., la partie distale des feuilles, filiforme, épaissie, s'enroule face interne; pas de vrille chez les *Joinvillea* néo-calédoniens.

— Hernandiacées : chez l'*Illigera pentaphylla* Welw. (Afrique continentale), le pétiole s'enroule.

— Légumineuses : vrilles de nature foliaire chez les Papilionacées des zones tempérées (*Vicia, Pisum, Lathyrus*), et chez la mimosée tropicale, *Entada gigas* Faw et Rendl..

— Composées : les feuilles simples ou « composées » de plusieurs *Mutisia* se terminent par une vrille simple ou divisée.

Source . MNHN, Paris

2. Exemples de cas complexes :

La vrille s'insère directement sur un axe (végétatif ou inflorescentiel); plusieurs exemples chez les plantes malgaches.

— Liliacées (*Asparageae*) : chez le *Smilax Kraussiana* Meis., la feuille axille des pièces intrapétiolaires (deux expansions d'aspect stipulaire) près desquelles sont insérées deux vrilles opposées.

— Légumineuses : seul le *Bauhinia corymbosa* Roxb., introduit d'Asie, a des vrilles à l'aisselle des feuilles; Rapontchombo (1966) estime que ces vrilles correspondent à des axes végétatifs dont la croissance est prématurément stoppée.

— Passifloracées : les vrilles sont de nature inflorescentielle (Nozeran, 1952); les Passifloracées de Madagascar (sauf le genre *Paropsia*), présentent une disposition identique.

— Rhamnacées : chez le *Gouania mauritiana* Lam., vrille développée distalement entre la dernière feuille et l'inflorescence. Chez l'*Helinus ovatus* E. Mey., les nœuds portent 1 à 5 feuilles qui axillent des rameaux latéraux, ces derniers pouvant porter des vrilles fines et caduques soit à l'aisselle des feuilles soit à la base des inflorescences.

— Sapindacées : chez le *Paullinia pinnata* L., se différencient au niveau du nœud, une feuille en position basale et, un peu de côté, au-dessus d'une minuscule écaille, un élément appendiculaire d'abord raide et droit terminé par deux segments opposés très enroulés et axillés par deux très petites préfeuilles; cet ensemble est considéré comme un pédoncule florifère. Même disposition chez le *Cardiospermum halicacabum* L.

— Vitacées : vrille opposée au pétiole, considérée comme équivalente de rameaux d'inflorescence (Bugnon 1953). A Madagascar, chez le *Cissus alaotrensis* B. Desc., la vrille est le seul organe différencié inséré au niveau du nœud (chute prématurée ou même non-développement des feuilles); présence d'une inflorescence et vrille absente. Chez le *Cissus Bosseri* B. Desc., feuille axillant un rameau secondaire feuillu et florifère opposé à une vrille; même organisation chez les *Cyphostemma*.

La famille des Cucurbitacées diffère des précédentes par la disposition des organes au niveau des nœuds : tous les éléments sont insérés unilatéralement. On a signalé de très rares cas où la vrille portait des pièces fertiles ou des éléments stériles (Naudin, 1862). Quelques genres sont dépourvus de vrille : *Ecballium*, *Dendrosicyos*, *Myrmecosicyos*. Chez *l'Acanthosicyos horridus* Welw. ex Hook. f., il y a, au niveau du nœud, deux épines. Sur les jeunes rameaux du *Momordica spinosa* (Gilg) Chiov., on observe, toujours unilatéralement, une feuille, un organe filiforme qui devient une épine et un organe filiforme qui demeure une vrille.

Chez le *Macrozanonia macrocarpa* (Blume) Cogn., la vrille bifide est remarquable par l'élargissement et l'aplatissement des extrémités qui constituent des surfaces d'adhérence.

B. Historique et problèmes posés chez les Cucurbitacées.

Les Cucurbitacées, grâce au grand nombre d'espèces cultivées, ont fourni un abondant matériel pour les études sur le complexe axillaire. Les genres *Cucurbita*, *Bryonia* et *Cucumis* sont utilisés le plus souvent bien que diverses observations se rapportent aux genres *Momordica*, *Lagenaria*, *Sicyos*, *Echinocystis*. Quelques indications furent aussi données sur diverses espèces des genres *Kedrostis*, *Melothria* et *Peponium*. Les travaux systématiques de Cogniaux (1881-1924) permirent d'élaborer des comparaisons beaucoup plus vastes.

De multiples interprétations et théories furent avancées au cours du XIX^e^ siècle,

Source : MNHN, Paris

1. Théorie racinaire.

Pour Seringe (1822), les vrilles seraient des racines adventives transformées. Cette théorie admise un certain temps par Brongniart est définitivement abandonnée.

2. Théorie caulinaire.

Proposée par Link (1824), qui considérait la vrille comme un rameau supplémentaire, cette théorie fut reprise par Treviranus (1842) et Fabre (1855), Warming (1872), Dutailly (1874) et Baillon (1885). Tous ces auteurs ont assimilé la vrille à un axe. Dès 1866, Chatin faisait la distinction entre la vrille simple et vrille divisée, indiquant que la première avait une structure anatomique de tige. Cependant Dutailly, en 1879 cette fois, a voulu voir dans la vrille un rameau dégénéré.

3. Théorie foliaire.

En 1825, Seringe, revenant sur son interprétation de 1822, admettait que la vrille naissait par dégénérescence d'un élément foliaire. Tassi (1844), Payer (1845), Gasparrini (1848), Clos (1855) et Fermond (1855) mirent en relief l'intérêt d'une telle hypothèse. Guillard et Lestiboudois (1857 à 1868), exposèrent, dans des travaux demeurés fondamentaux, leurs vues à ce propos.

Lestiboudois, basant ses travaux sur l'anatomie, démontre que la vrille des Cucurbitacées, qui n'est pas analogue à celle du *Lathyrus aphaca,* ne peut être comparée ni à une racine adventive, ni à une « feuille caulinaire », ni à une stipule et que, de plus, sa structure n'indique pas qu'il s'agisse d'un dédoublement de la feuille ou d'un prolongement profondément transformé de l'axe. En conclusion, Lestiboudois fait de la vrille une dépendance du bourgeon axillaire, ce qui le conduit à supposer que la vrille correspond soit à une bractée, soit à une « feuille raméale ».

Les suggestions de ce dernier auteur furent le point de départ de diverses études qui permirent d'avancer des interprétations très diverses. Cauvet (1864) fait de la vrille une feuille dégénérée; Van Tieghem (1882-1884) et Leclerc du Sablon (1887) lui trouvent une structure pétiolaire. Colomb (1887) admet que la vrille représente la première feuille du bourgeon axillaire. Goebel (1905) considère, lui aussi, les vrilles divisées comme des feuilles transformées, ce que Trinkgeld (1923) ne vérifie que sur un seul exemple (*Cucumis*) dont Hagerup (1930) discutera l'interprétation. Vuillemin (1923) accepte aussi la nature foliaire de la vrille, se servant, entre autre, de ce critère pour séparer totalement les Cucurbitacées des Passifloracées chez lesquelles les vrilles sont considérées comme caulinaires.

4. Les autres hypothèses.

a. *Organe appendiculaire ou stipules.*

A. Saint-Hilaire dès 1822, puis de Candolle, Stocks et Payer (1845) considèrent la vrille comme un « organe appendiculaire » équivalent des stipules.

Sinnott et Bailey (1914), étudiant la vascularisation des vrilles, reprennent cette théorie et notent que « tout organe placé à la base d'une feuille, acquérant son approvisionnement vasculaire d'une branche d'un faisceau vasculaire latéral de feuille, doit être regardé comme une stipule ».

Parlant des « vrilles épineuses » présentes chez l'*Acanthosicyos* et le *Momordica spinosa* (Gilg) Chiov. [= *Kedrostis spinosa* Gilg], Engler les assimile à des stipules.

Source : MNHN, Paris

De même, GREEN (1905) y voit aussi l'une des stipules, tandis que GOEBEL (1905) pense que les vrilles simples pourraient correspondre aux « préfeuilles d'éléments axillaires ».

b. *Bourgeon extra-axillaire.*

Le MAOUT (1868), insiste sur le fait que la vrille pourrait naître sur un bourgeon extra-axillaire déplacé verticalement d'un intervalle de deux feuilles. Nous ne savons cependant pas si le bourgeon extra-axillaire dont parle Le MAOUT, se déplacerait verticalement le long d'une même orthostique.

c. *Théorie de Velenovsky.*

Pour cet auteur (1907), qui paraît d'ailleurs avoir (dans sa figure originale) largement interprété les travaux de Marie DOUBKOVA (1907) sur le *Bryonia alba*, le rameau des Cucurbitacées aurait un *développement sympodial*. Sur un axe O se différencieraient, au niveau d'un nœud B, une vrille, une feuille et une inflorescence. Cet axe O se terminerait en une vrille au niveau C. Du niveau B se différencieraient des « axes sériaux » O' P'. Au niveau C, P' se termine en vrille tandis que O' supporte une feuille et une inflorescence et se poursuit jusqu'au nœud D pour s'y terminer en vrille, ainsi de suite (fig. 7, 1). Le rameau sur lequel apparaissent les excroissances nodulaires serait donc toujours complexe et correspondrait à des *axes sériaux soudés*, issus en partie du nœud inférieur.

d. *Bractéole ou nervures.*

Enfin, BRAUN et WYDEEN, cités par RENDLE (1952), font de la vrille simple une « bractéole de fleur axillaire » et de la vrille composée « les nervures d'une feuille simple».

5. LA THÉORIE DE L'ORGANE MIXTE ET LES POINTS DE VUE RÉCENTS.

Autant de divergences dans les opinions montrent que la vrille des Cucurbitacées ne pouvait être, à priori, considérée comme un organe simple. Nous présentons, suivant un ordre chronologique, les différentes théories des botanistes qui ont voulu donner à la vrille une origine mixte.

NAUDIN et DECAISNE (1855) accordent à la vrille une nature mixte, ayant une partie d'origine caulinaire (axiale).

CLOS (1856) parle d'un organe « semi-foliaire » en observant que le développement de la vrille est « simultané de celui de la feuille ».

CHATIN (1866) estime que la vrille divisée correspond à un axe supportant des rameaux ou des feuilles modifiées.

MÜLLER (1886-1887) précise qu'une vrille, simple ou composée, comporte une base de type « axe » et une ou des extrémités de type « feuille ».

HEGI (1915), sans opter pour l'une ou l'autre des interprétations rappelle que le développement des bourgeons est de type *sympodial*, que la vrille a une croissance haptotrope (c'est-à-dire stimulée et orientée par un contact unilatéral), mais souligne le fait que l'on rencontre parfois des vrilles ramifiées déjà dans le bourgeon, ceci indiquerait une origine foliaire.

SAWHNEY (1920), TRINKGELD (1923) et MAJUNDAR (1926), acceptent les conclusions de MÜLLER.

HAGERUP (1930), fondera sa théorie à partir des travaux antérieurs de ZIMMERMANN (1922) et TRINKGELD (1923) sur les dispositions des faisceaux vasculaires et du sclérenchyme dans les vrilles.

Source : MNHN, Paris

En 1960, CHADEFAUD et EMBERGER résument ainsi la théorie d'HAGERUP : « les vrilles des Cucurbitacées sont des axes fins portant au sommet une ou plusieurs feuilles en vrilles; chez quelques espèces (*Cucumis*), la partie caulinaire est très réduite, et la vrille est alors surtout formée par une seule feuille ».

Remarquons que la très séduisante théorie d'HAGERUP a été longtemps adoptée d'une façon implicite. Malgré tout, elle ne donne pas véritablement satisfaction, sauf dans quelques cas particuliers. Il est en effet extrêmement difficile de retrouver, sur une multitude de genres, le schéma théorique d'HAGERUP car, en raison de la position toujours latérale de la vrille, il devient délicat de l'interpréter comme A_3.

En 1956, F. BUGNON, critiquant l'interprétation sympodiale et le schéma d'HAGERUP, insiste sur l'indépendance des différents éléments du complexe axillaire les uns par rapport aux autres, et les regarde comme issus de bourgeons axillaires.

KHANSAHEB (1947) et SENSARMA (1955) parviennent à la conclusion suivante : les deux cercles de faisceaux vasculaires, interne et externe, si caractéristiques des tiges des Cucurbitacées, participent à la vascularisation de la vrille. En se basant sur le résultat des observations de multiples coupes sériées effectuées sur des échantillons de 24 espèces, SENSARMA reconnaît deux types de dépendance des faisceaux vasculaires par rapport aux organes d'origine. Dans le « type *Bryonopsis* », la vascularisation de la vrille dérive uniquement du niveau nodulaire. Dans le « type *Thladiantha* » les vrilles reçoivent une vascularisation mixte, issue des traces nodulaires et aussi des traces des faisceaux latéraux de la feuille axillante. Il nous semble utile de donner ici la traduction des principales conclusions de SENSARMA : « Dans les vrilles du premier type, le support vasculaire provient entièrement et directement d'un bourgeon. Une telle origine ne peut permettre l'identification avec une feuille. La présence d'un cercle fermé de sclérenchyme chez les Cucurbitacées est une caractéristique de la tige, non du pétiole ou des nervures foliaires... ». Les vrilles de la première catégorie doivent être regardées comme un « *outgrowth of the bud-axis* ». Dans le deuxième cas, les vrilles doivent être interprétées comme un « *stipule-stem complex* ».

LEREDDE (1963), synthétise ces différents travaux en considérant les vrilles comme des « branches feuillées très modifiées ».

C. *Observations sur les espèces malgaches.*

1. APPARITION DES VRILLES.

Au cours du développement de la plantule (*Trochomeriopsis*, *Lemurosicyos*, *Seyrigia*, etc.), comme au cours de la croissance des premiers entre-nœuds, l'apparition des vrilles n'est pas corrélative de celle des premières feuilles. Il arrive même que ces vrilles n'apparaissent qu'à un stade relativement tardif (8-10 feuilles). Il en est de même pour les rejets de souches.

2. COMPLEXE NODULAIRE ET DISPOSITION DES VRILLES SUR LES RAMEAUX.

a. *Les nœuds et la phyllotaxie.*

Xerosicyos : dans ce genre, les rameaux sont côtelés, avec 5 côtes principales souvent dédoublées chez le *X. Perrieri*, et 10 à 15 côtes chez le *X. Danguyi*. Au niveau des nœuds nous avons observé (fig. 7, 3) :

— une feuille, une excroissance morphologiquement indifférenciée, une vrille bifide;

Source : MNHN, Paris

— ou deux ou trois feuilles, une excroissance indifférenciée et une vrille;
— ou une feuille et une excroissance inflorescentielle avortée;
— ou une feuille et une inflorescence;
— ou une feuille, une inflorescence développée, une vrille;
— ou encore trois feuilles, un axe secondaire lui-même feuillé, une vrille, etc.

Quels que soient les organes qui se différencient à partir du complexe nodulaire, la vrille, quand elle existe, demeure latérale, une fois feuille, inflorescence, ou axe secondaire développés. Ajoutons que dans le cas où trois feuilles s'insèrent à un même niveau sur le complexe nodulaire, ces trois feuilles demeurent bien individualisées, qu'elles soient pétiolées ou sessiles. Leur vascularisation, schématisée à partir de l'examen de coupes transversales sériées, s'ébauche uniquement au niveau du complexe axillaire. Dans ce dernier cas, on est en droit, naturellement, de se poser la question de savoir s'il ne s'agit pas d'un passage vers la feuille lobée et classique des Cucurbitacées car la différenciation des autres organes au niveau du nœud s'effectue sans que l'une ou l'autre de ces feuilles paraisse axillante.

On doit noter que le bourrelet où s'insèrent les organes latéraux sur un axe, forme une excroissance localisée à un seul côté de cet axe; si l'axe est côtelé, le nœud s'étendra donc seulement sur certaines côtes, et non pas sur toutes.

Un point essentiel doit être souligné : *le nombre de côtes d'un entre-nœud à un autre reste constant.* Malgré l'existence de torsions on arrive à suivre, d'une manière assez satisfaisante, la course de ces côtes au long de l'axe, et à l'aide de coupes anatomiques, le cheminement des vaisseaux et leurs modifications au niveau des nœuds.

Sur un même rameau, les positions relatives vrille-feuille restent presque toujours identiques, lorsqu'on passe d'un nœud à un autre. Si l'on désigne par A la côte sur laquelle paraît s'appuyer la vrille d'un nœud 1 (fig. 7, 2), et si l'on suit au long de l'axe, de la base vers l'apex, cette même côte A, il faudra franchir quatre nœuds consécutifs pour retrouver une vrille appuyée sur A. Lorsque l'on peut repérer 5 côtes bien marquées, le nœud occupe un espace s'étalant sur trois côtes; lorsqu'il y a plus de 5 côtes principales, chaque nœud peut n'occuper que trois côtes, ou bien empiéter sur cinq de celles-ci; cela complique naturellement le repérage, mais, dans presque tous les cas étudiés, une même côte soutenait le même organe sur les nœuds 1, 6, 11. Bien qu'elle ne soit pas rigoureuse sur le plan théorique, la méthode de repérage par rapport aux côtes est pourtant la seule qui nous ait donné un résultat, car elle permet d'éliminer le phénomène de torsion qui conduit à modifier considérablement la disposition des nœuds dans l'espace. On peut admettre que l'on parcourt deux fois 360° sur la spire des insertions des nœuds avant de retrouver une disposition exactement similaire. Comme on sera passé du nœud 1 au nœud 6, l'indice phyllotaxique sera de 2/5. Les observations faites sur le *Xerosicyos Perrieri* nous ont montré que l'indice est également de 2/5.

Lorsqu'on passe d'un rameau principal à un rameau latéral, la disposition relative feuille-vrille s'inverse, c'est-à-dire qu'il y a *antidromie.*

Seyrigia : les espèces de ce genre, pratiquement aphylles à l'état adulte, ont fréquemment des axes crassulescents. Sur les très jeunes tiges, on voit apparaître, au niveau des nœuds, une feuille 3-5 fide, solitaire ou rarement accompagnée d'une vrille. Sur les tiges distales, la feuille est souvent réduite à une ébauche ou bien, si même elle se développe, on observe une atrophie presque immédiate.

Le *Seyrigia Humbertii* a des entre-nœuds à 5 côtes. Les tiges les plus distales portent, en effet, très souvent, au niveau de chaque nœud, une inflorescence et une vrille toujours simple. La position de la vrille par rapport à l'inflorescence reste la même au long d'un même rameau alors qu'il y a antidromie d'un rameau sur l'autre. L'ordonnancement des nœuds (inflorescence + vrille + bourgeon foliaire indifférencié ou avorté),

Source : MNHN, Paris

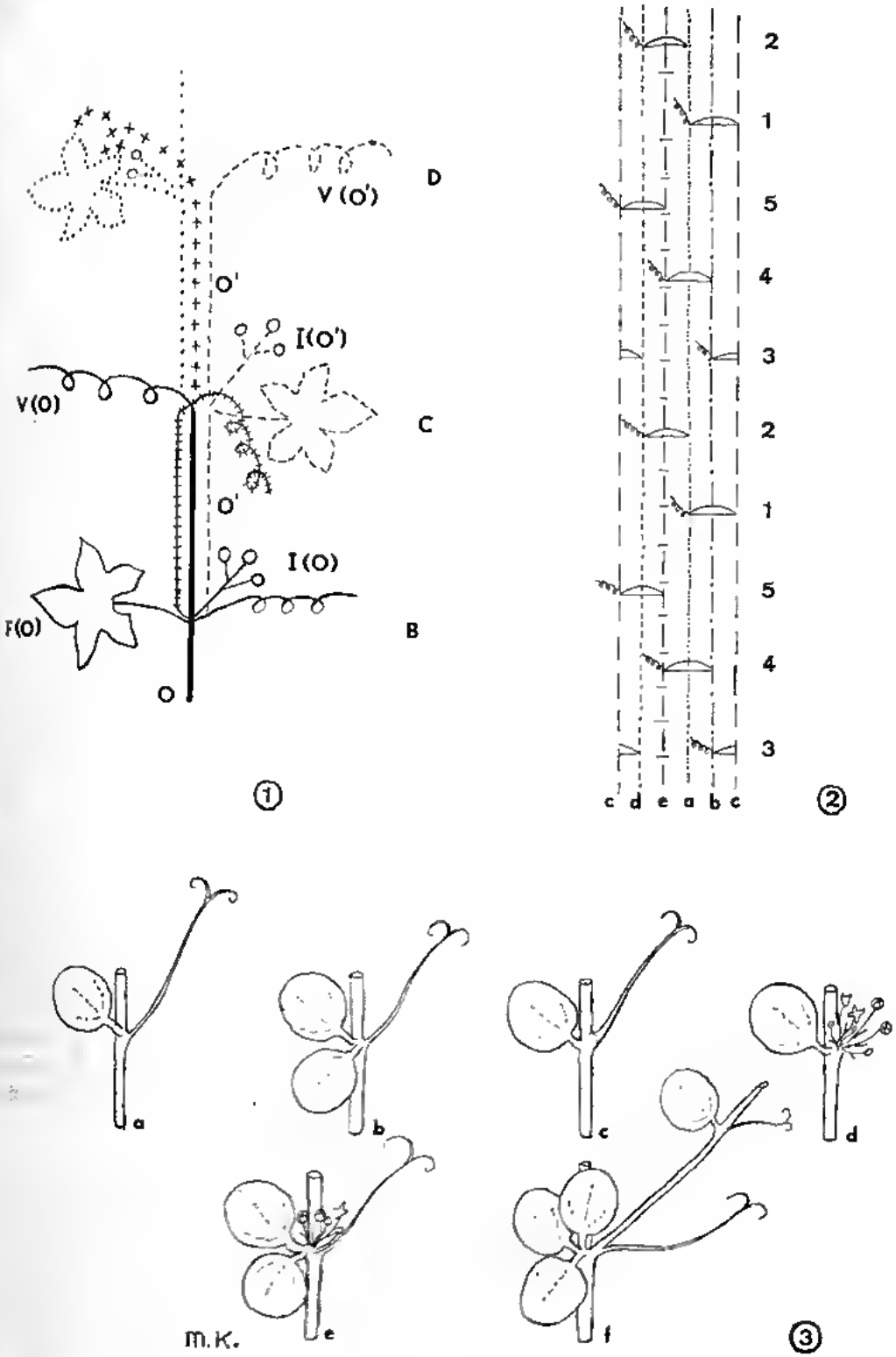


FIG. 7

1. Schématisation de l'interprétation de DOUBKOVA et VELENOVSKY. B, C, D, 3 nœuds: *v* : vrille; *f* : feuille; *i* : inflorescence (exemple pris sur le *Bryonia alba*).
2. Représentation schématique des nœuds sur la tige côtelée du *Zygosicyos tripartitus*, les lettres représentent les 5 côtes, les chiffres arabes les nœuds sur lesquels s'insèrent les vrilles.
3. Morphologie externe des nœuds chez le *Xerosicyos Perrieri*.

Source : MNHN, Paris

sur les parties distales des tiges se fait également selon un enroulement d'indice 2/5, facilement repérable.

Chez le *Zygosicyos tripartitus*, dont la coupe anatomique transversale des tiges a la silhouette d'une étoile à 5 branches, la disposition est semblable à celle observée précédemment. Les vrilles simples ou bifides, sont antidromes d'un rameau à l'autre et la phyllotaxie est de 2/5.

De même chez l'*Ampelosicyos Humblotii*, les observations sur les tiges distales ont conduit aux mêmes conclusions.

Conclusions.

L'indice phyllotaxique de 2/5, que nous avons reconnu comme le plus fréquent chez les plantes étudiées, a d'ailleurs déjà été signalé dans plusieurs genres de Cucurbitacées : *Alsomitra, Ecballium, Actinostemma, Melancium, Acanthosicyos*. L'indice 3/7 a été noté surtout chez les *Citrullus*, les *Cucurbita*, les *Lagenaria* et les *Momordica*.

Nos observations montrent qu'il arrive fréquemment (fig. 7, 2), qu'une côte supportant une vrille au nœud « n » supporte une feuille au nœud « $n + 1$ ». Quand il s'agit d'une plante à 5 côtes et que l'excroissance latérale s'étend sur 3 côtes, la côte médiane qui provient d'une feuille au nœud « $n - 2$ » supportera la vrille au nœud « $n + 2$ ». Sur le plan de la morphologie externe, une telle disposition évoque évidemment le schéma de Doubkova et Velenovsky proposé pour le *Bryonia alba*.

Retenons que chez les genres *Seyrigia* (2 espèces), *Xerosicyos* (2 espèces), *Ampelosicyos* (1 espèce), *Zygosicyos* (1 espèce) et *Trochomeriopsis* (1 espèce), la présence de la vrille est liée à l'existence, sur l'axe, d'un complexe axillaire. Ces nœuds constituent les points d'insertion communs de nombreux organes (feuilles, inflorescences, rameaux secondaires), et *leur phyllotaxie régit celle des vrilles*. Ces vrilles peuvent être simples, ou bifides, mais nous n'y avons jamais observé une morphologie semblable à celle de la vrille de *Cucurbita Pepo* où la partie commune est très épaissie par rapport aux 4 ou 5 divisions terminales.

b. *Les hélices foliaires.*

A chaque feuille correspondent, sur la tige et en dessous de chaque feuille, des tissus qui semblent prolonger celles-ci et qui sont nommés « segments foliaires ».

Théoriquement, la mise en évidence des segments foliaires fait apparaître une contiguité, ce qui permet de déceler la situation d'une feuille par rapport à une autre.

Dans le cas des Cucurbitacées, la question était compliquée par le fait que chaque feuille se trouve située sur une excroissance nodulaire (complexe axillaire de Bugnon, 1956), à laquelle semble correspondre une surface de tige.

En réalité, en considérant ce complexe nodulaire, et en se basant sur le fait que, sur un même rameau, il y a homodromie, c'est-à-dire que des organes identiques sont toujours situés de la même façon (fig. 7), on peut admettre que seule une partie de la surface de tige placée sous l'excroissance correspond à un segment foliaire, et dans le cas présent, ces segments foliaires sont en chevauchement. En repérant les segments jointifs ainsi définis, on met en évidence de manière nette, deux séries :

— le segment foliaire de la feuille en 1, jointif au segment foliaire de la feuille en 3;
— le segment foliaire de la feuille en 3, jointif au segment foliaire de la feuille en 5; ce dernier jointif au segment de la feuille en 7 (c'est-à-dire de la feuille en 2 d'une nouvelle série de 5 feuilles), etc. (fig. 8).

On trouve une disposition similaire en considérant : 2, 4, 6, 8, etc. (6 et 8 étant 1 et 3 dans la deuxième série de feuilles). On peut ainsi admettre l'existence de 2 hélices

Source : MNHN, Paris

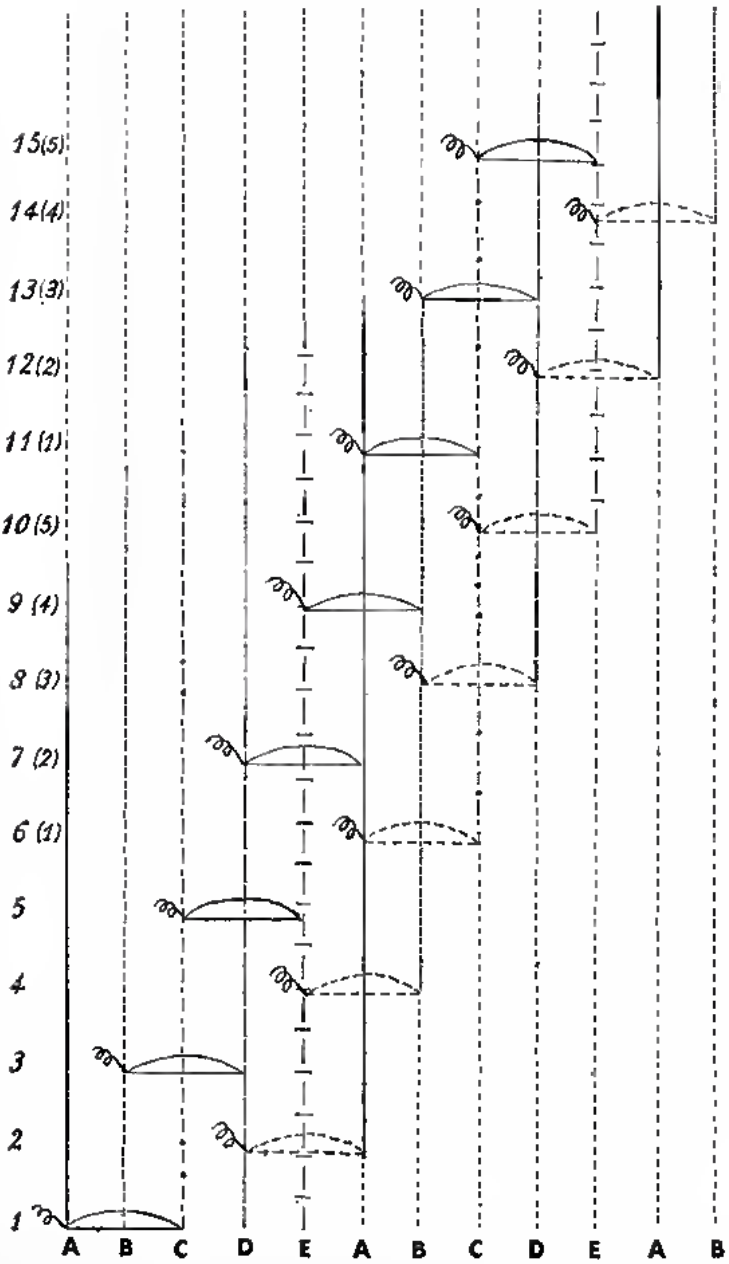


FIG. 8. — Schématisation des hélices foliaires chez les Cucurbitacées. Les lettres représentent les 5 côtes d'une tige, les chiffres arabes les différents nœuds, à gauche de chaque nœud l'insertion d'une vrille.

Source : MNHN, Paris

qui correspondent aux deux hélices classiques des Dicotylédones, définies au niveau des plantules. On voit aussi que les feuilles strictement homologues sur la tige sont 1 et 11, bien que 1, 6 et 11 soient bien placées les unes au-dessus des autres.

3. Les résultats de l'anatomie descriptive comparée.

Nous avons vu précédemment que divers auteurs avaient fondé leurs théories ou étayé leurs points de vue sur la nature des vrilles en utilisant les documents tirés de l'anatomie.

On doit aux auteurs suivants : Zimmermann (1922), Ghosh (1932), Balwant Singh (1942), Duchaigne et Chaise-Martin (1959), un certain nombre de résultats originaux dont les ouvrages de synthèse récents ont généralement tenu compte, spécialement les traités de Metcalfe et Chalk (1950) et Boureau (1954-1957).

L'ensemble de ces observations couvre une vingtaine de genres tropicaux. Aucun des genres dont il sera question ci-dessous n'avait, jusqu'à présent, fait l'objet d'études anatomiques. Cependant, H. Humbert avait accompagné ses descriptions originales du *Xerosicyos Danguyi* et du *Zygosicyos tripartitus* de schémas sommaires d'une coupe transversale dans un entre-nœud.

Une coupe transversale de jeune tige (exemple *Zygosicyos tripartitus*), montre l'existence des tissus suivants de l'extérieur vers l'intérieur de la coupe (fig. 9) :

— épiderme;
— collenchyme localisé sur les côtes, quelquefois plus étendu vers le centre;
— anneau continu, sinueux, de sclérenchyme péricyclique pouvant parfois se morceler;
— faisceaux cribro-vasculaires typiquement disposés en deux cercles concentriques comprenant chacun, et généralement en alternance d'un cercle à l'autre, 5 faisceaux. Cette disposition très constante dans les entre-nœuds, se modifie considérablement, dans la plupart des cas, au niveau des nœuds et dans les tiges âgées. Les faisceaux constitués par du xylème entouré de deux massifs de phloème sont dits «bicollatéraux ». Certains genres possèdent des tubes criblés particulièrement grands (*Cucurbita, Cucumis, Lagenaria*) et il y a toujours du phloème interne. Des anomalies dans la course des faisceaux furent notées par Mme Fourcroy (1943).

Nous signalerons ci-dessous, les particularités anatomiques rencontrées dans les différents genres étudiés. Les coupes ont été effectuées dans du matériel équivalent, c'est-à-dire à un stade de développement semblable.

Xerosicyos (*X. Danguyi* Humb.).

Axe : contour subcirculaire.

L'épiderme est fortement cutinisé et un anneau continu et sinueux de péricycle sclérenchymateux est doublé intérieurement d'un parenchyme péricyclique (Metcalfe et Chalk, 1950). Ce sclérenchyme présente environ 15 arcs plus ou moins dédoublés pouvant se manifester dans la morphologie externe de la tige sous forme de très fines côtes.

A chaque arc et sillon de l'anneau de sclérenchyme correspond un faisceau cribro-vasculaire. L'assise cambiale donne naissance secondairement à un autre anneau également continu, interne et parallèle à l'anneau sclérenchymateux; cet anneau correspond à du xylème secondaire normal et à du xylème secondaire interfasciculaire (fig. 10, A, fig. 11, 3*a*).

Source : MNHN, Paris

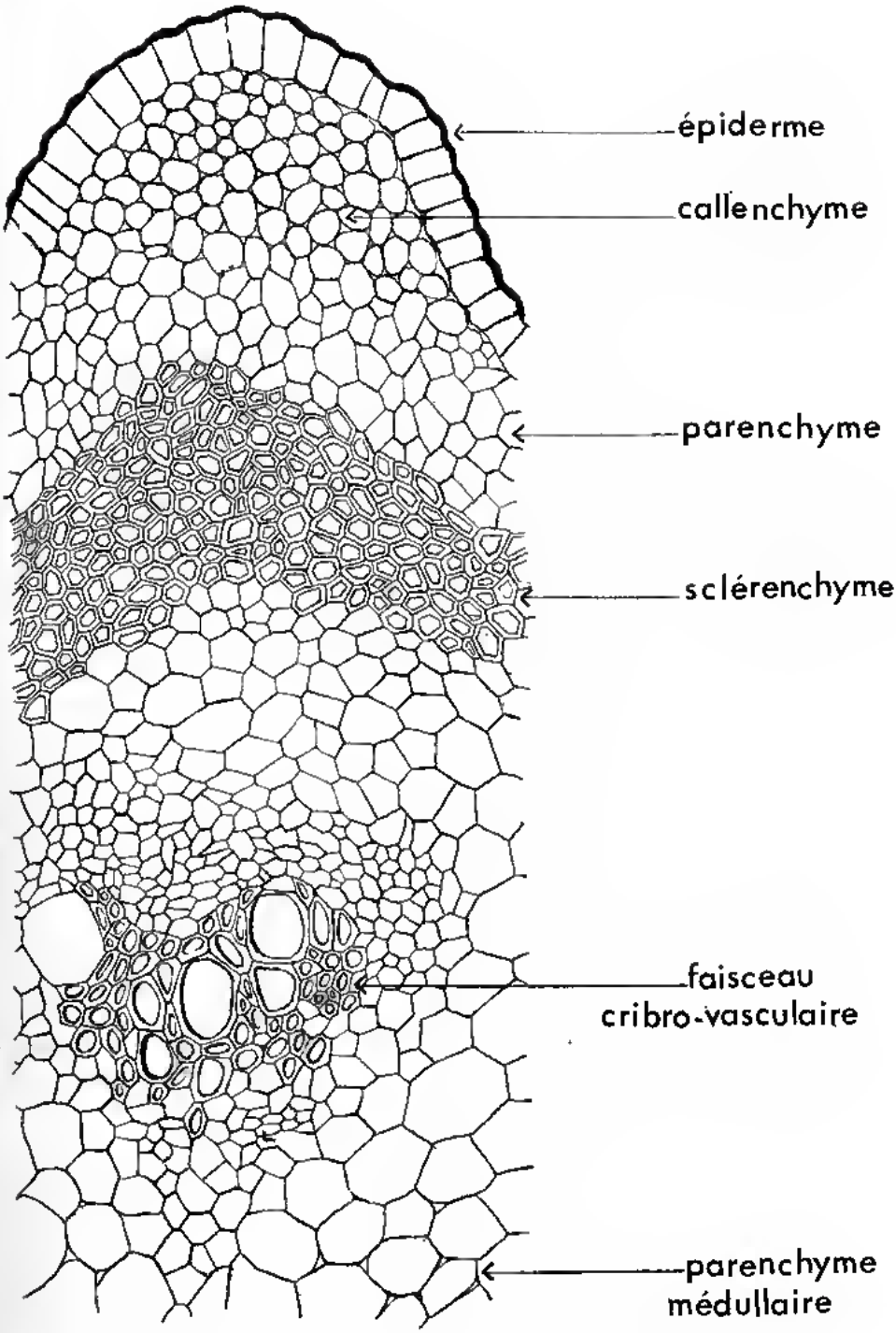


FIG. 9. — Disposition des tissus dans une portion de tige du *Zygosicyos tripartitus*.

Source : MNHN, Paris

Vrille (contour subcirculaire).

Un seul anneau non sinueux de sclérenchyme péricyclique et 5 à 10 faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux disposés sur un seul cercle (fig. **11**, 3*b*).

Pétiole (contour ovale).

De petits îlots de fibres sclérenchymateuses sont isolés dans le parenchyme cortical. 7 faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux, le plus gros médian, leur taille diminuant de chaque côté. Chaque faisceau est bordé d'ilôts de sclérenchyme à l'intérieur et à l'extérieur (fig. **11**, 3*c*).

Chez le *Xerosicyos Perrieri*, la structure de la tige diffère seulement par un nombre plus faible d'arcs sur l'anneau sclérenchymateux : la jeune vrille présente une structure générale semblable à celle de la tige mais nous n'avons pas observé d'anneaux de xylème secondaire.

On peut constater que la structure de la vrille n'est ni exactement celle d'une tige ni celle d'un pétiole. Par la présence d'un anneau continu externe de sclérenchyme et par l'ensemble de sa structure générale (symétrie axiale), on doit plutôt faire un rapprochement avec un axe. Quand on passe de la partie basale à la partie distale de la vrille, on n'observe généralement que de très faibles différences de structure.

Trochomeriopsis (*T. diversifolia* Cogn.).

Axe (contour subcirculaire).

Jeune tige annuelle : anneau continu, ondulé, de sclérenchyme péricyclique et 2 cercles de faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux. Les 5 faisceaux du cercle externe plus petits que les 5 faisceaux du cercle interne, ceux-ci pouvant se dédoubler (fig. **12**, A, fig. **13**, 3*a*).

Tige âgée de 4 ans : l'anneau de sclérenchyme est morcelé en 5 parties (ou plus) et les faisceaux cribro-vasculaires disloqués ou ramifiés, occupent presque toute la partie centrale de la tige, en étoile. Mais il y a toujours au centre du liber interne (fig. **23**, 3, p. 257).

Chez la très jeune tige (1 mois), l'anneau de sclérenchyme n'existe pas encore et 8 faisceaux cribro-vasculaires sont disposés sur un seul cercle (fig. **22**, 5, p. 255).

Vrille (contour subcirculaire).

Anneau continu de sclérenchyme péricyclique et 6 faisceaux cribro-vasculaires tous de la même importance, disposés sur un seul cercle (fig. **13**, 3*b*).

Pétiole (contour réniforme).

3 faisceaux bicollatéraux face supérieure du pétiole et 6 faisceaux du même type, un peu plus gros, face inférieure (fig. **13**, 3*c*).

Comme dans l'exemple précédent, on peut constater que la vrille n'a pas exactement la structure d'une tige mais diffère nettement d'un pétiole.

Seyrigia (*S. multiflora* Keraudren).

Axe (contour régulier chez la jeune tige, sinueux chez la tige adulte).

Anneau très peu épais et discontinu de sclérenchyme suivant les sinuosités du contour général de la coupe. 6-8 faisceaux bicollatéraux disposés sur un

Source : MNHN, Paris

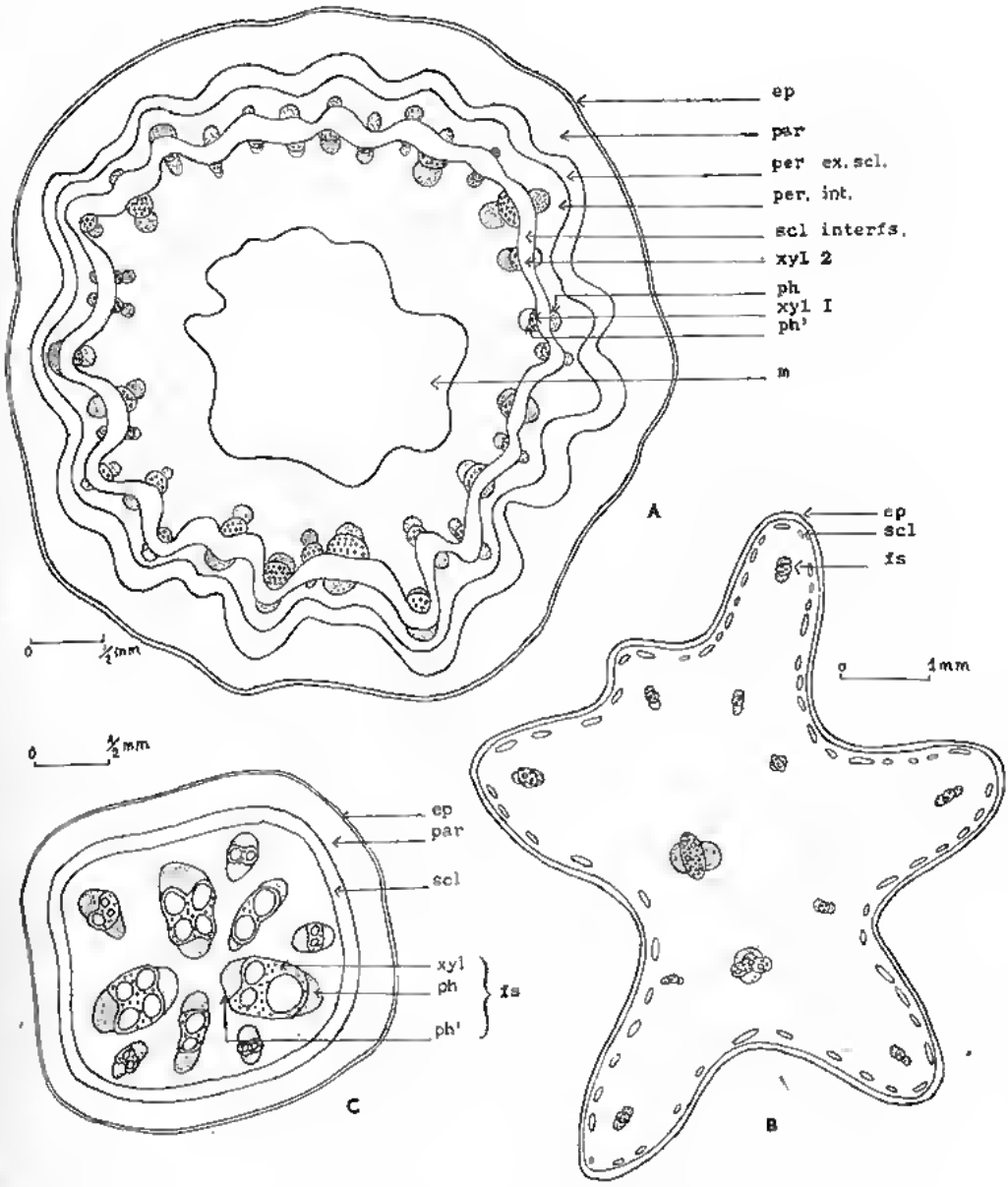


FIG. 10. — Coupes transversales schématiques, effectuées dans des entre-nœuds de tiges.

A, *Xerosicyos Danguyi*; B, *Seyrigia multiflora*; C, *Lemurosicyos variegata*.

ep : épiderme.
par : parenchyme.
per. ext. scl. : périeycle externe sclérenchymateux.
per. int. : péricycle interne.
scl : sclérenchyme péricyclique.
scl. interfs. : sclérenchyme interfasciculaire
fs : faisceau cribro-vasculaire.
ph : phloème externe.
ph' : phloème interne.
xyl. 1 : xylème primaire.
xyl. 2 : xylème secondaire.
m : parenchyme médullaire.

Source . MNHN, Paris

seul cercle, localisés soit au niveau des sillons, soit au niveau des côtes (fig. **10**, B, fig. **11**, 2*a*);

Dans la jeune tige et l'hypocotyle, les faisceaux cribro-vasculaires sont tous de la même taille. Par contre sur une coupe de tige adulte, certains faisceaux ne comportent qu'un élément vasculaire ou deux, alors que d'autres en comprennent une vingtaine. La disposition de ces faisceaux paraît anarchique.

Notons que l'extinction accidentelle, progressive, d'un faisceau cribro-vasculaire dans les rameaux de Cucurbitacées a été notée par Mme FOURCROY chez les Bryones.

Vrilles (contour subcirculaire) :

Sclérenchyme réduit à un arc de cercle et 5 faisceaux cribro-vasculaires seulement, disposés sur un seul cercle. L'un d'eux, en position médiane, est beaucoup plus développé, il définit un plan de symétrie; latéralement, la taille des faisceaux diminue progressivement.

Sur des coupes effectuées dans la partie distale de la vrille, on ne distingue pas de formation sclérenchymateuse (fig. **11**, 2*b*).

Ici encore, la structure de la vrille diffère nettement de celle de la tige qu'elle soit jeune ou adulte.

Zombitsia (*Z. lucorum* Keraudren).

Axe (contour général sinueux, à 5 côtes).

L'anneau continu et régulier de sclérenchyme péricyclique suit le même contour que la forme de la tige. 10 faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux sont disposés sur 2 cercles, ceux du cercle externe occupant le plan médian de chacune des 5 côtes, plus petits que ceux du cercle interne. Il faut noter la taille de quelques vaisseaux du xylème qui atteignent 0,2 mm de diamètre (fig. **12***b*, fig. **11**, 1*a*,).

Vrille (contour plus irrégulièrement sinueux que celui de la tige avec un certain aplatissement dorso-ventral dans les coupes proximales; contour circulaire dans les coupes distales).

Le sclérenchyme péricyclique forme un anneau continu, sinueux, et les 7 faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux sont répartis bilatéralement en 2 groupes, l'un comprenant des faisceaux plus importants que l'autre (fig. **11**, 1*b* et 1*b'*).

Pétiole (contour en croissant, à larges cornes).

5 faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux disposés en arc de cercle, le plus gros étant le médian (fig. **11**, 1*c*).

La structure de la vrille demeure très proche de celle de la tige malgré quelques irrégularités et s'éloigne nettement de la structure du pétiole.

Ampelosicyos (*A. Humblotii* Cogn.).

Axe (contour régulièrement sinueux, 5 côtes arrondies, séparées par 5 sillons peu profonds).

Des cellules sclérenchymateuses sont incluses dans le parenchyme cortical, mais présence d'un anneau continu, plus sinueux que l'épiderme, de sclérenchyme péricyclique. Les faisceaux cribro-vasculaires sont disposés sur deux cercles, les 5 faisceaux externes correspondant aux 5 côtes, les 5 internes sont plus grands que les précédents et parfois se dédoublent (d'où présence de 7 faisceaux sur le cercle interne) (fig. **12**, C, fig. **13**, 2*a*).

Source : MNHN, Paris

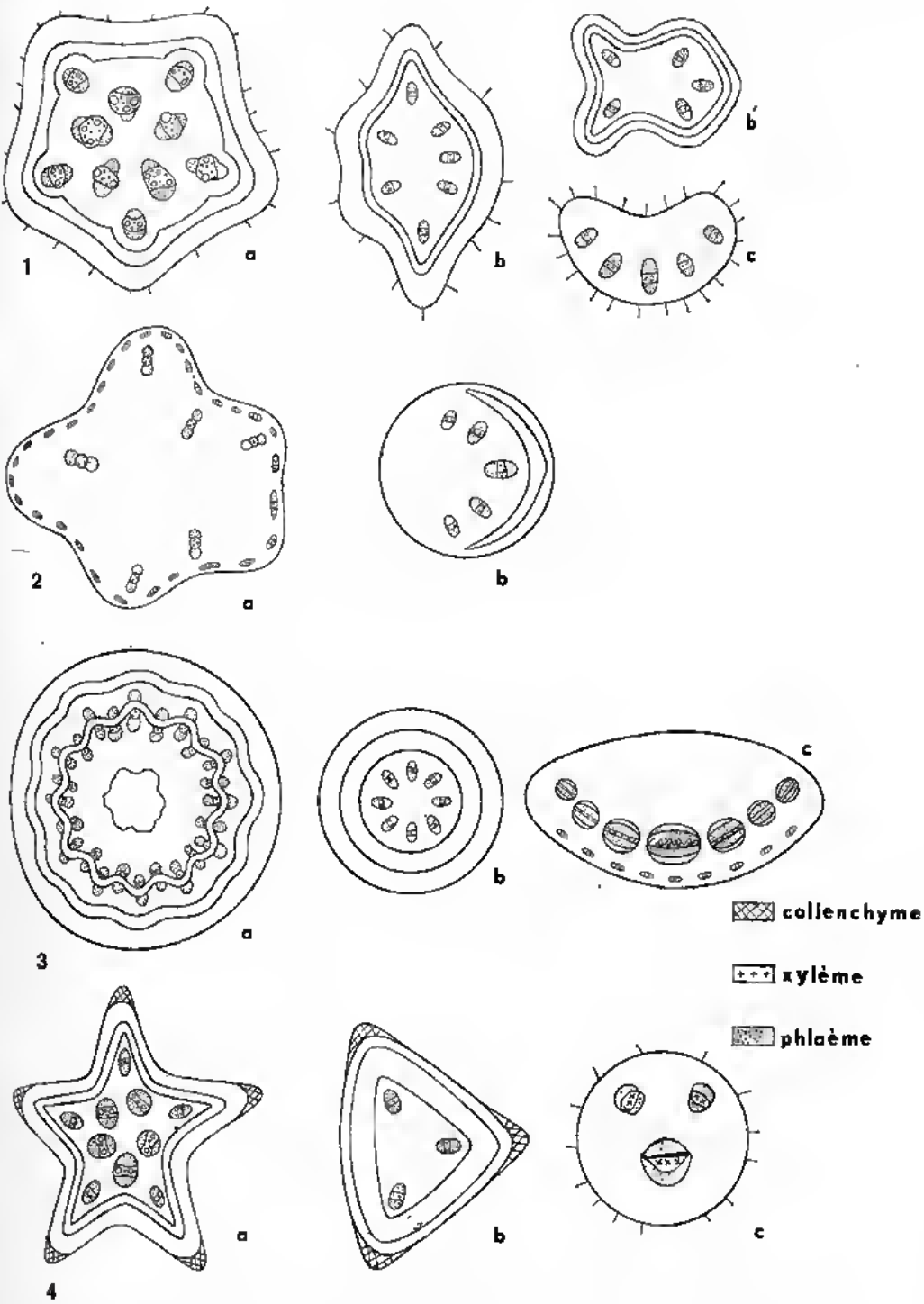


FIG. II. — Schémas comparatifs des coupes anatomiques de tiges, vrilles et pétioles, mettant en évidence la disposition des faisceaux cribro-vasculaires, le collenchyme et le sclérenchyme (*a*, tige; *b*, vrille à la base; *b'*, vrille au sommet; *c*, pétiole). (L'anneau ou les îlots de sclérenchyme ont été laissés en blanc).

1. *Zombitsia lucorum.*
2. *Seyrigia multiflora.*
3. *Xerosicyos Danguyi.*
4. *Zygosicyos tripartitus.*

Source : MNHN, Paris

Vrille (contour quadrangulaire).

Présence d'un cercle épais de sclérenchyme péricyclique de même forme que la coupe, de 4 gros faisceaux bicollatéraux correspondant aux angles de la coupe et de 2 petits faisceaux localisés près d'un seul des gros faisceaux, indiquant ainsi un plan de symétrie (fig. **13**, 2*b*).

Pétiole (contour subtriangulaire avec une face ventrale marquée d'un sillon profond).

L'anneau subtriangulaire et continu de sclérenchyme péricyclique est peu épais, et les 7 faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux sont disposés en V, le plus développé étant situé à la pointe du V (fig. **13**, 2*c*).

Ces trois organes, axe, vrille et pétiole, ont chacun une individualité très marquée, mais chacun possède un anneau de sclérenchyme.

Zygosicyos (*Z. tripartitus* Humb.).

Axe (contour régulièrement étoilé).

Du collenchyme occupe le sommet des 5 côtes et l'anneau continu de sclérenchyme péricyclique s'épaissit au niveau des 5 côtes. Les 10 faisceaux cribro-vasculaires sont disposés sur deux cercles (fig. **12**, D, fig. **11**, 4*a*).

Vrille (contour subtriangulaire).

Des îlots de collenchyme occupent les 3 angles. Le sclérenchyme péricyclique se présente en anneau continu de même forme que la coupe et **3** faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux sont placés dans les **3** angles (fig. **11**, 4*b*).

Pétiole (contour subcirculaire).

3 faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux sont disposés selon les **3** pointes d'un triangle, l'un étant beaucoup plus développé que les deux autres (fig. **11**, 4*c*).

Chez le *Zygosicyos*, la vrille et le pétiole possèdent un plan de symétrie, mais vrille et axe ont en commun l'arc épais de sclérenchyme et les îlots de collenchyme.

Lemurosicyos (*L. variegata* (Cogn.) Keraudren).

Axe (contour subcirculaire légèrement sinueux).

L'anneau de sclérenchyme péricyclique est continu mais généralement peu épais et d'épaisseur variable. Les 10 faisceaux cribro-vasculaires sont sur deux cercles, ceux du cercle externe plus petits que ceux du cercle interne (fig. **10**, C, fig. **13**, 1*a*).

Vrille (contour subtriangulaire pour les coupes basales, subquadrangulaires pour les coupes distales).

Le sclérenchyme péricyclique se présente en anneau continu et les 5 faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux sont régulièrement répartis selon un seul cercle (fig. **13**, 1*b*, *b'*).

Pétiole (contour ovale, aplati face supérieure).

Des îlots de sclérenchyme péricyclique correspondent au cercle aplati des 7 faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux (fig. **13**, 1*c*).

Source : MNHN, Paris

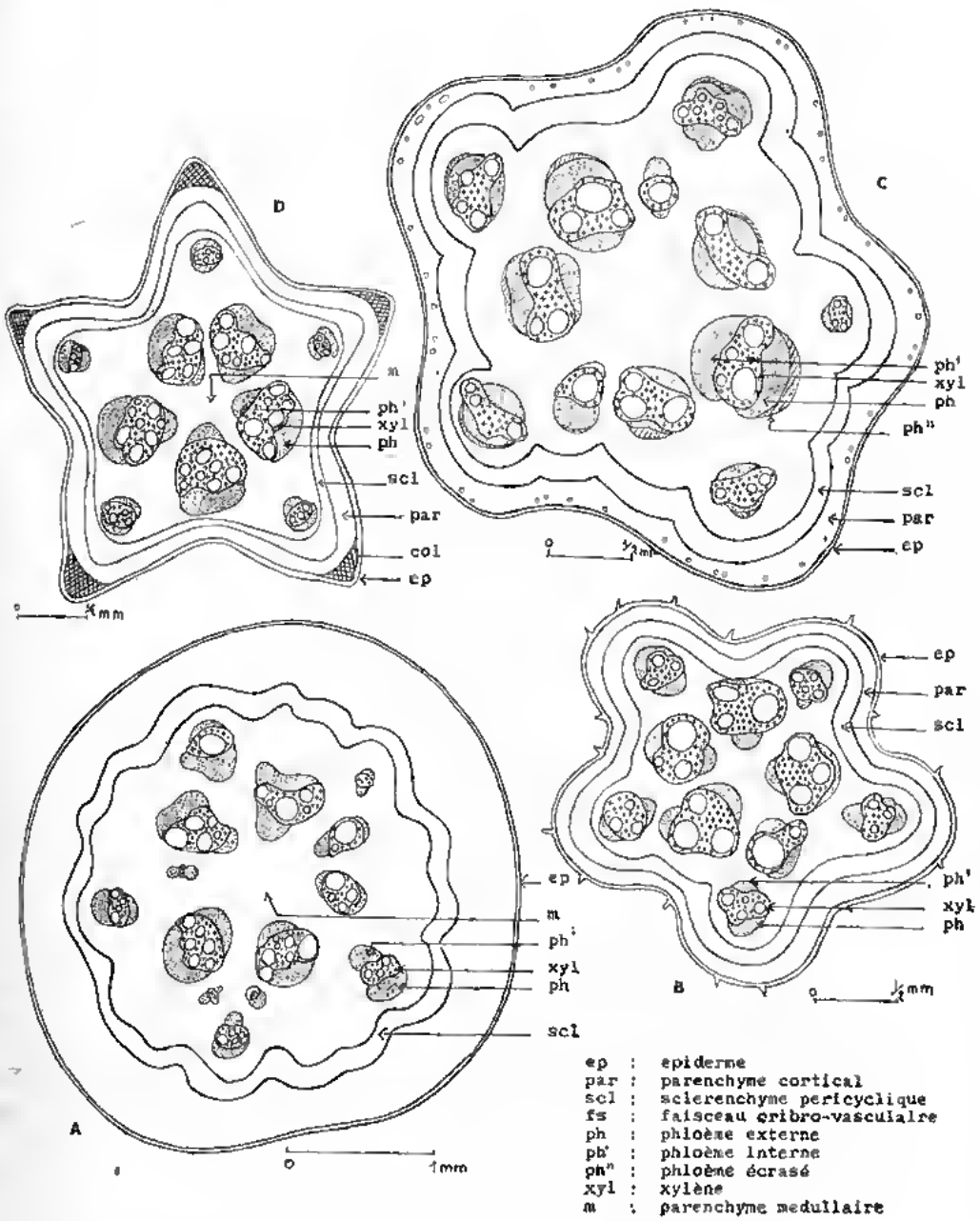


FIG. 12. — Coupes transversales schématiques de tiges

A. *Trochomeriopsis diversifolia.*
B. *Zombitsia lucorum.*
C. *Ampelosicyos Humblotii.*
D. *Zygosicyos tripartitus.*

Source : MNHN, Paris

Si l'axe et la vrille diffèrent par l'absence, chez cette dernière, de deux cercles de faisceaux, la disposition des faisceaux rapproche la structure de la vrille et celle du pétiole.

Kedrostis (*K. elongata* Keraudren).

Axe (contour subcirculaire).

Anneau discontinu de sclérenchyme péricyclique constitué par des petits massifs de cellules sclérenchymateuses bien séparés les uns des autres. Les faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux sont disposés sur deux cercles, et on peut distinguer des vaisseaux de grande taille (fig. **13**, 4 *a*).

Vrille (contour subcirculaire).

L'anneau de sclérenchyme péricyclique est continu et les 7 faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux sont répartis sur un seul cercle et diminuent d'importance de part et d'autre d'un faisceau médian (fig. **13**, 4 *b*).

Malgré l'existence d'un anneau continu et régulier de sclérenchyme, le gros faisceau médian définit, dans la vrille, un plan de symétrie.

Conclusions.

De cette étude anatomique faite sur 8 genres dont 7 endémiques et un autre largement réparti en Afrique, il ressort à la fois une confirmation de faits établis par les auteurs antérieurs (surtout Zimmermann, 1922), et plusieurs constatations nouvelles. On doit retenir comme très particuliers les résultats suivants :

— la présence de deux cercles de 5 faisceaux cribro-vasculaires s'inscrit dans le schéma classique, mais nous avons pu montrer qu'il pouvait exister un dédoublement caractéristique de certains faisceaux dans l'entre-nœud. Il faut rapprocher ce résultat de ceux qu'avait obtenus Zimmermann sur divers exemples (*Momordica umbellata*, *Melothria maderaspatana* = *Mukia maderaspatana* et *Peponium usambarense*); il permet d'envisager que la vascularisation des organes latéraux peut s'ébaucher assez tôt;

— chez le *Xerosicyos Danguyi*, l'anneau sclérenchymateux péricyclique est doublé par un anneau continu plus interne, superposé à l'assise cambiale et formé de xylème secondaire normal et de xylème secondaire interfasciculé;

— il y a multiplication du nombre des faisceaux cribro-vasculaires au niveau des entre-nœuds, toujours chez le *X. Danguyi*, où nous avons pu compter jusqu'à 30 faisceaux. Certains de ceux-ci doivent être considérés comme les « akzessorische Bündle » de A. Zimmermann, c'est-à-dire qu'ils ne participent pas d'une manière évidente à la vascularisation des organes latéraux.

Une semblable dispersion des faisceaux cribro-vasculaires n'est pas un fait très rare chez les Cucurbitacées dont les faisceaux peuvent se répartir « en étoiles unilatérales » à partir de centres irrégulièrement distribués dans une coupe de tige âgée (*Momordica*, *Trochomeriopsis*). Il s'agit là d'une tendance à la formation d'un cercle complet constitué par les faisceaux vasculaires, tels que l'on en observe dans les tiges pérennantes lignifiées.

Au total, bien que la vascularisation de type penta-fasciculaire soit la plus généralement réalisée dans la famille, il existe des cas où l'on rencontre néanmoins une vascularisation par deux cercles de 7 faisceaux (*Kedrostis elongata*, *Coccinia Engleri*, *Sechium edule*, *Gerrardanthus grandiflorus*).

Source : MNHN, Paris

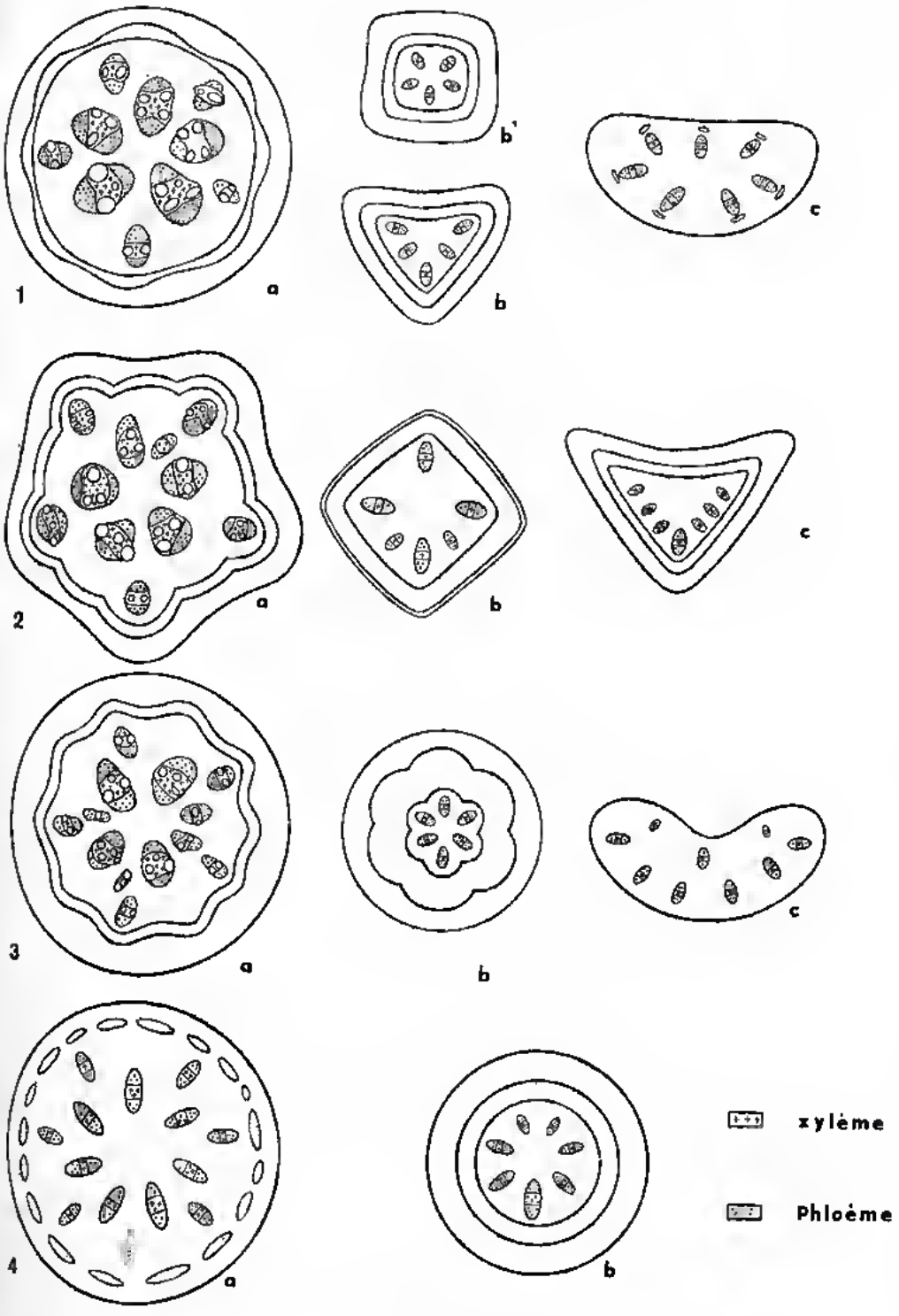


FIG. 13. — Schémas comparatifs des coupes anatomiques de tiges, vrilles et pétioles, mettant en évidence la disposition des faisceaux cribro-vasculaires, du collenchyme et du sclérenchyme (*a*, tige ; *b*, vrille à la base ; *b'*, vrille au sommet ; *c*, pétiole) [l'anneau de sclérenchyme ou les ilôts ont été laissés en blanc].

1. *Lemurosicyos variegata.*
2. *Ampelosicyos Humblotii.*
3. *Trochomeriopsis diversi olia.*
4. *Kedrostis elongata.*

Source : MNHN, Paris

Malgré l'apparition assez fréquente d'un plan de symétrie, la structure anatomique des vrilles demeure assez proche de celle des axes; elle ne peut guère, dans les exemples étudiés précédemment, être assimilée à celle des nervures d'une feuille.

On ne peut, d'autre part, établir un rapprochement entre les structures des vrilles et celles des pétioles, puisque ces derniers ne comportent que fort rarement des éléments d'un anneau continu de sclérenchyme péricyclique.

Nous avons, ici, utilisé les critères anatomiques dans le cadre d'une comparaison entre divers organes de la plante. Il faut retenir que la vrille n'a qu'un seul cercle de faisceaux comme les pétioles.

4. La vascularisation.

La technique des coupes transversales sériées pratiquées au niveau d'un nœud, au-dessous et au-dessus de celui-ci, avait permis à Miss Kansaheb et Sensarma (1947. 1955) de constater qu'il était possible de déterminer deux origines pour la vascularisation de la vrille. Nous avons effectué de telles coupes sériées, de 40 en 40 μ, sur les représentants de 3 genres : *Kedrostis, Trochomeriopsis, Zygosicyos.*

Nous pouvons remarquer un fait d'ordre anatomique qui confirme l'observation morphologique : seuls certains faisceaux subissent, au-dessous du nœud, un dédoublement. Généralement, 2 faisceaux du cercle interne et 2 ou 3 du cercle externe continuent leur course au moins jusqu'au milieu du nœud où certains peuvent donner des ramifications qui vont alors non pas participer à la vascularisation des organes latéraux mais reconstruire, dans l'entre-nœud supérieur, une vascularisation semblable à celle de l'entre-nœud inférieur.

En utilisant les méthodes d'éclaircissement (Fuchs, 1963), nous avons pu faire les mêmes observations. Toutefois, la présence des deux cercles de faisceaux et la complexité de la vascularisation des axes, vrilles, inflorescences à chaque nœud, rendent difficile la schématisation ou même l'illustration de cette vascularisation.

D'après ces observations (coupes sériées et nœuds « éclaircis »), il semble que les premières ramifications des faisceaux de l'entre-nœud appartiennent à la vascularisation de la feuille située immédiatement au-dessus de ces bifurcations vasculaires. La vascularisation de la vrille n'est confluente aux faisceaux cribro-vasculaires de la tige que légèrement au-dessus. Ceci confirme l'interprétation de A. Zimmermann.

Rappelons que sur les plantules, les nœuds portent toujours des feuilles avant que ne se différencient des vrilles. Nous avons observé cette disposition, d'une façon constante, chez les genres *Seyrigia* et *Trochomeriopsis*. L'on sait aussi que les deux premiers organes latéraux spinescents qui apparaissent, après les cotylédons, sur les plantules d'*Acanthosicyos* (Neitsch, 1923), sont assimilés aux feuilles et non aux vrilles. D'autre part, l'examen dans la nature, sur le genre *Xerosicyos*, de nombreuses extrémités distales de rameaux en voie de développement (feuilles n'ayant pas encore acquis leur succulence), nous a permis de remarquer que ces jeunes tiges étaient toujours feuillées avant l'apparition des vrilles. De telles dispositions s'observent sur les jeunes pousses ou sur les rejets de souche de la plupart des espèces.

D'autre part, il ne faut pas oublier que dans la famille des Cucurbitacées il se produit, au niveau des nœuds, des modifications internes qui se traduisent dans la morphologie externe par un déplacement latéral des organes les uns par rapport aux autres. On a ainsi l'impression que la feuille adulte n'axille aucun autre organe, ces organes étant rejetés sur le côté du pétiole. Il existe donc une réelle difficulté d'interprétation des structures sur les sujets âgés.

Si l'on prend en considération l'ensemble des éléments précédents, on peut naturellement concevoir que la vrille est issue du développement d'un bourgeon sérial classique qui, secondairement, se trouverait rejeté latéralement par rapport à la position (réelle ou virtuelle) de la feuille.

Source : MNHN, Paris

D. Discussion et essai d'interprétation.

Nous avons montré que la grande complexité des nœuds classiquement signalée chez le genre *Cucumis* et chez le *Cucurbita Pepo*, est un phénomène général dans la famille où une feuille peut axiller : un rameau feuillé, une inflorescence plus ou moins développée, une ou plusieurs vrilles (simples, bi- ou multifides), et dans quelques cas une fleur isolée.

Les nœuds, à l'origine strictement latéraux morphologiquement, et dont la vascularisation est, elle aussi, latérale, peuvent acquérir un tel développement que, chez certaines espèces, ils provoquent d'importantes courbures de « l'axe principal ». Un tel fait a été invoqué à l'appui de la thèse du développement sympodial des tiges de Cucurbitacées, puisque, nous l'avons vu aussi, un organe latéral du nœud, la vrille, semble souvent prolonger une des côtes de l'axe. Ceci n'est, en réalité, qu'une apparence. Cependant, d'autres éléments vasculaires que ceux situés au niveau de cette côte peuvent participer à l'alimentation vasculaire de la vrille, et même parfois, il peut exister une dérivation à partir de la vascularisation de la feuille.

Il convient donc, à partir des observations réunies, d'essayer de rassembler des éléments en faveur de l'une ou de l'autre des interprétations proposées.

— L'anatomie comparée, qui apporte d'indiscutables documents, permet de mettre en évidence la présence fréquente d'un axe de symétrie dans la vrille, ce qui se superpose à la présence d'un cercle continu de sclérenchyme. On remarque aussi ordinairement, dans la vrille, la réduction à un seul cercle des faisceaux cribro-vasculaires. Il ne fait aucun doute que l'on peut noter, de bas en haut d'une vrille, quel que soit le genre observé, des modifications de structure allant, en ce qui concerne la disposition des tissus sur une coupe transversale, d'une symétrie de « type axe » à une symétrie de « type pétiole » et même à une organisation de « type nervure ».

Peut-on, de là, déduire qu'il s'agit d'un organe foliaire modifié? Cela semble difficile si l'on se souvient que ces changements de structure ne sont pas obligatoirement corrélatifs de la proximité de l'apex, mais qu'ils peuvent se manifester en un point quelconque de la vrille, au niveau d'une zone de contact et d'un enroulement, par exemple.

— Les vrilles observées dans les genres *Xerosicyos*, *Seyrigia*, *Zombitsia*, *Trochomeriopsis*, *Ampelosicyos*, semblaient pouvoir être assimilées à des *rameaux latéraux*. Un fait de morphologie semblait indiquer, spécialement dans le cas du *Seyrigia Humbertii*, de phyllotaxie 2/5, qu'une vrille prenait naissance au niveau d'un nœud *n* sur la côte issue de la partie médiane du nœud *n*-2; ceci pouvait corroborer à la fois l'hypothèse de Le Maout (1868) et celle de Doubkova (1907). Mais l'étude de coupes sériées n'a pas fourni de preuves véritablement tangibles mettant en évidence un déplacement vertical d'un « bourgeon-extra axillaire ». On n'observe pas de phénomène de concaulescence.

De plus, le fait que dans le pétiole de l'*Ampelosicyos* et celui du *Lemurosicyos* il y ait présence d'un cercle (continu ou discontinu) de sclérenchyme, laisse supposer que la perte d'un cercle de faisceaux est un caractère plus primordial et sans doute hiérarchiquement plus important que le passage d'une symétrie axiale à une symétrie bilatérale. La disposition en deux cercles s'efface aussi dans la branche commune de la vrille multifide de la Courge. Il y a donc là un caractère évoquant les organes appendiculaires que sont les feuilles.

— En ce qui concerne l'utilisation, à l'appui de l'une ou de l'autre des hypothèses, d'observations relatives à des phénomènes accidentels ou tératologiques, il ne semble pas que l'on ait, jusqu'à présent, mis en évidence des résultats très démonstratifs. On remarque souvent l'enroulement des pétioles foliaires autour d'un support, mais ceci est peut-être davantage lié à la nature lianescente des Cucurbitacées qu'à une

Source : MNHN, Paris

structure de vrille. On a noté aussi, et ceci est peut-être plus intéressant, que la vrille elle-même, pouvait supporter des « organes latéraux »: écailles et même fleurs (NAUDIN, in Coll., 1865).

Mais cette potentialité n'est pas plus orientée vers la différenciation de feuilles que vers la différenciation d'organes floraux. Une constatation négative, qui, nous semble-t-il, n'est pas dépourvue d'intérêt, est la suivante : l'examen de plusieurs milliers d'échantillons d'herbier et de nombreuses plantes dans la nature ne nous a révélé qu'un seul cas où l'on pourrait admettre que la vrille portait un limbe (1). NAUDIN (1855) paraît être le seul auteur qui ait noté ce phénomène chez le genre *Cucurbita*. Mais on peut également songer à l'entraînement accidentel au long de la vrille de quelques îlots de cellules susceptibles de se différencier, et faire alors intervenir une explication peu différente de celle que l'on avance pour interpréter la présence de bractée sur les pédicelles floraux d'une inflorescence (concaulescence).

Il nous faut de plus rappeler que les vrilles des Cucurbitacées peuvent présenter certaines particularités : présence de « ventouses », présence de cellules sensibles à la lumière, constituant les « ponctuations tactiles » de TRONCHET (1935), présence d'un apex de structure spéciale, non encore très bien précisée, et que, d'autre part, elles subissent d'abord des mouvements de circumnutation avant d'être soumises, près d'un support, au thigmotropisme (GUILLERMOND et MANGENOT, 1946).

— Si donc le problème des vrilles n'est pas résolu sur le plan général, on doit néanmoins admettre que morphologie et anatomie descriptives apportent des résultats concrets permettant de considérer comme probable, dans beaucoup de cas, une homologie, au moins partielle, d'une partie de la feuille et de la vrille. Il nous semble logique d'accepter que les nœuds, dans les Cucurbitacées, ne sont pas fondamentalement différents de ceux des autres végétaux vasculaires, et que, par suite, on doive les interpréter à la lumière d'exemples plus simples.

— Quelle que soit l'espèce étudiée, lorsque nous observons, sur le complexe axillaire placé latéralement à un rameau proximal N, la naissance apparemment au-dessus de la feuille et entre l'inflorescence et la vrille, d'un petit rameau, nous pouvons considérer celui-ci comme latéral, c'est-à-dire d'ordre N + 1. En effet, presque toujours, sur ce jeune rameau il y a inversion (antidromie) dans les dispositions relatives des organes vrilles et feuilles.

— Enfin, sur le plan systématique, la nature, bi- ou multifide de la vrille, peut intervenir comme un critère de différenciation utilisable depuis le niveau de la tribu jusqu'à celui de l'espèce. La conformation de la vrille s'avère d'une grande stabilité sur un même individu comme au sein d'une même espèce; les variations ne sont qu'exceptionnelles. Ce caractère n'avait pas été invoqué jusqu'à présent.

Si ces éléments ne sont en contradiction avec aucune des anciennes interprétations, il nous semble cependant qu'ils ne concordent pas avec *l'hypothèse du développement sympodial* car, quel que soit le critère invoqué, la vrille paraît bien devoir être considérée comme une *production latérale sur la pousse principale*. En ce sens, et pour les plantes malgaches précédemment étudiées, l'interprétation de WARMING (1872) est plus proche de la réalité que celles de VELENOVSKY et DOUBKOVA (1905) ou d'HAGERUP (1930) pourtant admises dans les grands traités récents.

Considérer la vrille comme un « stipule-stem complex » (KHANSAHEB, 1947 et SENSARMA, 1955) ne se heurte pas à des difficultés majeures, d'autant que l'on admet, par exemple, à titre comparatif, que l'écaille foliacée qui accompagne la feuille chez les Rhopalocarpacées est aussi une stipule, malgré sa position typiquement et constamment « intra-pétiolaire » ou latérale et non externe (EMBERGER, 1960).

---

(1) *Cucurbita Pepo L.* (Collection des cultures du Muséum, 1862).

Source : MNHN, Paris

EN RÉSUMÉ :

Dans le cadre des observations dont nous disposons, nous pouvons émettre les conclusions suivantes :

— dans les conditions naturelles, et dans le cas des espèces étudiées, il n'y a pas de différenciation d'un « organe vrille » avant qu'il y ait eu différenciation d'un « organe feuille » ou d'une ébauche de feuille au niveau du nœud. On le constate également sur les plantules de Bryone.

— Au sein de l'excroissance latérale qui correspond à un bourgeon gemmaire généralement complexe, la zone de cellules constituant l'ébauche de la vrille se trouve d'abord subaxiale, puis est très rapidement rejetée latéralement par rapport, soit à des éléments indifférenciés, soit à des ébauches susceptibles de donner un rameau secondaire ou une inflorescence. La vrille peut ainsi paraître à l'état adulte comme un organe ayant, dans l'espace, une place strictement latérale à la feuille et sur la tige, une position similaire à celle de la feuille. La vrille adulte du *Macrozanonia* peut rester subaxiale.

— Anatomiquement, le passage de l'axe principal au bourgeon latéral et à l'ébauche de la vrille se traduit, au niveau de cette dernière, par la perte d'un des cercles de faisceaux vasculaires. C'est le cercle interne (dit caulinaire par METCALFE) qui disparaît progressivement ou brusquement, au niveau du nœud.

— Sur les jeunes plantules, nous n'avons pas observé de différenciation de vrille avant la différenciation de feuilles au niveau des premiers entre-nœuds. Cependant, la destruction probable de l'ébauche supposée de la feuille n'entraîne pas obligatoirement la non-différenciation d'une vrille (*Seyrigia*, *Lemurosicyos*). D'ailleurs, une vrille peut se développer normalement à la base d'une inflorescence sans qu'il y ait de feuille différenciée.

Lorsque la tige porte des inflorescences, rien ne s'oppose d'autre part, sur le plan morphologique tout au moins (mais peut-être pas sur le plan morphogénétique), à interpréter la vrille, quelle que soit sa nature, comme un élément équivalent de la préfeuille de l'inflorescence. De toutes manières, il semble acquis que la vrille ne se superpose ni à une feuille, ni à un axe de 2e ordre. Les cas complexes (*Cucurbita Pepo* par exemple), ne paraissent pouvoir s'expliquer que si l'on connaît avec plus de précision des plantes à vrilles simples, telles celles que nous avons pu étudier.

En conclusion, le seul schéma qui ait été proposé jusqu'à présent, et dans lequel nous puissions placer les différents exemples que nous avons étudiés, est celui de F. BUGNON (1956). En effet, lorsqu'au niveau du complexe axillaire, nous avons noté le développement de plusieurs organes, dont un rameau d'ordre « N + 1 », ils nous ont paru naître après la feuille du rameau « N » et donc axillés par elle, bien que déplacés latéralement au cours du développement du bourgeon gemmaire. Chacun des organes naît donc bien de bourgeons axillaires que l'on peut alors qualifier de collatéraux.

Cette interprétation fait intervenir le seul critère des positions relatives des ébauches ou des organes les uns par rapport aux autres, et, en cela, elle ne préjuge pas des « équivalences possibles » entre organes ayant des structures apparentes différentes.

La recherche de l'éventuelle « valeur » de la vrille dans l'architecture adulte des Cucurbitacées ressort du domaine de la morphogénèse comparée expérimentale, domaine où les recherches requièrent un matériel dont ne nous pouvions disposer. Toutefois, d'après les résultats que nous avons obtenus, et qui complètent, sur un matériel fort différent, ceux de BUGNON, on doit bien souligner que la *morphologie de la vrille demeure stable sur un même individu et dans une même espèce*, que cet organe fait partie d'un *complexe axillé par une feuille et que la nature appendiculaire de la vrille* (comme de la feuille) *est bien établie corrélativement à la nature monopodiale du développement des tiges.*

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

APPAREIL REPRODUCTEUR

Les descripteurs ont toujours nettement accordé leurs préférences, dans le choix des critères pour la distinction des unités systématiques, aux caractères tirés de l'examen des organes reproducteurs. Ceux-ci sont en effet considérés, dans leurs variations, comme presque toujours plus indépendants des facteurs externes que les organes végétatifs.

Les fleurs des Cucurbitacées, parfois solitaires, sont le plus souvent groupées en inflorescences plus ou moins complexes. Ces inflorescences terminent rarement un axe principal, mais naissent plutôt latéralement. L'existence de sexes séparés complique considérablement les observations dans cette famille. De plus, on trouve des plantes monoïques et des plantes dioïques réparties dans toutes les tribus; les cas d'hermaphrodisme sont fort rares.

Nous étudierons successivement, d'une façon descriptive, en liaison avec la recherche d'une définition précise des taxons, les inflorescences, les caractères de l'androcée, l'évolution de l'ovaire au cours du développement et le problème de la symétrie florale.

A. Les inflorescences.

1. Historique.

La plupart des systématiciens ont adopté pour désigner (mais non définir), les inflorescences des Cucurbitacées, des termes qu'ils ont voulu uniquement descriptifs et non interprétatifs; le terme le plus fréquemment employé est celui de « racème ». Le monographe A. Cogniaux, dans les « *Monographiae Phanerogamarum* » et le « *Pflanzenreich* », indique les types d'inflorescences suivants :

— racèmes (*flores racemosi*, plus de 25 genres);
— panicules et fascicules (*fl. paniculati vel fasciculati*, 15 genres);
— corymbe (*fl. corymbosi*, 3 genres);
— épi (*fl. spicati*, 3 genres);
— fleurs groupées (*fl. agregati, fl. glomerati*, etc., 5 genres);
— fleurs solitaires (*fl. solitarii*, 5 genres);
(fleurs en cyme, en ombelle...).

Un même genre peut d'ailleurs grouper plusieurs types, le maximum de diversité étant réalisé, selon les mêmes ouvrages, par le genre *Gurania* : « *flores masculi in summo pedunculo elongato capitati spicati racemosi subumbellati vel corymbosi* ».

Source . MNHN, Paris

Nous avions naturellement suivi cette nomenclature avant que notre attention fut attirée par quelques faits essentiels de morphologie qui venaient en contradiction directe avec l'application du terme « racème » dans son acception classique.

Il revient à GUILLARD (1858-1865) le mérite d'avoir clairement mis en évidence un certain nombre de caractères fondamentaux de ces inflorescences, en déduisant qu'on devait les considérer comme des *cymes :* existence d'une « fleur aînée terminale occupant le centre », présence assez généralisée (dans les 60 espèces qu'il a étudiées), de bractées permettant de définir une « cyme indiquée ou cyme dimidiée ».

Une telle opinion n'est pas partagée par CAUVET (1864) et fut discutée par ROYER (1881) pour qui l'inflorescence est une *grappe*, opinion adoptée partiellement par HY (1894).

Il est vraisemblable qu'un manque de rigueur dans les définitions des termes du vocabulaire fut à l'origine sinon de confusions, tout au moins d'interprétations multiples et imprécises. Il est vrai qu'on n'a pas toujours trouvé une équivalence absolue entre les termes latins, français et allemands. Par exemple, l'anthèle (Spirre) a été opposée à la cyme (Trugdolde), elle-même séparée de « l'inflorescence hélicoïdale » des Cucurbitacées (Schraubel). Ajoutons à cela que, selon VELENOVSKY, l'équivalence latine de ce dernier terme serait *bostrix;* or, on emploie l'expression «inflorescence botrytique », dérivée de *botrys* (= *racemus*) pour désigner aujourd'hui les « grappes ».

Il est donc nécessaire de bien souligner que ces divers termes couvrent des notions très différentes, ce qui explique les confusions, et il convient de faire des distinctions parfaites : les vocables « cyme » et « grappe » s'appliquent actuellement à la définition de 2 types d'inflorescences selon un mode de croissance de l'axe, dit, ou supposé, défini et indéfini. Ils furent souvent utilisés uniquement pour désigner la disposition des fleurs dans l'espace. Il y aurait donc lieu, nous semble-t-il, de caractériser d'abord le type biologique d'une inflorescence, avant d'en indiquer son type morphologique, les fleurs d'une cyme pouvant évidemment avoir une disposition spiciforme, ombelliforme, etc., au long de l'axe (1).

En effet, même si l'on s'en tient aux définitions de LE MAOUT et DECAISNE (1876), on ne parvient pas à établir très nettement des distinctions :

« L'inflorescence est indéfinie lorsque l'axe primaire au lieu de se terminer par une fleur, s'allonge indéfiniment et ne fleurit que par l'intermédiaire des axes secondaires de divers degrés nés à l'aisselle de ses feuilles. »

« L'inflorescence est définie lorsque l'axe primaire est terminé par une fleur, aussi bien que les autres axes d'ordre inférieur, émanés de lui. »

Dans le cas où, comme dans la cyme scorpioïde du *Myosotis*, la fleur supérieure de l'inflorescence fleurit la dernière, cette fleur ne termine pas l'axe primaire mais l'extrémité d'un axe secondaire et ainsi la fleur terminant l'axe, fleurit bien la première.

La méthode la plus infaillible consisterait donc à suivre le développement de l'inflorescence et à déterminer quelle est exactement la fleur qui termine l'axe primaire.

Mais nous n'avons pu disposer que d'un faible matériel à l'état frais. Il faut, de plus, mentionner que les inflorescences des Cucurbitacées présentent également des torsions et que la détermination, par la seule observation, de la fleur terminant l'axe, devient très malaisée.

Nous admettons que les inflorescences à floraison *centrifuge* définissent le « type cymeux » alors que les inflorescences à floraison *centripète* définissent le « type racemeux ou botrytique » (grappe). L'un et l'autre de ces types peuvent être définis (fermés) ou indéfinis (ouverts).

---

(1) Faits et idées relatifs aux inflorescences. Mém. Soc. Bot. Fr., 1965, p. 18.

Source : MNHN, Paris

2. Matériel et techniques; limites de l'étude.

L'examen minutieux des diverses inflorescences complètes de Cucurbitacées que nous avons trouvées, nous a révélé que, sauf de rares exceptions, une fleur terminait ou paraissait terminer l'axe, en ce sens que, sans qu'il soit toujours possible de déterminer quelle est la ramification qui termine véritablement l'axe commun, toutes les ramifications de cet axe portent des fleurs.

Il conviendrait donc d'admettre qu'il s'agirait typiquement *d'inflorescences définies*. La fleur terminale, bien qu'elle apparaisse souvent très tôt (dans les ébauches que nous avons pu disséquer), n'atteint pas obligatoirement son plein développement la première. La floraison montre un épanouissement des fleurs, puis une fructification, *typiquement centripètes*, c'est-à-dire que les fleurs les plus externes (celles qui sont insérées à la base), fleurissent les premières alors que les fleurs internes (dont l'insertion paraît distale), arrivent à maturité plus tard.

D'autre part, en raison de la dioécie, les fleurs ♀ et les fleurs ♂ peuvent ne pas avoir la même disposition. Le nombre des fleurs, sur une inflorescence de Cucurbitacée, varie de une (*Benincasa*, *Citrullus*, etc.) à quelques dizaines (cas le plus fréquemment réalisé chez les espèces de Madagascar), jusqu'à plusieurs centaines et même plus de 1 000 (*Siolmatra amazonica* Cogn.).

On sait que l'on peut utiliser également, pour caractériser les inflorescences d'après la disposition des fleurs et des pièces florales, un autre caractère : il s'agit des ordres d'insertions relatifs, d'une fleur à la suivante, des pièces florales sur l'axe. En effet, bien que qualifiée de grappe dans presque toutes les Flores, l'inflorescence de l'*Helianthemum*, par exemple, doit être assimilée à une cyme car, comme le fait remarquer Berton (1950), au long de l'axe, si une fleur « A » possède des pièces successives insérées de façon sénestre, la fleur suivante « B » aura des pièces homologues insérées de façon dextre. Cette observation fut étendue à de nombreux cas par R. Nozeran (1955) pour donner des interprétations plus précises de la nature fondamentale des inflorescences. Les caractères d'homodromie et d'antidromie peuvent naturellement servir à comparer et interpréter les positions des diverses fleurs d'une inflorescence, mais, sur le plan descriptif, cette technique est loin d'apporter des éléments indiscutables.

Étude de quelques types d'inflorescences.

Nous avons adopté pour cette étude, un vocabulaire purement descriptif, tel celui utilisé par H. Humbert (1963-1964) à propos des Composées.

1. *Xerosicyos*.

L'inflorescence des *Xerosicyos* fut décrite originalement comme « *flores in fasciculi umbelliformibus, axillaribus, condensati* » pour les fleurs ♂, et comme « *paniculam laxiusculam dispositi* » pour les fleurs ♀.

Au niveau d'un nœud prennent naissance, en général deux, trois ou quatre organes : feuille et inflorescence, vrille ou inflorescence, ou encore vrille, feuille, inflorescence et rameau latéral (fig. 7, 3, fig. 14).

Au moment de la floraison, l'inflorescence, qu'elle soit ♀ ou ♂, apparaît comme un glomérule très dense (expansion latérale du nœud) groupant 20 à 60 fleurs. Après l'anthèse, l'inflorescence ♂ se dessèche et le mamelon, constitué par la base des pédicelles, ne fera plus qu'une légère saillie au niveau du nœud. Au contraire, dans l'inflorescence ♀, au fur et à mesure que se poursuit la maturation des fleurs fécondées, on assiste à une certaine différenciation du « mamelon support » qui peut alors atteindre

Source : MNHN, Paris

12 à 25 mm. Cette accrescence se poursuit d'ailleurs même après la chute des pédoncules fructifères et l'on observe alors, au long des axes, de très curieux appendices branchus complexes, placés au niveau de chaque nœud ayant porté une inflorescence (schéma général, aspect d'un axe) [fig. **14**, 6, 7, 8,].

Cet appendice latéral n'est pas simple et une analyse fine permet de remarquer qu'il est constitué d'une branche commune sur laquelle s'insèrent, à des niveaux différents, des petits rameaux latéraux où l'on peut voir les cicatrices des pédoncules. L'inflorescence jeune, très condensée, paraît simple; par contre, au terme de son développement, on remarque qu'elle est formée de plusieurs axes florifères. Sa partie terminale est apparemment un rameau florifère secondaire terminé par une fleur. Chaque rameau secondaire se termine lui aussi par une fleur, qui apparaît très tôt mais ne se développe pas toujours. Au long de l'axe commun s'insèrent, de façon plus ou moins ordonnée, car il existe toujours des hypertrophies notables au niveau des nœuds, 3 à 7 ou 8 axes secondaires portant chacun 6 à 8 pédoncules fructifères (fig. **14**, 6, 7, 8).

Chacun des axes secondaires porte des fleurs qui s'épanouissent de façon typiquement centripète. Les fleurs sont, en général, axillées par une écaille se trouvant à la base même du pédicelle et non opposée à ce dernier par rapport à l'axe. Une telle disposition se rapporte au type *grappe* et l'ensemble de l'inflorescence peut donc être considérée comme une *panicule ombelliforme contractée.*

Notons que parfois les bractées squamiformes sont entraînées le long des pédicelles (phénomènes de concaulescence), ce qui confirme leur signification vis-à-vis de la fleur qu'elles axillent. Dans le cas des *Xerosicyos*, il n'est pas possible de faire intervenir comme critère d'étude l'homodromie ou l'antidromie. En effet, les fleurs actinomorphes, tétramères et isomères, ont une préfloraison imbriquée, c'est-à-dire qu'une rotation de 180° conduit à une image identique. On ne peut donc distinguer par ce moyen si une fleur « B », succédant à une fleur « A » sur l'axe, est antidrome ou homodrome de cette fleur « A ».

2. *Zombitsia lucorum.*

Nous avons décrit cette espèce en indiquant « *flores masculi bracteati in racemis 3-8 floribus agregati* ».

Les inflorescences ♂ sont très remarquables par la diversité des éléments foliacés qui peuvent accompagner les fleurs, diversité telle que nous avons d'ailleurs, à plusieurs reprises, considéré que les fleurs étaient solitaires à l'aisselle des « feuilles » sur des rameaux sériaux nés au niveau de chaque nœud (fig. **14**, 5).

L'étude morphologique nous permet de réunir en un seul type les dispositions observées. En effet, de tels « rameaux latéraux », qu'ils comportent des organes foliacés linéaires à la base des feuilles ou bien qu'il s'agisse de véritables « limbes » peu différents de ceux des axes stériles, portent dans presque tous les cas, non des feuilles bractéales axillant chacune une fleur, mais des pédoncules floraux sur lesquels s'attachent des bractées foliacées.

Nous considérons toutefois ces « rameaux latéraux florifères » comme des inflorescences : une fleur termine l'axe général; il n'y a pas d'axes latéraux divisés. On aurait pu penser qu'il s'agissait d'une cyme racémiforme, mais, en réalité, cette inflorescence constitue une *grappe typique :* la floraison est bien centripète et par phénomène de concaulescence, les bractées émigrent sur les pédicelles. Ce déplacement justifie l'appartenance de cette inflorescence au type « grappe ».

De plus, la fleur du *Zombitsia lucorum* est pentamère, à préfloraison valvaire et il y a homodromie d'une fleur à la suivante. L'inflorescence ♀ réduite à 2-5 fleurs, est du même type.

Source : MNHN, Paris

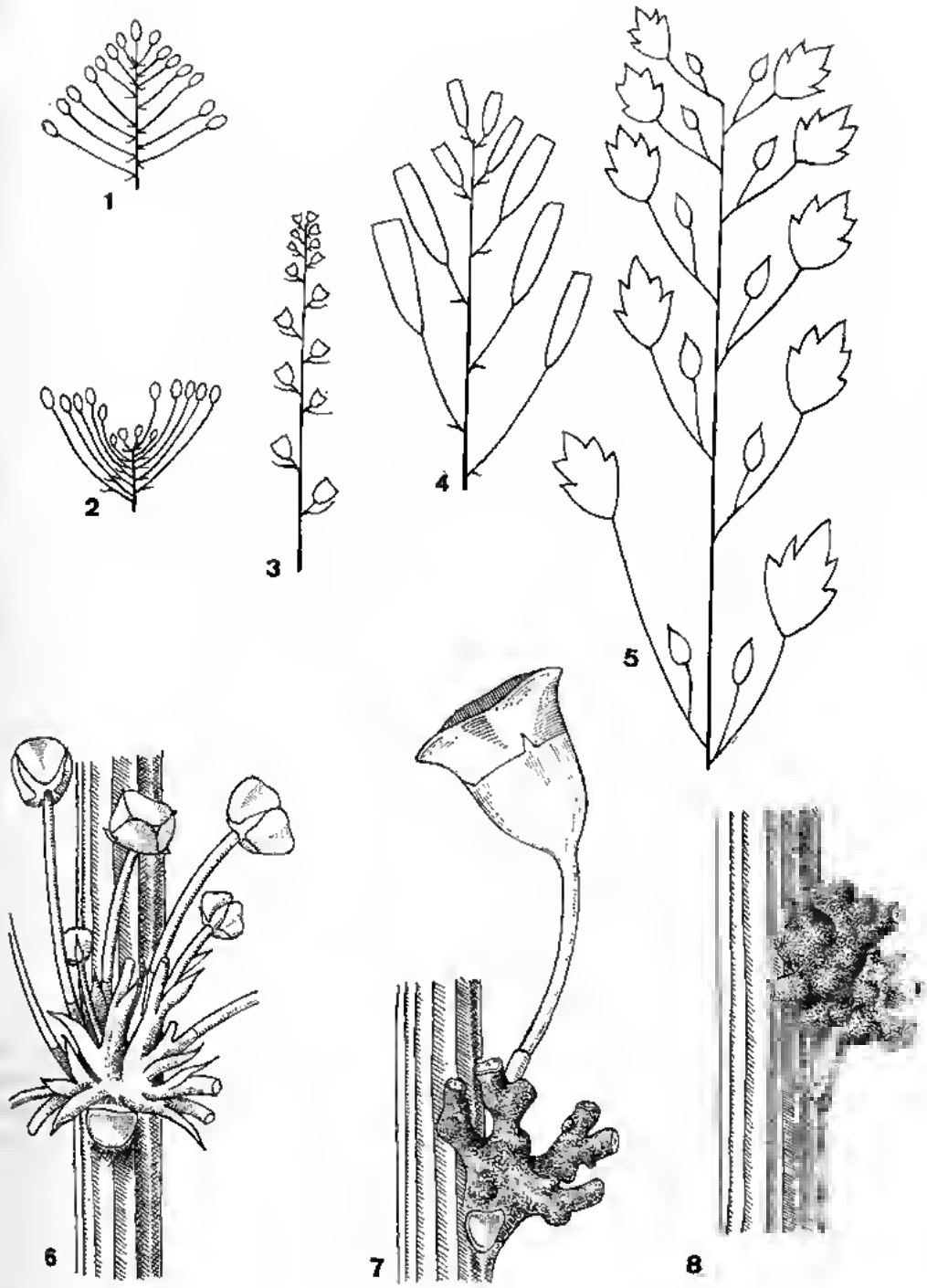


FIG. 14. — Représentation schématique de quelques inflorescences et infrutescences.

1. *Corallocarpus* (grappe); 2. *Seyrigia* (grappe corymbiforme fermée); 3. *Kedrostis elongata* (grappe spiciforme); 4. *Peponium* (grappe ouverte); 5. *Zombitsia* (grappe fermée, brisée, homologue dans l'espace à une cyme unipare hélicoïde); 6. Inflorescence du *Xerosicyos Danguyi*, jeunes boutons ♂, vrille enlevée; 7. Infrutescence (vrille enlevée); 8. Reste d'infrutescence après la chute des fruits.

Source : MNHN, Paris

3. *Seyrigia.*

— *Seyrigia gracilis* et *Seyrigia Humbertii* : « *flores masculi racemosi, agregati* »;
— *Seyrigia multiflora* : « *flores masculi racemis elongatis* »;
— *Seyrigia Bosseri* : « *racemis spiciformibus* ».

Un axe unique porte directement les pédicelles floraux insérés à l'aisselle de petites bractées selon une disposition hélicoïdale (cf. *S. multiflora*). Une fleur à développement tardif termine cet axe tandis que les fleurs latérales sont réparties régulièrement de la base vers l'apex. En raison de la présence d'une fleur apparemment terminale, nous avons d'abord pensé rapporter cette inflorescence à une *cyme unipare hélicoïde* (corymbiforme ou subombelliforme). En réalité, la floraison est typiquement centripète et les bractées se trouvent situées à la base des pédicelles ou même sur ceux-ci (fig. 14, 2) : le schéma se rapporte également à celui d'une *grappe*. Notons que puisqu'il s'agit d'inflorescences ♂, l'axe commun s'atrophie dès la fin de l'anthèse et il ne se manifeste donc pas d'allongement terminal car il n'y a pas développement de fruits.

4. *Trochomeriopsis.*

L'inflorescence chez ce genre monospécifique a été décrite ainsi :

— « *flores masculi paniculati* »;
— « *flores feminei racemosi* ».

Comme chez les *Seyrigia*, un axe unique, grêle, porte des pédicelles floraux insérés à l'aisselle de très petites bractées;

A l'apex de l'axe, une fleur terminale, quoique très tôt individualisée, se développe plus tardivement que les autres. Les fleurs de la base, les premières épanouies, tombent avant que celles du sommet viennent à maturité. Le schéma est le même que pour le genre *Seyrigia* : il s'agit de *grappes*.

5. *Ampelosicyos.*

Ce genre comprend trois espèces chez lesquelles fleurs ♂ et fleurs ♀ sont toutes solitaires.

6. *Lemurosicyos.*

« *Flores masculi racemosi* »;
« *Flores feminei solitarii* ».

Il s'agit pour les fleurs ♂ d'une inflorescence en apparence définie avec de très petites bractées. Les pédicelles floraux sont insérés sur un axe suivant une hélice régulière, les intervalles entre chaque fleur devenant plus courts vers le sommet. Cette inflorescence peut également être interprétée comme une *grappe* pour les mêmes raisons que celles invoquées à propos des genres précédents.

7. *Zygosicyos.*

« *Solitarii vel racemis paucifloris* » pour les fleurs ♂ et ♀.

L'inflorescence, cette fois munie de minuscules bractées, est encore du type *grappe*.

8. *Tricyclandra.*

« *Inflorescentia mascula solum cognita racemiformis, 5-7 (usque ad 15-20) floribus.* L'inflorescence de ce genre, dépourvue de bractées, est du type *grappe*.

Parmi les autres genres présents à Madagascar, il faut signaler les inflorescences particulièrement originales du genre *Kedrostis* spécialement chez le *Kedrostis elongata*,

Source . MNHN, Paris

chez lequel les fleurs sessiles ou courtement pédicellées, insérées également sur un axe simple, s'agencent en une *grappe spiciforme multiflore* (fig. 14, 3).

Chez les deux espèces de *Corallocarpus*, les inflorescences sont très comparables à celles des *Seyrigia : des grappes corymbiformes ou subombelliformes*, parfois contractées en glomérules (visibles sur les infrutescences) [fig. 14, 2].

Essai d'interprétation.

De même que dans la plupart des autres genres de Cucurbitacées, le type morphologique le plus courant demeure proche de ce que Le Maout et Decaisne (1876) nomment une *grappe définie* (ou cyme-grappe). Nous avons toutefois fait la réserve que si la fleur qui paraît terminale est bien l'une des premières que l'on aperçoive au niveau du bourgeon, celle-ci pouvait se développer tardivement ou parfois même pas du tout, toutes les autres fleurs des axes secondaires étant arrivées à maturité. Dans ces conditions, si l'on acceptait qu'il s'agisse de cymes, il faudrait admettre que la fleur distale de l'inflorescence ne termine peut-être pas l'axe primaire, mais simplement un des rameaux secondaires, l'axe primaire ayant été déjeté latéralement dès le début du développement. Nos observations n'ont pas confirmé ce point de vue.

Nous devons conclure que les genres étudiés ont une inflorescence *définie*, à floraison en général *basifuge*, cette inflorescence pouvant être simple et spiciforme, racémiforme, corymbiforme, ou bien composée. Nous pouvons rapporter, sur le plan descriptif, ces inflorescences à des *grappes* (ou racèmes). En effet, dans les cas où nous avons pu réunir les critères d'interprétation liés à la position des bractées et au sens d'insertion des pièces florales, ceux-ci n'ont pas fait apparaître d'éléments permettant de penser à un développement sympodial des ramifications de ces inflorescences et donc de les classer dans le type « cyme ».

B. La fleur mâle et l'androcée.

Parmi les familles de Dicotylédones, celle des Cucurbitacées apparaît comme l'une des plus complexes, sinon même la plus complexe, en ce qui concerne la morphologie de l'androcée dont la structure et l'organisation affectent des dispositions très variées. C'est pourquoi, des types distincts et relativement stables d'androcées peuvent être définis.

Pour éviter des confusions, nous nous sommes efforcé de suivre les auteurs modernes qui adoptèrent le mot « thèque » pour désigner, dans un but purement descriptif, sans préjuger d'une interprétation, l'organe pollinifère s'ouvrant par une seule fente de déhiscence, cet organe correspondant à deux, ou « *n* » fois deux, sacs polliniques. Les étamines ont été appelées *monothèques* quand elles comportaient une loge s'ouvrant par une fente, la loge contenant ou non les vestiges d'une cloison entre deux sacs polliniques; elles ont été appelées *dithèques* lorsqu'un seul filet (simple ou complexe par son origine), portait deux éléments semblables au précédent. Ainsi, un androcée formé de deux étamines dithèques et d'une étamine monothèque est un androcée qui comporte, au total, cinq organes anthéraux, à chacun desquels correspond une fente de déhiscence.

1. Historique.

Un certain nombre d'interprétations morphologiques, anatomiques et ontogéniques furent avancées par les auteurs anciens.

— Decaisne (1854) et Naudin (1855) ont d'abord admis que l'androcée comprenait *3 étamines* dont l'une n'avait qu'un développement réduit, ce qui conduisait à l'élaboration de 2 étamines 1/2.

Source : MNHN, Paris

— Mais DECAISNE, revenant sur sa premiére hypothése, PAYER (1857), BAILLON (1878) et DUTAILLY (1884) considérent que l'androcée des Cucurbitacées est formé de *cinq étamines complétes*, celles-ci étant regardées comme ne comprenant qu'une seule anthère monothéque. A ce propos, BAILLON a mis en doute l'observation de CHATIN (1866), pour lequel il existerait une sorte de saillie dans chacune des loges staminales développées, saillie qui avait été interprétée comme l'ébauche de la deuxième loge de chacune des étamines des *Fevillea*.

— En 1875, EICHLER a également considéré l'androcée des Cucurbitacées comme formé de 5 étamines.

— D'aprés VAN TIEGHEM (1903), l'androcée des Févillées (5 étamines monothéques) serait un type dérivé de l'androcée des Cucumérinées (3 étamines dont deux dithèques et une monothéque), par « écartement et régularisation ».

— Reprenant l'étude du Concombre (*Cucumis sativus* L.) HEIMLICH (1927) accepta aussi, comme l'avait fait EICHLER, le principe de l'existence de 5 étamines vascularisées par *5 doubles cordons*.

— S'attachant à une comparaison minutieuse de plusieurs dizaines de fleurs normales et anormales du *Xerosicyos Perrieri*, H. HUMBERT (1944) montre que les conclusions de VAN TIEGHEM á propos de la fleur des Févillées sont fondées sur une interprétation exactement inverse de la réalité. Les résultats acquis par H. HUMBERT confirment la validité de l'hypothèse de BAILLON : présence, á l'origine, de *5 étamines monothèques équidistantes*. Toujours d'aprés cet auteur, en se basant sur la morphologie de l'androcée, on doit considérer les Févillées comme les plus primitives des Cucurbitacées et non issues des autres tribus.

— Les morphologistes indiens CHAKRAVARTY et BATTHACHARJEE (1953) et SEN GUPTA (1951), parviennent á un résultat identique : la fleur des Cucurbitacées est fondamentalement pentamère, et, quand il y a 3 étamines, celles-ci proviennent de deux fusions de deux étamines. Ces auteurs admettent pourtant que les 5 étamines primitives sont typiquement dithèques (fig. 17, 1).

— L. EMBERGER (1960) indique que l'androcée complexe des Cucurbitacées (dans quelques cas dialystémones) a pour origine la fusion plus ou moins précoce de 5 ébauches d'étamines. Cette fusion conduit á l'androcée de type gamostémone par concrescence soit des filets staminaux soit des anthères. Selon L. EMBERGER, la tendance de l'androcée des Cucurbitacées á former une « cheminée anthérale » justifie le rapprochement de cette famille avec les Synanthérées. Nous soulignerons ultérieurement, dans quelle mesure il convient, à partir des exemples malgaches, d'amender cette manière de voir.

2. OBSERVATIONS SUR LES GENRES ENDÉMIQUES MALGACHES.

Les 8 genres endémiques malgaches possédent des types d'androcée différant á la fois dans le nombre et la disposition des étamines, et dans la forme des loges.

a. *Genres à étamines entièrement libres* (dialystémonie nette).

— *Ampelosicyos* : 5 étamines épisépales, subsessiles, monothèques. La présence de 5 étamines libres avait été signalée chez les genres :

Neoalsomitra Hutch., *Fevillea* L., *Indofevillea* Chatterjee, *Anisosperma* Manso, *Alsomitra* Roem., *Gerrardanthus* Harv., *Hemsleya* Cogn., *Zanonia* L., *Siolmatra* Baill., *Actinostemma* Griff., *Gomphogyne* Griff., *Thladiantha* Bunge, *Bambekea* Cogn. Mais, sauf chez le genre *Bambekea*, les loges sont droites et légèrement arquées. Il est intéressant de remarquer que l'existence de 5 étamines libres caractérise surtout des genres du Sud-Est asiatique et de l'Amérique tropicale.

Source : MNHN, Paris

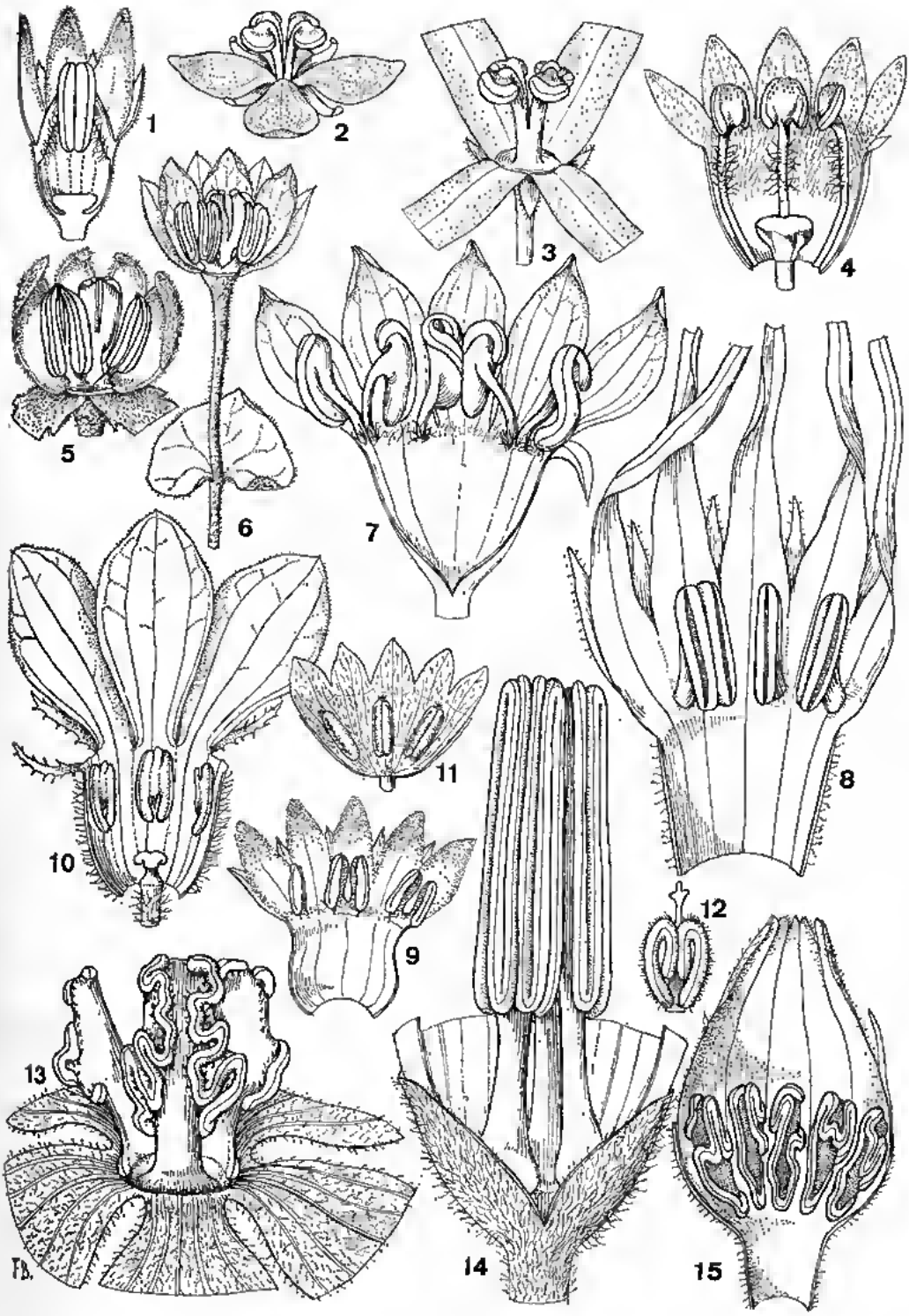


FIG. 15. — Fleurs ♂, types d'androcées

1. *Seyrigia gracilis* x 4 ; 2. *Xerosicyos Danguyi* x 4 ; 3. *Zygosicyos tripartitus* x 4 ; 4. *Zehneria emirnensis* x 4 ; 5. *Telfairia pedata* x 4 ; 6. *Momordica Charantia* x 4 ; 7. *Kedrostis elongata* x 4 ; 8. *Trochomeriopsis diversifolia* x 4 ; 9. *Corallocarpus Perrieri* x 4 ; 10. *Oreosyce africana* x 4 ; 11. *Muellerargia Jeffreyana* x 2 ; 12. Etamine de *Cucumella cinerea* x 14 ; 13. *Lagenaria sphaerica* x 2 ; 15, 14. *Cucurbita maxima* x 2 ; 15. *Ampelosicyos scandens* x 2.

Source : MNHN, Paris

— *Trochomeriopsis* : 3 étamines à filets très courts, 2 dithèques et épipétales, la troisième monothèque et épisépale. Les loges, droites, sont semblables à celles des genres *Oreosyce* Hook. F., et *Muellerargia* Cogn. (fig. **15**, 8, 10, 11).

— *Tricyclandra* : 3 étamines à loges circulaires, parallèles à la surface de la coupe florale (fig. **16**, 12).

Ce type d'androcée n'a pas encore été rencontré chez les Cucurbitacées; ce genre n'est actuellement connu que par un nombre très réduit d'échantillons et sans fleurs ♀.

b. *Genres à étamines coalescentes ou rapprochées.*

— *Zombitsia* : 3 étamines à longs filets libres, mais à anthères coalescentes au centre de la fleur, anthères dithèques, loges tripliquées, à connectif prolongé par un appendice épais (fig. **16**, 1). Une disposition comparable existe chez les *Raphidiocystis* (fig. **16**, 3 : fleur supposée étalée).

— *Seyrigia* : 2 étamines à filets libres, anthères dithèques, rapprochées au centre de la fleur, loges droites et verticales (fig. **15**, 1).

Seuls les 4 genres américains : *Anguria* Jacq., *Helmontia* Cogn., *Gurania* Cogn., *Guraniopsis* Cogn. ont un androcée de ce type.

— *Lemurosicyos* : 3 étamines à filets libres, deux dithèques, une monothèque, loges tripliquées coalescentes au milieu du périanthe à maturité (fig. **16**, 4). Ce type est fréquent chez les Cucurbitacées (*Luffa*, *Citrullus*, *Cucumis*, etc.).

— *Xerosicyos* : 4 étamines à filets bien développés, légèrement unis à leur base deux par deux, anthères monothèques, à loges horizontales (fig. **15**, 2). Ce type d'androcée donne à ce genre une place particulière dans la systématique de la famille.

— *Zygosicyos* : androcée semblable à celui des *Xerosicyos* mais les filets forment presque une petite colonne très courte en s'unissant au centre du périanthe (fig. **15**, 3).

3. Tableau comparatif.

Nous avons regroupé en un tableau comparatif les principaux types d'androcées rencontrés chez les Cucurbitacées malgaches, en faisant intervenir à la fois les deux caractères suivants :

— forme des loges;
— disposition des loges.

Nous y avons ajouté une troisième indication : le nombre d'étamines, signalé après chaque nom de genre (tableau 4).

Il est intéressant de faire les remarques suivantes à propos de ce tableau :

— La présence d'étamines toutes monothèques se constate chez 3 genres endémiques : *Xerosicyos*, *Zygosicyos*, *Ampelosicyos*.

— L'épisépalie apparente des filets staminaux chez le *Zygosicyos* et le *Xerosicyos*, ne s'accompagne pas, malgré un phénomène de coalescence des filets, d'une altération de la symétrie.

— Chez les genres *Kedrostis* et *Luffa*, il arrive qu'accidentellement l'androcée paraît ne comporter que des étamines monothèques. La disposition des étamines demeure néanmoins asymétrique. En réalité, il existe deux groupes d'étamines (2+2), unies par la base des filets, la 5e restant libre.

— La plupart des genres présents à Madagascar se rangent dans la catégorie classique des plantes à deux étamines dithèques et une étamine monothèque.

— Il existe un groupe de genres dont l'androcée présente des caractères difficiles à interpréter : étamines toutes dithèques.

Source : MNHN, Paris

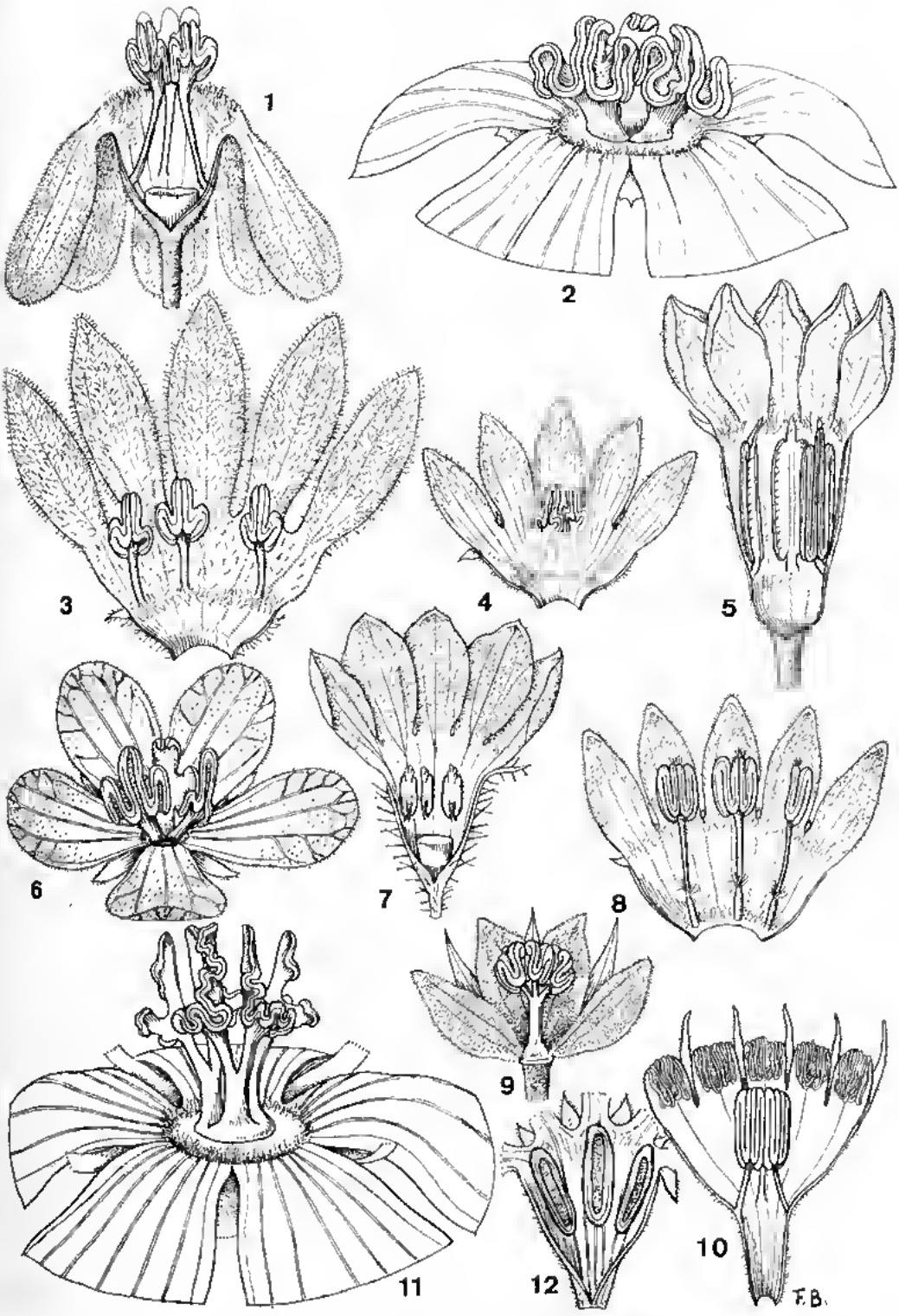


FIG. 16. — Fleurs ♂, types d'androcées

1. *Zombitsia lucorum* x 2 ; 2. *Benincasa hispida* x 2 ; 3. *Raphidiocystis brachypoda* x 2 ; 4. *Lemurosicyos variegata* x 2 ; 5. *Peponium hirtellum* x 2 ; 6. *Citrullus lanatus* x 2 ; 7. *Cucumis sativus* x 2 ; 8. *Cayaponia africana* var. *madagascariensis* x 2 ; 9. *Sechium edule* x 2 ; 10. *Trichosanthes anguina* x 4 ; 11. *Luffa acutangula* x 2 ; 12. *Tricyclandra Leandrii* x 2,5.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 4

Morphologie de l'androcée

(Le chiffre entre parenthèses qui suit le nom des genres correspond au nombre des étamines)

Forme des anthères	Nature des étamines			
	Toutes uniloculaires (monothèques)	1 uniloculaire (monothèque) + 2 biloculaires (dithèques)	Toutes biloculaires (dithèques)	1 biloculaire (dithèque) 2 quadriloculaires) (tétrathèques)
Loges droites ou un peu arquées	*Xerosicyos* (4) *Zygosicyos* (4)	*Trochomeriopsis* (3) *Corallocarpus* (3) *Oreosyce* (3) *Kedrostis* (3) *Cucumella* (3) *Muellerargia* (3)	*Telfairia* (3) *Seyrigia* (2) *Zehneria* (3)	*Telfairia* (3)
Loges tripliquées		*Momordica* (3) *Sechium* (3) *Cucurbita* (3) *Citrullus* (3) *Cucumis* (3) *Trichosanthes* (3) *Benincasa* (3) *Cayaponia* (3) *Peponium* (3) *Lemurosicyos* (3)	*Raphidiocystis* (3) *Zombitsia* (3)	
Loges contournées-sigmoïdes	*Ampelosicyos* (5) *Luffa* (5)	*Lagenaria* *Luffa* (2 + 2 + 1)		

5. Vascularisation de l'androcée.

Par la méthode de Fuchs (1963) et à l'aide de coupes transversales sériées, nous avons étudié la vascularisation des étamines. Les faisceaux cribro-vasculaires sont dépendants de ceux du périanthe, tout en gardant leur propre individualité, si bien que l'on peut les suivre dès la base de la coupe florale et jusqu'aux anthères. Les étamines peuvent être :

— sessiles ou à filet plus ou moins développé;

— insérées à la base, ou à la gorge de la coupe florale ou entre ces deux points extrêmes;

— les filets peuvent être unis;

— les anthères peuvent être coalescentes au milieu du périanthe.

Dans les fleurs rendues transparentes, nous avons suivi le trajet des faisceaux cribro-vasculaires colorés en rouge par la fuchsine. Nous avons pu classer les genres étudiés dans les groupes suivants en considérant le nombre de faisceaux que l'on trouve à la base de la coupe florale et qui forment la vascularisation des étamines (anthères et filet). Lorsque les étamines sont insérées sur la coupe ou à la gorge de la coupe florale, on peut suivre leur vascularisation; les faisceaux sont dépendants de ceux du périanthe mais se distinguent très facilement des faisceaux des pétales et des sépales.

Source : MNHN, Paris

A. 3 étamines monothèques,
3 faisceaux cribro-vasculaires : *Tricyclandra Leandrii.*

B. 4 étamines monothèques,
4 faisceaux cribro-vasculaires : *Xerosicyos* (*X. Perrieri, X. Danguyi*), *Zygosicyos tripartitus.*

C. 5 étamines monothèques,
5 faisceaux cribro-vasculaires : *Ampelosicyos* (*A. Humblotii, A. scandens*), *Luffa acutangula, L. cylindrica* (dans certains cas).

D. 3 étamines ditbèques,
3 faisceaux cribro-vasculaires : *Raphidiocystis brachypoda, Zombitsia lucorum, Zehneria* (*Z. emirnensis, Z. polycarpa*).

E. 3 étamines dont deux dithèques, 1 monothèque,
3 faisceaux cribro-vasculaires : *Corallocarpus* (*C. Grevei*, C. *Perrieri*), *Kedrostis elongata, Muellerargia Jeffreyana, Trochomeriopsis diversifolia.*

F. 3 étamines dont 2 dithèques, 1 monothèque,
5 faisceaux cribro-vasculaires (1 faisceau pour chaque thèque) : *Cucumis* (*C. Melo, C. africanus*), *Oreosyce africana, Momordica Charantia, Lemurosicyos variegata, Peponium hirtellum, Luffa* (*L. cylindrica, L. acutangula*), *Lagenaria* (*L. siceraria, L. sphaerica*), *Cayaponia africana* var. *madagascariensis, Cucurbita maxima.*

G. 2 étamines dithèques,
2 faisceaux cribro-vasculaires : *Seyrigia* (*S. multiflora, S. gracilis, S. Bosseri, S. Humbertii*).

Lorsqu'une étamine considérée comme dithèque a des loges libres et un seul filet ou bien des loges libres et deux filets unis par la base, les faisceaux cribro-vasculaires se divisent en deux au niveau du sommet des filets dans le premier cas, jusqu'au point d'union des deux filets dans le deuxième cas.

Nous avons vu précédemment, dans l'historique de l'androcée, que EICHLER (1875), HEMLICH (1927), HUMBERT (1944), CHAKRAVARTY, SEN GUPTA et BHATTARCHARJEE (1951, 1953, 1958) et EMBERGER (1960), avaient admis comme schéma théorique de base : *5 groupes de faisceaux cribro-vusculaires* comprenant chacun un gros faisceau (vascularisation de l'anthère), auquel est accolé un petit faisceau (vascularisation du filet). L. EMBERGER précise que, pour des raisons ontogéniques, l'étamine ne comporte qu'une seule loge.

Dans ces 7 types d'androcée, seuls les groupes C et F correspondent au schéma théorique des auteurs ci-dessus; l'androcée et la vascularisation des autres groupes ne s'expliquent pas dans ce contexte. C'est pourquoi, en se basant sur les modifications successives dans la structure de l'androcée, CHAKRAVARTY (1958) retrace *l'évolution théorique de la famille.*

Hypothèse de CHAKRAVARTY.

Il admet, à l'origine, un androcée à *5 étamines parfaites*, c'est-à-dire 5 étamines libres comprenant chacune deux thèques (loges) [fig. **17**, 1].

Par perte successive d'une loge sur chaque étamine (5 stades pour lesquels on ne connaît aucun exemple), on arriverait à un 7e stade où l'androcée ne comporte plus que 5 *étamines libres monothèques* (fig. **17**, 7).

Source : MNHN, Paris

A partir de ce moment interviendrait le deuxième phénomène, non de réduction du nombre des loges mais rapprochement de certaines étamines entre elles.

On aboutit au schéma (13e stade) de *3 étamines* dont *2 dithèques* et *1 monothèque*, les 2 dithèques correspondant en réalité à l'union de 2 étamines monothèques et non à des étamines parfaites originellement dithèques. On peut observer de nouvelles réductions par perte d'une étamine ou, quelquefois, un dédoublement de l'étamine monothèque. Cette hypothèse évolutive de CHAKRAVARTY tenait compte des résultats réunis à partir de l'examen de 14 espèces (10 genres).

Dans le matériel malgache, plusieurs genres ne peuvent prendre une place précise dans le schéma de CHAKRAVARTY.

— Les genres *Xerosicyos* et *Zygosicyos* (groupe B) correspondraient au stade 7 du schéma, mais diminués d'un faisceau et d'une loge (stade 8). Ce stade est absent du schéma de cet auteur qui n'a pas étudié les exemples malgaches. Le genre africain *Gerrardanthus* a 5 ébauches staminales séparées et épisépales, mais l'une de ces étamines, bien que développée, reste stérile. Il correspond au stade 7, mais pourrait être considéré, à cause de l'étamine stérile, comme intermédiaire entre ce stade et celui des *Xerosicyos et Zygosicyos*.

— Les genres *Ampelosicyos* et *Luffa* (dans certaines fleurs), peuvent également correspondre au stade 7 (groupe C).

— Mais ce même genre *Luffa* pourrait correspondre au stade 9 lorsque 4 des 5 étamines se rapprochent par paire (base des filets) et que l'on a le schéma 2+2+1. Il n'y a pas d'exemples malgaches dans les stades 10 et 11.

— Le groupe F trouve sa place dans le stade 12.

— Quant au groupe E, il correspondrait au stade 13. Il y aurait eu fusion de deux faisceaux cribro-vasculaires.

On ne reconnaît pas immédiatement la possibilité d'inclure le groupe D dans le schéma de CHAKRAVARTY. Dans les figures théoriques de 1 à 6, une thèque disparaît progressivement dans chacune des étamines. On pourrait supposer que cette disparition affecte seulement deux étamines dans un ordre continu, ce qui amènerait à :

— 4 étamines dithèques + 1 étamine monothèque;
— 4 étamines dithèques;
— 3 étamines ditbèques + 1 étamine monothèque;
— 3 étamines ditbèques.

Cette disposition correspond typiquement au cas des genres du groupe D.

CHAKRAVARTY a formulé une autre bypothèse : il envisage le dédoublement d'une loge à partir du stade 13. Ceci conduit à une figure identique (*3 étamines dithèques*).

La signification en serait toute différente et correspondrait à ce que GAUSSEN nomme « la surévolution » puisque, à partir d'un stade évolué, on retrouverait un schéma semblable à un stade primitif.

Dans les deux cas, la vascularisation subit les mêmes transformations et on aboutirait à 3 étamines bithèques vascularisées par 3 faisceaux cribro-vasculaires.

— Le groupe G prend place dans le stade le plus évolué du schéma de CHAKRAVARTY (14), il correspondrait à la suppression de l'étamine monothèque du stade 13.

— Nous ne pouvons placer le genre *Tricyclandra* (groupe A) dans aucun des différents stades. Ce genre, encore trop peu connu, a des loges circulaires qui peuvent être regardées comme monothèques et pourrait alors prendre place dans un stade proche de celui des *Xerosicyos* et *Zygosicyos*. Si ces loges résultent de la fusion de deux loges droites, le *Tricyclandra* aurait 3 étamines dithèques et se rangerait avec le groupe D dans le stade 13. La vascularisation de l'androcée se fait par 3 faisceaux cribro-vasculaires.

Source : MNHN, Paris

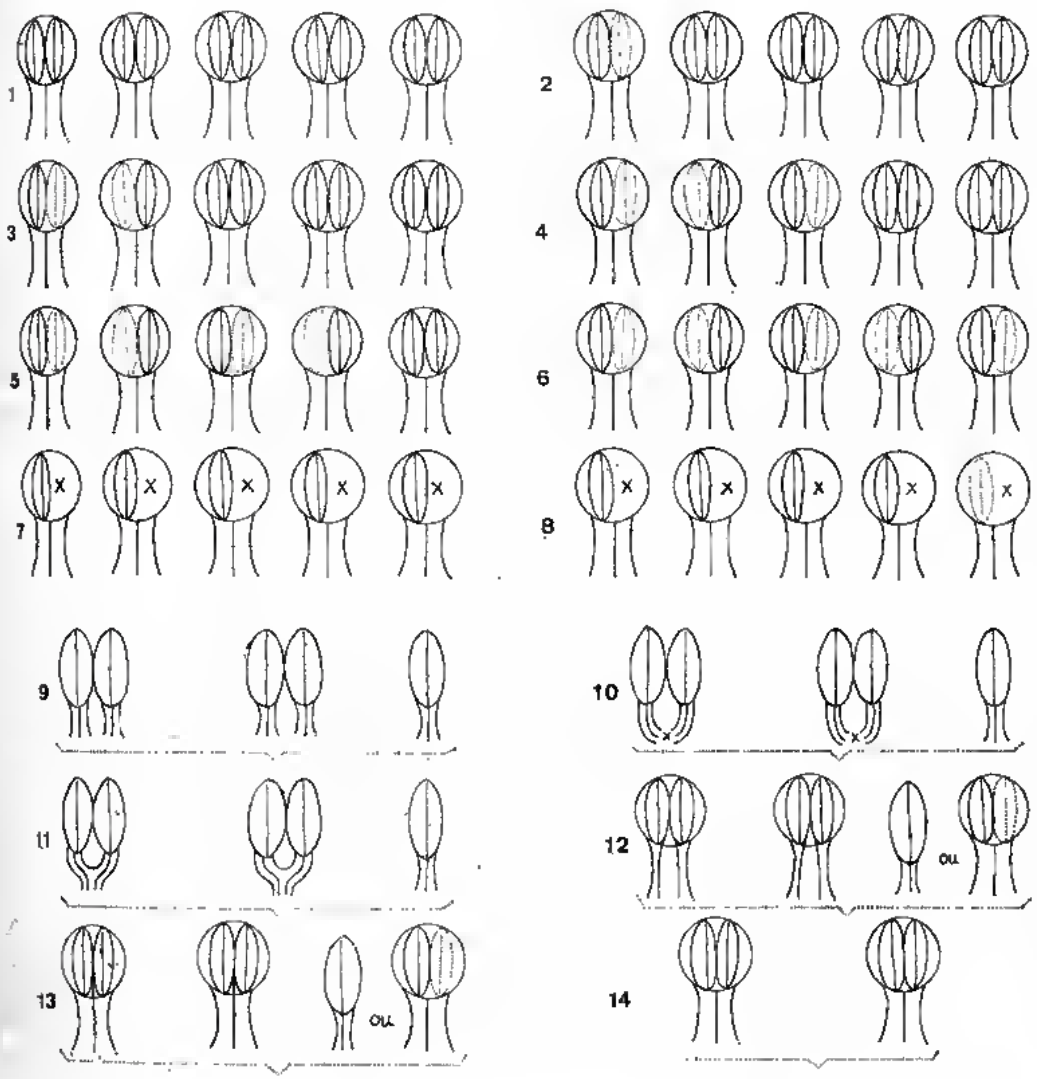


FIG. 17. — Schéma évolutif théorique de l'androcée des Cucurbitacées (modification du schéma de CHAKRAVARTY, 1958). Les anthères et les filets ainsi que la vascularisation de ces derniers sont représentés.

Source : MNHN, Paris

6. Conclusions.

Dans les espèces malgaches il existe presque tous les types d'androcée que l'on peut rencontrer chez les Cucurbitacées :

— étamines sessiles, ou subsessiles, ou portées par un filet plus ou moins développé;
— nombre d'étamines variables (2, 3, 4, 5);
— anthères monothèques ou dithèques, et les deux à la fois;
— loges droites, recourbées au sommet, tripliquées, condupliquées et même (cas exceptionnel) circulaires;
— loges verticales ou horizontales;
— déhiscence par une fente épousant la forme des loges;
— connectif plus ou moins développé.

Par contre nous n'y trouvons pas de genre à filets unis en une colonne centrale, ni de masse anthérale formée, comme c'est le cas chez les *Cyclanthera* (Nouveau Monde), d'une table circulaire constituée par la confluence des connectifs et bordée par une loge annulaire continue, déhiscente tout autour suivant une fente circulaire.

Les caractères de l'androcée sont stables au niveau du genre et peuvent être utilisés pour établir, en systématique, les clés des unités génériques, sans faire intervenir les autres caractères morphologiques ou des éléments ♀.

En ce qui concerne l'hypothèse évolutive de Chakravarty, si elle permet de résoudre quelques problèmes, elle n'est pas satisfaisante en tous points. En particulier, elle ne fait pas intervenir, corrélativement au phénomène de diminution du nombre des étamines, les changements de structure des loges staminales. En effet, ranger les genres *Ampelosicyos* et *Luffa* dans le stade 7, proche des *Xerosicyos* et *Zygosicyos*, conduirait à donner aux premiers genres une ancienneté comparable à celle des seconds. La présence de cinq étamines libres et monothèques est considérée comme un caractère primitif. Chez les *Xerosicyos* et les *Zygosicyos* s'ajoute une morphologie également primitive des pollens qui sont petits (20-25 μ), et peu ornementés. Par contre chez les genres *Ampelosicyos* et *Luffa*, s'il y a bien 5 étamines libres monothèques (accidentellement chez les *Luffa*), les loges sont complexes (condupliquées) et les pollens, à exine ornementée, atteignent 40 à 60 μ. Ces trois derniers caractères sont considérés comme évolués. Par contre le genre *Seyrigia*, strictement endémique de Madagascar, prend place dans le stade le plus évolué de Chakravarty (14) et possède des loges très simples.

Ces contradictions apparentes s'ajoutant au fait que les *Seyrigia* et les *Ampelosicyos* sont endémiques à Madagascar, doivent inciter à une grande prudence : l'androcée des Cucurbitacées, extrêmement varié, reconnu comme critère d'une grande valeur discriminative, n'a peut-être pas un intérêt évolutif aussi marqué que celui qui lui fut attribué. En effet, les caractères (nombre, forme des loges, pollens), n'évoluent pas obligatoirement d'une façon simultanée.

C. La fleur ♀ et le fruit.

Contrairement à la fleur ♂, la fleur ♀ présente une organisation constante.

Le style, droit, s'échappe fréquemment d'un bourrelet discoïde, souvent nectarifère, situé à sa base. Ce bourrelet peut avoir la forme d'un anneau continu (*Zehneria*, *Oreosyce*), ou être trilobé (*Cayaponia*). Chez le *Zombitsia lucorum*, il affecte la forme d'une coupe hémisphérique, tronquée au sommet. Cet organe présent chez beaucoup de Cucurbitacées, provient d'une expansion du périanthe, non coalescente avec ce dernier. Le style se termine par 2 ou 3 stigmates de formes variées.

Source : MNHN, Paris

Des staminodes sont très souvent présents et ils occupent, en nombre correspondant, les places exactes des étamines dans la fleur ♂.

Quant au périanthe, il est semblable à celui de la fleur ♂.

Il existe deux types d'ovaires : infère et semi-infère. Cet ovaire peut être uni- ou pluriloculaire et il renferme des ovules (de 1 à plus de 100). Ces ovules sont horizontaux dans la plupart des espèces, dressés (*Cayaponia*) ou pendants (*Xerosicyos*).

A l'état jeune, l'ovaire est uniloculaire; il devient, dans la plupart des cas, pluriloculaire à maturité.

Mais les auteurs ne sont nullement d'accord sur la façon dont se réalise le cloisonnement à l'intérieur de l'ovaire. Pour le plus grand nombre d'entre eux, il y aurait deux ou même trois phases dans le développement des placentas, ceux-ci étant, au départ, typiquement *périphériques* (aux marges des carpelles). Ces placentas grandiraient d'abord d'une façon *centripète* puis, se heurtant les uns aux autres au centre de l'ovaire, se replieraient une première fois pour continuer à croître, mais cette fois de façon *centrifuge* (fig. **18**, 1 à 5).

Le premier mouvement diviserait l'ovaire en 3 loges, puis la partie repliée heurterait la paroi carpellaire et subirait à nouveau un changement de direction. L'ovaire à ce stade, paraît à 6 loges.

Ce schéma, proposé en 1884 par Van Tieghem, fut explicité par L. Plantefol (1950) et admis de fait par L. Emberger (1960), Lerrede (1963), P. Crété (1965).

On passerait alors, théoriquement, d'une placentation pariétale et marginale (stade très jeune) à une placentation apparemment axile (stade intermédiaire), puis de nouveau à une placentation pariétale (cette fois située au milieu de la lame carpellaire) et correspondant au dernier stade (fig. **18**). Chacun des trois bourrelets correspond à la soudure de deux placentas marginaux nés sur deux carpelles différents. Cette double origine se manifesterait d'une façon plus évidente au début de la phase centrifuge du déplacement des lames placentaires. En effet, d'une lame primitive née du bourrelet placentaire et progressant de façon centripète, se différencieraient donc ultérieurement deux branches croissant en des sens opposés (fig. **18**, 8, 9, 10). Les branches centrifuges ainsi accolées secondairement appartiendraient alors, au même carpelle. Si l'on admet la poursuite du déplacement centrifuge, la double lame viendrait rencontrer la paroi de l'ovaire, au milieu de la lame carpellaire à laquelle appartiendraient les deux placentas, et se souderait à cette paroi, le développement étant alors terminé (fig. **18**, 10).

Van Tieghem signale même une prolongation des mouvements des bords des lames ovulifères. Les lames se déplaceraient au long de la paroi ovarienne dans un même carpelle (fig. **18**, 8), les bords ovulifères se trouveraient ramenés à une place semblable à celle qu'ils occupaient primitivement (fig. **18**, 9). Le résultat final conduirait donc à un fruit où les graines horizontales superposées appartiendraient à un même carpelle (fig. **18**, 10, 12).

Mais tous les auteurs ne partagent pas cette opinion. Hegi (1925), parle de « 6 zentralwinkelstandigen Plazenten », tandis que Mascré et Deysson (1951), indiquent que l'ovaire infère pluriloculaire comporte des placentas axilles, saillants dans la cavité ovarienne. S.C. Datta (1965) admet aussi cette interprétation.

Quoiqu'il en soit, le développement de l'ovaire conduit à la formation d'un fruit toujours complexe. Il est, en effet, difficile de retrouver la trace des structures primaires parce que la plupart des excroissances placentaires se transforment en une pulpe plus ou moins charnue, plus ou moins juteuse, plus rarement en un tissu fibreux (*Luffa*, l'éponge végétale). Ce fruit dit parfois « fruit synlomatique » ou « synaxile », fut encore qualifié de « bacellie synlomatique » par Lestiboudois (1854-1855). Mais le terme de « péponide » (A. Richard, 1825), a été conservé pour désigner ces baies particulières que sont les fruits de Cucurbitacées. Il est incontestable que, sur les fruits à maturité,

Source : MNHN, Paris

la position des graines, schématisée par des coupes transversales, demeure variée (fig. **18**, 13, 14, 15). L'appellation baie cortiquée est également employée.

Nous avons tenté d'étudier, sur quelques exemples de plantes malgaches, l'évolution de la structure du fruit. Nous examinerons plus loin les conséquences biologiques de ces morphologies variées et les différents types de graines.

Nous avons pratiqué des coupes successives (transversales, longitudinales radiales, longitudinales tangentielles), dans des ovaires très jeunes ou plus âgés, puis dans des fruits à divers stades de maturité. Nous avons réalisé des dissections de fruits et observé la vascularisation, toujours complexe, à l'aide de transparences.

1. Xerosicyos.

L'ovaire, semi-infère uniloculaire, renferme deux bourrelets placentaires opposés l'un à l'autre, et ceux-ci n'occupent pas un volume identique aux parties distale et basale de l'ovaire et du fruit. Ces bourrelets très étroits près de l'insertion du jeune fruit, s'élargissent latéralement et de façon centripète vers le sommet, prenant alors la forme de deux troncs de cône coupés longitudinalement et soudés à la paroi externe de l'ovaire. Parfois jointifs dans la partie supérieure de l'ovaire, ils ne deviennent jamais concrescents et correspondent, en réalité, chacun à un double placenta que, par analogie, nous considérons comme issu de la coalescence de placentas marginaux appartenant à chacun des deux carpelles. Ces placentas à croissance basifuge, ne portent des ovules (chacun 1), qu'à leur sommet. Ainsi l'ovaire, à maturité, contient *4 ovules pendants* (fig. **19**, 1 à 5).

Le fruit sec n'a aucune expansion placentiare venant envahir la cavité ovarienne, aussi les graines pendent-elles librement dans celle-ci.

2. Zygosicyos.

La structure de l'ovaire est la même que chez le genre *Xerosicyos* mais on doit noter que dans l'ovaire également semi-infère, les bourrelets placentaires sont jointifs mais non soudés, sur toute la longueur de l'ovaire (fig. **19**, 6 à 10).

3. Seyrigia.

Le très jeune ovaire infère présente, dans sa partie proximale, apparemment, deux bourrelets placentaires opposés. Plus haut les bourrelets ont un développement plus important et sont accolés au centre de la cavité ovarienne. Des replis latéraux ont pour conséquence de provoquer un déplacement des ovules. Les loges où grandiront les ovules sont occupées par des membranes souvent vascularisées. Chez ce genre les ovules borizontaux vont grandir et les graines occuperont le maximum de place possible dans le sens borizontal (c'est-à-dire perpendiculairement à l'axe). Les diverses expansions placentaires subissent des torsions et des replis qui contribueront à réaliser cette structure complexe qui s'observe dans les fruits mûrs de ce genre et cbez la plupart des Cucurbitacées (fig. **19**, 13).

Notons que dans le fruit mûr du *Seyrigia*, les cloisons demeurent membraneuses sans se transformer en pulpe. Le fruit n'a donc pas de cavité secondaire comme c'est le cas chez la Citrouille et le Melon.

4. Zombitsia.

Nous avons procédé à une étude de jeunes ovaires et de fruits non parvenus au stade final de leur maturation (aucune des graines prélevées dans ces fruits n'a pu germer).

Source : MNHN, Paris

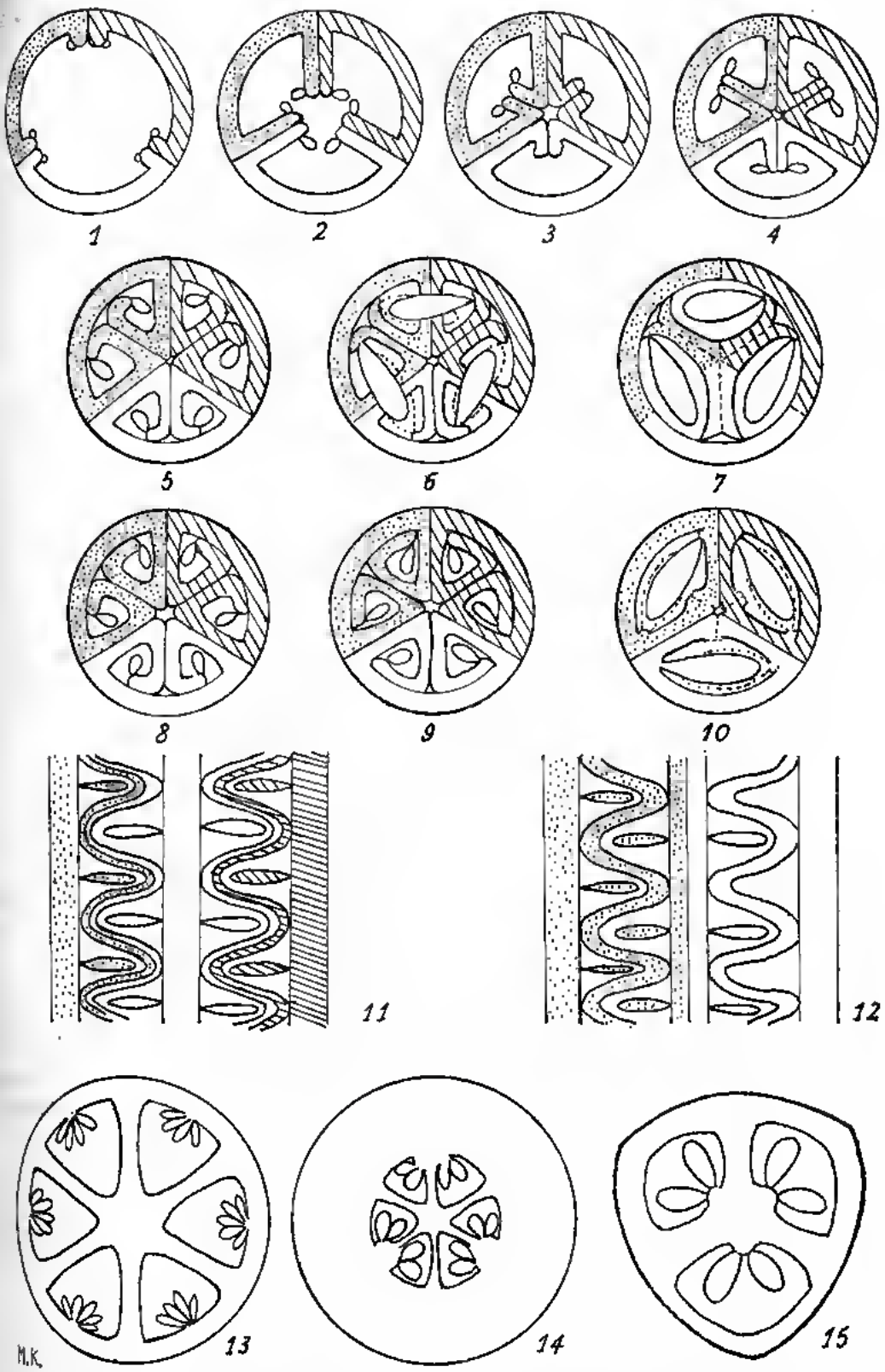


FIG. 18. — Evolution théorique de la structure de l'ovaire et du fruit des Cucurbitacées.

1 à 5, évolution de la structure de l'ovaire, coupes transversales, positions successives théoriques des lames placentaires ; 6, 7, première hypothèse de la transformation de l'ovaire en fruit ; 8, 9, 10, deuxième hypothèse de la transformation de l'ovaire en fruit ; 11, coupe longitudinale tangentielle schématique, correspondant à la première hypothèse ; 12, coupe longitudinale tangentielle schématique, correspondant à la deuxième hypothèse ; 13, coupe transversale schématique du fruit du *Citrullus colocynthis* ; 14, coupe transversale schématique du fruit du *Cucurbita perennis* ; 15, coupe transversale schématique du fruit du *Luffa cylindrica*.

Source . MNHN, Paris

Une coupe transversale à la base du jeune ovaire montre 3 mamelons placentaires (fig. **19**, 14, 15).

Dans le fruit immature de 4 cm de diamètre nous observons une cinquantaine de graines horizontales, très régulièrement empilées les unes au-dessus des autres en 6 rangées. Ces graines sont toutes insérées sur la partie périphérique de 3 membranes radiales plus ou moins soudées à la paroi du fruit. Cette soudure est d'ailleurs si peu accentuée que l'on peut, en prenant quelques précautions, détacher facilement une rangée verticale de graines. Celles-ci sont entourées d'une gangue gélatineuse circonscrite par une membrane hyaline non solidaire des expansions placentaires. Mais les graines sont séparées les unes des autres par des cloisons très fines qui prennent appui sur les 6 parois longitudinales radiales qui donnent au fruit (au moins à ce stade), l'aspect 6-loculaire qu'il présente en coupe transversale (fig. **19**, 16 à 19).

Mais ces 6 cloisons longitudinales radiales n'ont pas toutes la même signification puisque 3 d'entre elles seulement supportent les insertions des graines tandis que les 3 autres, alternant avec les précédentes, se situent entre les parties distales des graines. Au cours de la croissance horizontale des graines, ces 3 dernières cloisons vont se trouver repliées en accordéon de haut en bas du fruit. On peut suggérer, avec l'aide des observations faites sur les fruits mûrs des autres Cucurbitacées que nous avons étudiées (*Trochomeriopsis*, *Lemurosicyos*, *Kedrostis*, *Peponium*, toutes à ovaire infère et ovules horizontaux) ou celles dont on connaissait déjà les phases finales de développement (*Cucurbita*, *Lagenaria*, *Bryonia*), que les expansions placentaires soudées aux parois de l'ovaire se résorbent en donnant naissance à une pulpe plus ou moins charnue.

5. Luffa.

Chez ce genre (ovaire infère, graines nombreuses et horizontales), il y a 3 loges longitudinales séparées par des cloisons fibreuses très épaisses. Ces 3 loges ne sont coupées transversalement par aucune cloison, si bien que les graines peuvent s'échapper facilement dès l'ouverture de l'opercule (le fruit est en effet déhiscent par un opercule au sommet). Ces graines sont donc insérées sur 3 lames placentaires longitudinales (une par loge), disposées axialement et faisant saillie sur la paroi interne de chaque loge (fig. **18**, 15).

6. Citrullus.

Chez le *Citrullus Colocynthis* (L.) Schrad. (la Coloquinte), une coupe longitudinale d'un fruit adulte permet d'observer 6 loges renfermant de nombreuses graines, celles-ci insérées sur des placentas pariétaux. Cette disposition est donc tout à fait différente de celle constatée chez le *Luffa* (fig. **18**, 13).

Dans les divers cas étudiés ci-dessus, les loges séminifères ne sont séparées de l'extérieur que par un péricarpe peu épais. Une coupe transversale d'un fruit mûr de *Cucurbita perennis* A. Gray (= *C. fœtidissima* Kth.) du désert nord-américain, laisse voir une masse de graines occupant le centre du fruit tandis que les loges séminifères sont isolées de l'extérieur par un épais péricarpe fibreux (fig. **18**, 14).

On retrouve cette disposition chez les espèces cultivées : le Melon (*Cucumis Melo* L.), le Cornichon et le Concombre (*Cucumis sativus* var.). Dans ces derniers fruits, le péricarpe n'est pas fibreux, mais charnu.

Afin de compléter ces données, nous avons effectué, quand cela fut possible, des montages de fleurs femelles très jeunes d'après la technique de Fuchs. Nous avons observé que les zones les plus chromophiles se situaient dans la partie distale de l'ovaire, près des zones où s'insèrent les pièces périanthales, mais aussi dans une région plus axiale à ce même niveau. D'autre part, et ceci confirme l'examen des coupes transversales, la base de l'ovaire n'est vascularisée d'une façon importante que dans les régions

Source : MNHN, Paris

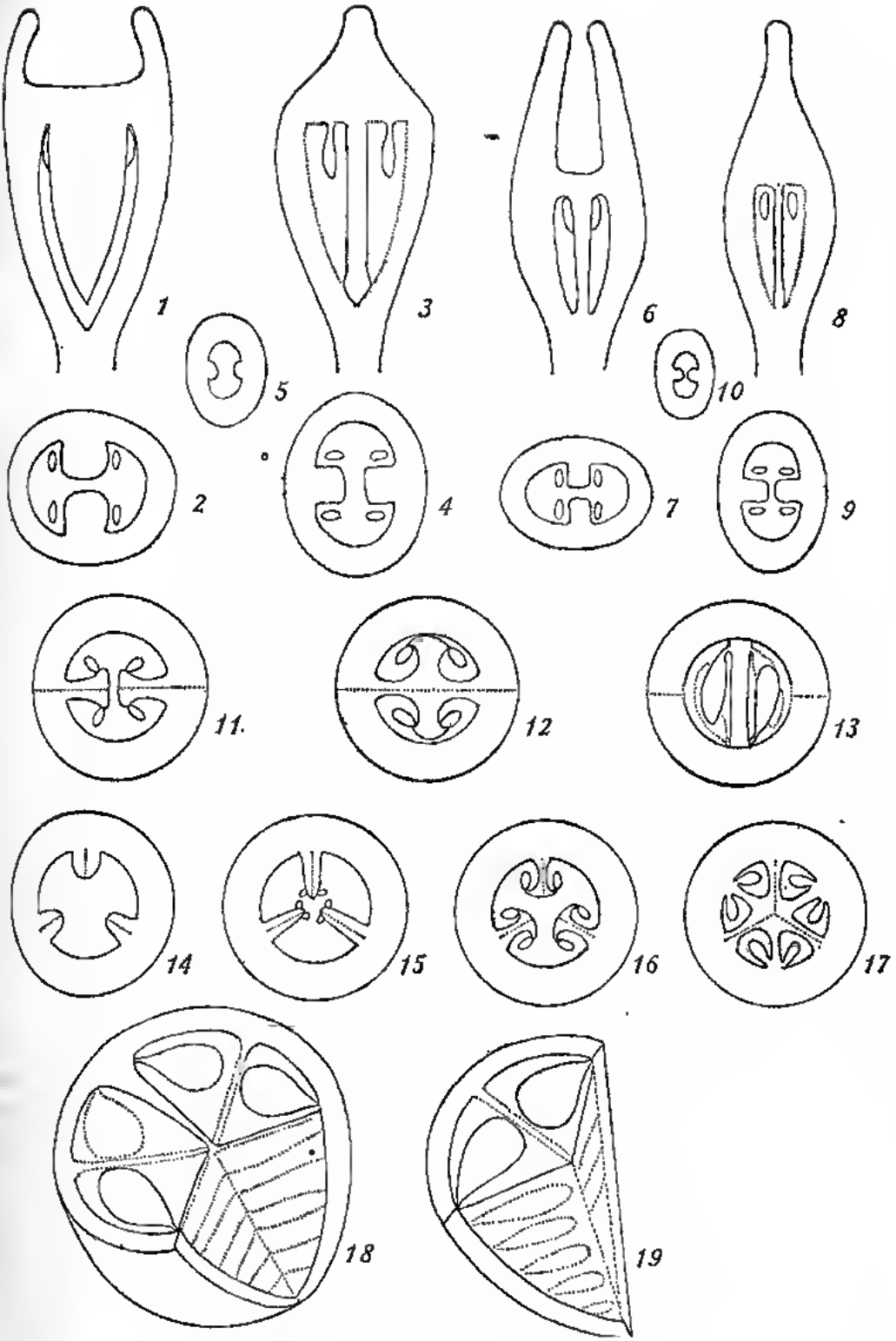


FIG. 19. — Structure des ovaires et des fruits

1. Coupe longitudinale de l'ovaire du *Xerosicyos Danguyi*; 2. Coupe transversale médiane, perpendiculaire à 1 montrant nettement l'insertion des ovules ; 3. Coupe longitudinale selon nn plan perpendiculaire à 1; 4. Coupe transversale médiane, perpendiculaire à 3; 5. Coupe transversale de la base de l'ovaire du *Xerosicyos Danguyi*; 6. Coupe longitudinale de l'ovaire du *Zygosicyos tripartitus*; 7. Coupe transversale médiane perpendiculaire à 6 ; 8. Coupe longitudinale selon un plan perpendiculaire à 6; 9. Coupe transversale, perpendiculaire à 8 ; 10. Coupe transversale de la base de l'ovaire du *Zygosicyos tripartitus*; 11. Coupe transversale schématique de l'ovaire de *Seyrigia* ; 12. Même coupe montrant l'évolution des placentas ; 13. Coupe transversale d'un fruit à maturité montrant la disposition des jeunes graines; 14. 15. 16. 17. Coupes transversales schématiques de l'ovaire jeune et en voie de développement chez le *Zombitsia lucorum*; 18. Dessin représentant le fruit mûr du *Zombitsia lucorum*, 1/3 du fruit ayant été enlevé (19),

Source : MNHN, Paris

pariétales. La vascularisation de type axial dans l'ovaire jeune est très marquée distalement, presque effacée dans la région proche du pédoncule. Il y a le plus souvent 3 faisceaux cribro-vasculaires en position axille, ces faisceaux étant plus gros distalement. Cette observation permet d'expliquer les contradictions que l'on notait dans l'examen des coupes de jeunes ovaires, car la vascularisation axille dans la partie basale paraît bien être secondaire par rapport à la vascularisation pariétale. En tous les cas, elle ne paraît pas placentaire, puisque les jeunes ovules sont, à ce stade, attachés sur les marges. [Observations faites sur le *Lemurosicyos variegata* (Cogn.) Keraudren et le *Kedrostis elongata* Keraudren].

Conclusions.

Les diverses observations que nous avons faites confirment l'hypothèse selon laquelle les ébauches placentaires sont situées sur les parois de l'ovaire. Ces ébauches (bourrelets placentaires) sont placées sur les marges des feuilles carpellaires, dont la soudure détermine la formation de l'ovaire primitif, apparemment uniloculaire, comportant 2 ou 3 carpelles.

Nous avons évidemment pu retrouver sur divers exemples des figures correspondant à certains « stades » existant dans le schéma interprétatif de van Tieghem. Mais nous sommes aussi conduite à émettre quelques réserves. Nous avons vu que, sur le plan théorique, on pouvait arriver à deux possibilités d'interprétation des structures finales, les graines d'une même loge apparente pouvant avoir pour origine une même « feuille carpellaire » (fig. 18, 10, 12), ou deux « feuilles carpellaires » (fig. 18, 7, 11). De toutes manières, nos observations confirment l'existence de phénomènes de déplacements des ovules et des graines, ceci en raison de la multiplication des cloisons surnuméraires dans le fruit. Tout en paraissant ignorer le schéma de van Tieghem, Puri (1954) parvient à des hypothèses peu différentes, mais il fait intervenir, plutôt que des déplacements désordonnés des placentas depuis des stades non fécondés jusqu'au fruit adulte, des déplacements simultanés des multiples cloisons, ovulifères ou non. Il semble bien que nos observations soient en partie conformes à celles de Puri en ce qui concerne la vascularisation; celle-ci ne serait pas d'origine axiale basifuge. Les coupes concernant les genres *Fevillea* L., *Apodanthera* Arn., *Cucumis* L., *Citrullus* Schrad., *Echinocystis* Torr. et Gray, *Sicyos* L., *Cyclanthera* Schrad., nous paraissent conformes à ce point de vue.

Les recherches morphogénétiques de Matiyenko (1957-1961) aboutissent à des résultats comparables, mais cet auteur admet une vascularisation complexe à partir de la base des lames placentaires primitives plutôt qu'à partir de leur sommet. L'étude que nous avons menée sur le *Cyclanthera pedata* Schrad. ne permet pas d'admettre qu'une vascularisation naisse directement du pédoncule du fruit pour alimenter le placenta. Celui-ci n'est en effet rattaché qu'à la partie apicale de la chambre ovarienne même lorsque les graines ne sont pas encore parvenues à maturité. La colonne séminifère est pendante dans la cavité ovarienne du fruit mûr.

Bien que tous les stades traduits par l'hypothèse de van Tieghem s'observent dans les fruits de Cucurbitacées, notre étude sur des exemples simples et complexes de Madagascar, nous suggère qu'il n'y a pas toujours une succession embrouillée de phénomènes entre la formation du jeune ovaire et la maturation du fruit. Le fait que des figures extrêmement jeunes et adultes soient superposables (ovaire à 3 loges et 6 points d'attache des ovules ou des graines) nous laisse supposer que la multiplicité des positions des graines dans le fruit mûr pourrait n'être dû qu'à des déplacements liés au développement des membranes surnuméraires. La comparaison entre l'ontogénèse des fruits chez les *Datura* (Raud, 1963), où l'on observe des phénomènes comparables, et les modifications de structures notées dans les fruits de Cucurbitacées ne permet pas de mettre en évidence des analogies.

Source : MNHN, Paris

D. La symétrie florale.

Presque toutes les fleurs de Cucurbitacées sont *actinomorphes* si l'on considère seulement la périanthe. Il existe pourtant des modifications assez sensibles, l'une des plus connues étant celle qui affecte la fleur du *Momordica anigosantha* Hook. f. étudiée en détail par A. ZIMMERMANN (1922). Le périanthe de cette espèce présente, en effet, une nette zygomorphie aussi bien dans la fleur ♂ que dans la fleur ♀. Dans les Cucurbitacées de Madagascar, seules les fleurs ♂ du genre *Zygosicyos* possèdent une corolle zygomorphe. Mais il existe pourtant d'autres types d'asymétrie.

1. LES ALTÉRATIONS DE LA SYMÉTRIE.

Dans les périanthes actinomorphes des fleurs des Cucurbitacées malgaches, on constate que la disposition apparemment irrégulière de certains éléments altère fréquemment la symétrie. C'est la structure de l'androcée qui, le plus souvent, contribue à rompre l'actinomorphie.

Nous n'envisagerons ici que les variations concernant les fleurs ♂ puisque ces variations se retrouvent sur les fleurs ♀, mais à moindre échelle, les staminodes étant très petits.

Une difficulté surgit lorsqu'on essaie d'établir les diagrammes : les pédicelles subissent des torsions et il est délicat de retrouver la place des pièces du périanthe par rapport à la bractée (quand elle existe), ou à l'axe-support.

De plus, nous avons dû rechercher une figuration originale permettant des comparaisons, les représentations classiques du diagramme des Cucurbitacées n'étant pas très satisfaisantes. En effet, les schémas ne font que très rarement intervenir le nombre des loges des étamines et la disposition de celles-ci par rapport à leur point d'insertion. CHAKRAVARTY (1958) a réalisé des diagrammes floraux de quelques espèces de Cucurbitacées en représentant les loges et leurs replis, et la vascularisation de toutes les pièces florales.

2. DIAGRAMMES FLORAUX DE QUELQUES GENRES MALGACHES.

Xerosicyos (fig. **20**, 11) : 4 sépales, 4 pétales, 4 étamines. Il existe un axe de symétrie et 2 plans de symétrie, mais seule une rotation de 180° permet de retrouver la même image.

Zygosicyos (fig. **20**, 12) : 4 sépales, 4 pétales dont 2 grands, 2 plus petits, 4 étamines (soudées 2 par 2 par la base des filets). Ici axe de symétrie et présence de deux plans de symétrie.

Ampelosicyos (fig. **20**, 6) : 5 sépales, 5 pétales, 5 étamines. La présence de pétales quinconciaux, dont 2 externes, déterminerait l'existence d'un plan de symétrie passant par le centre de la fleur. Cependant, le fait que les étamines épisépales soient déjetées latéralement, par rapport à leur connectif et à leur filet, rend ce plan inexistant pour l'androcée.

Lemurosicyos et *Peponium* (fig. **20**, 5, 9) : même schéma que pour l'*Ampelosicyos*, mais la préfloraison est ici de type imbriqué.

Zombitsia, *Cayaponia* (fig. **20**, 7, 3) : 5 sépales, 5 pétales, 3 étamines semblables, une bractée. Il existe un plan de symétrie passant par l'étamine épisépale et par la bractée.

Zehneria (fig. **20**, 8) : 5 sépales, 5 pétales, 3 étamines semblables mais pas de bractée. Le plan de symétrie passant par l'étamine épisépale existe mais il est oblique par rapport au plan de symétrie des deux genres précédents.

Source : MNHN, Paris

Seyrigia (fig. **20**, 10) : 5 sépales, 5 pétales, 2 étamines semblables, une bractée. Le plan de symétrie passe par la bractée et par les étamines.

Corallocarpus, Kedrostis, Trochomeriopsis (fig. **20**, 1, 2, 4) :

5 sépales, 5 pétales, 3 étamines (inégales), bractée. Chez ces genres à préfloraison valvaire les 3 étamines ne sont pas identiques. L'étamine monothèque épisépale se trouve déjetée latéralement, si bien qu'il n'y a pas de plan de symétrie valable pour l'ensemble des cycles.

La symétrie des fleurs ♀ est le plus souvent déterminée par les positions relatives des 3 placentas, mais on peut trouver, en face de la bractée, soit un mamelon placentaire, soit la paroi carpellaire.

Qu'il s'agisse des fleurs ♂ ou des fleurs ♀, nos recherches sur les genres malgaches nous conduisent à faire les remarques suivantes :

1. Seul le genre *Zygosicyos* a une corolle zygomorphe (2 pétales plus petits que les deux autres).
2. L'étamine monothèque a, par rapport à la position de l'axe ou de la bractée, une place variable d'un genre à un autre. Cette place demeure néanmoins stable (d'après nos observations) sur les fleurs d'un même échantillon, ainsi qu'au sein d'un même genre.
3. Dans les genres malgaches, la disposition la plus répandue est la suivante : présence d'un pétale opposé à l'axe, d'un sépale opposé à la bractée, quand celle-ci existe.
4. Si l'on admet comme primitive la fleur à androcée 5-staminé, à loges simples, le diagramme théorique originel montrerait une disposition nettement actinomorphe: 5 sépales alternant avec 5 pétales et 5 étamines épisépales.
5. Les altérations de symétrie que l'on peut observer ne sont pas obligatoirement corrélatives des types d'évolution de l'androcée (complexité des loges staminales, phénomènes de concrescence).

Comparativement aux résultats acquis par les auteurs antérieurs, spécialement Eichler (1875), A. Zimmermann (1922) et Chakravarty (1958), nous apportons une confirmation de la très grande difficulté qu'il y aurait à donner un seul diagramme théorique interprétatif de la fleur des Cucurbitacées. En effet, outre les modifications apparentes de la symétrie florale, il existe des transformations anatomiques intéressant la vascularisation des différentes pièces. C'est pourquoi il est souvent difficile de rapprocher les uns des autres, des diagrammes très comparables.

En raison des variations qui existent dans la vascularisation de l'androcée, il est probable que certains types de diagrammes proposés par Chakravarty (d'après la vascularisation) et se rapportant à des espèces à large répartition, s'appliqueraient à l'ensemble de la famille.

Conclusions.

Il peut exister des éléments de symétrie non superposables d'un cycle à l'autre, que l'on fasse intervenir des plans ou un axe de symétrie.

Le fait que, dans la majorité des genres, on soit amené à faire de semblables constatations apporte certainement un argument pour souligner, dans toute son originalité, la grande unité de la famille.

Source : MNHN, Paris

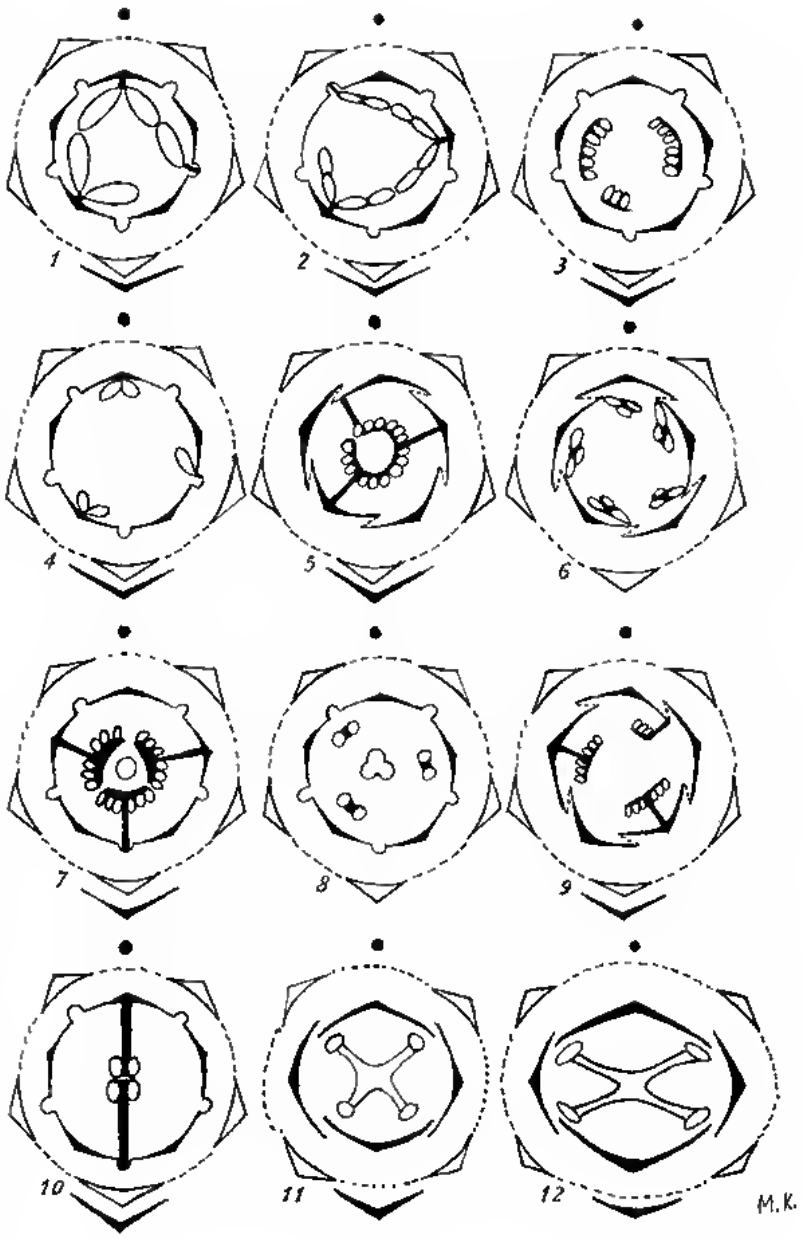


FIG. 20. — Diagrammes de fleurs ♂. L'androcée a été schématisé pour montrer l'insertion des filets sur la coupe florale et la complexité des loges staminales si l'on effectue une coupe transversale au niveau de l'androcée. Dans le cas des genres *Zehneria*, *Xerosicyos* et *Zygosicyos* les filets sont insérés dans le fond de la coupe florale c'est pourquoi leur insertion n'est pas figurée sur les dessins.

1. *Corallocarpus*; 2. *Kedrostis*; 3. *Cayaponia*; 4. *Trochomeriopsis*; 5. *Peponium*; 6. *Ampelosicyos*; 7. *Zombitsia*; 8. *Zehneria*; 9. *Lemurosicyos*; 10. *Seyrigia*; 11. *Xerosicyos*; 12. *Zygosicyos*.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME PARTIE

Observations sur la biologie et l'écologie des Cucurbitacées de Madagascar

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

LES PARTICULARITÉS BIOLOGIQUES DES CUCURBITACÉES DE MADAGASCAR

L'étude descriptive qui a permis, précédemment, de reconnaître les caractères et les limites des taxons inventoriés parmi les Cucurbitacées sur le territoire malgache, apporte aussi de nombreux éléments de comparaison qui peuvent contribuer à augmenter la documentation sur des problèmes particuliers de biologie.

A la grande variété de structures morphologiques que l'on a constatée, se superpose, au sein de chaque unité systématique, une stabilité relative de ces structures dans le temps et dans l'espace : des caractères phénotypiques de l'appareil végétatif peuvent être invoqués pour définir certains taxons.

L'examen de ces manifestations spécialisées, pour lesquelles on emploie abusivement le terme « d'adaptation », apportera néanmoins des précisions pour une discussion comparative à l'échelle mondiale.

A. L'appareil végétatif.

L'appareil végétatif correspond à la partie du végétal qui occupe un large volume dans le paysage. Il détermine aussi le port sous lequel on aura les plus grandes chances de rencontrer chaque espèce, sinon même de les identifier. L'appareil végétatif est pour chaque « individu biologique » la « partie » (le stade de développement) susceptible de subir les plus profondes modifications morphologiques passagères, du fait de l'influence de causes internes ou externes.

Les naturalistes essayent de connaître la place, le cycle, le rôle et l'influence des unités taxinomiques dans le monde vivant (biocoenoses). C'est pourquoi ils ont cherché à définir les catégories biologiques en faisant intervenir non seulement des critères propres à chaque unité systématique mais également des notions relatives à la position de ces mêmes unités dans l'espace (milieu physique ou vivant).

A la suite des premiers essais de description du paysage végétal (HUMBOLDT, 1806; GRISEBACH, 1838; DE CANDOLLE, 1855 et LECOQ, 1854-1856), la nécessité de trouver un système simple permettant de regrouper les plantes ayant un même port, un mode de vie identique, des caractères phénotypiques semblables, apparut nettement. La grande innovation en ce domaine fut la proposition de classification de RAUNKIAER (1905).

Source : MNHN, Paris

1. Les « formes biologiques ».

a. *Généralités.*

Le cadre proposé par Raunkiaer a été presque universellement admis pendant un demi-siècle, et demeure, au travers des modifications et perfectionnements apportés depuis pour les régions tempérées [Braun-Blanquet, 1920-1952], et pour les régions tropicales [Lebrun (1947), Schnell (1952), Virot (1956)], la base de nos essais de compréhension des modes de vie des espèces. Bien qu'améliorée, cette classiffication n'échappe pas aux critiques (résistance des végétaux aux conditions défavorables de sécheresse). Elle ne tient pas compte, comme critère majeur, de la distinction plantes ligneuses — plantes herbacées (Aubréville, 1951-1963). G. Mangenot (1955, inéd.) a superposé au caractère « position des bourgeons » les subdivisions « position du végétal par rapport au sol » et « modes de vie particuliers ». P. Dansereau (1957) a modifié profondément le concept de « life-form », en faisant intervenir, en même temps, la « forme biologique » de la plante entière, la texture et la morphologie des feuilles.

Sur le plan descriptif, le vocabulaire de Raunkiaer peut paraître insuffisant; on peut aussi lui reprocher de n'avoir pas mis en évidence la distinction sempervirents-caducifoliés, ou encore herbacés-ligneux. Mais cela n'enlève rien à l'intérêt biologique du système, même pour les régions tropicales.

Ces régions ne sont pas exemptes de « périodes défavorables » et, de plus, il existe :

— des végétaux ligneux qui ne sont pas des arbres (lianes);

— des plantes qui sans être véritablement des ligneux possèdent un appareil aérien arborescent (Fougères, Palmiers).

Il nous a paru tout de même intéressant de tenter de classer les Cucurbitacées de Madagascar en adoptant les critères du système de Raunkiaer.

b. *Observations in vivo.*

Dans le Sud-Ouest subdésertique de Madagascar et même dans les régions à climat sec moins accentué, il est souvent impossible d'identifier les plantes lianescentes stériles, mais à appareil aérien pérennant. L'observation nous a montré que fleurs et feuilles pouvaient se développer sur ces lianes qui, quelques temps auparavant, nous avaient semblé desséchées. On peut classer arbitraitement les Cucurbitacées de Madagascar en deux groupes :

— celles dont l'appareil végétatif aérien disparaît totalement quand les conditions leur sont défavorables (toutes les plantes cultivées et, parmi les genres autochtones, *Lemurosicyos, Zehneria, Raphidiocystis, Trochomeriopsis* et, probablement, *Kedrostis, Peponium* et *Zombitsia*);

— celles dont l'appareil végétatif aérien est non seulement pérennant, mais conserve des feuilles : *Xerosicyos, Ampelosicyos.*

Parmi les divers genres ayant des espèces lianescentes, certains plants de *Xerosicyos* et de *Seyrigia* présentent des formes buissonnantes.

Pour quelques espèces, des observations en serre ont permis de compléter nos connaissances. Dans les serres du Museum à Paris, les espèces introduites depuis notre première mission (1960), ont perdu leurs feuilles chaque année (*Trochomeriopsis diversifolia* Cogn., *Corallocarpus Perrieri, Corallocarpus Grevei, Kedrostis elongata*). Leurs parties aériennes, d'ailleurs peu développées, se réduisent à un axe très court sur lequel persistent les cicatrices foliaires. Toutes ces plantes possèdent des organes souterrains vivaces.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 5

Répartition systématique des textures foliaires par rapport aux formes biologiques de Raunkiaer

Texture des feuilles	Formes biologiques						
	Phanérophytes			Chaméphytes	Hémi-cryptophytes	Géophytes	Thérophytes
	Mega	Meso	Microphanérophytes				
Succulentes.		*Dendrosicyos*	*Xerosicyos* (feuilles).	*Seyrigia* (tiges).		*Seyrigia*	
Non succulentes caduques						*Corallocarpus.* *Trochomeriopsis.* *Zygosicyos.* *Peponium.* *Kedrostis.*	*Raphidiocystis.* *Zehneria.* *Lemurosicyos* (*Cayaponia*) + les esp. cultivées. + les esp. introduites.
Non succulentes, sempervirentes			*Ampelosicyos.*				

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 6

Répartition systématique des formes biologiques de Raunkiaer

Structure des axes	Formes biologiques							
	Phanérophytes				Chamé-phytes	Hémi-crypto-phytes	Géophytes	Thérophytes
	Mega	Meso	Micro-phanérophytes	Nano-phanérophytes				
Lianescents			*Ampelosicyos.* *Xerosicyos.* *Seyrigia*	*Zombitsia ?*		0	*Kedrostis laxa.* *Trochomeriopsis.* *Corallocarpus.* *Zygosicyos.* *Peponium.* *Seyrigia.*	*Zehneria.* *Raphidiocystis.* *Lemurosicyos.* *Cayaponia.* Esp. cultivées. Esp. introduites.
Non lianescents		*Dendrosicyos* (1)		*Xerosicyos.* *Seyrigia.*	*Seyrigia.*		*Zombitsia ?*	

(1) *Dendrosicyos*, le seul arbre de la famille des Cucurbitacées est endémique de Socotra : il fut signalé à Madagascar, mais sa présence y est douteuse.

Source : MNHN, Paris

Les *Seyrigia gracilis* Keraudren et *S. Humbertii* Keraudren (pieds ♂), gardent leurs rameaux entre deux floraisons. Celles-ci ont lieu irrégulièrement et n'ont aucun rapport avec la périodicité des saisons parisiennes. Parfois, les extrémités des tiges assez grêles, ne supportent pas l'humidité atmosphérique de nos climats et se fanent.

Les pieds ♂ et ♀ de *Seyrigia* et de *Xerosicyos*, transplantés dans les serres de M. MARNIER-LAPOSTOLLE à Saint-Jean-Cap-Ferrat et dans les serres de l'Université de Heidelberg par les soins de M. RAUH, fleurissent presque régulièrement et leurs appareils végétatifs gardent leur vitalité.

Il faut signaler qu'il n'existe, à Madagascar, aucune Cucurbitacée à mode de vie particulier (épiphytes, saproparasites, bryoïdes, hélohydrophytes); ces formes biologiques sont absentes de la famille.

c. *Tableau récapitulatif.*

Si l'on tente de classer les Cucurbitacées malgaches, la principale insuffisance du système de RAUNKIAER apparaît surtout dans la non distinction — à un niveau majeur — de la forme « liane » comme équivalente de « phanérophyte », car on ne peut faire figurer, dans un tableau particulier, les lianes succulentes. A Madagascar, celles-ci sont nombreuses dans cette famille et dans plusieurs autres (Asclépiadacées, Apocynacées, Passifloracées, etc.). C'est pourquoi, tout en conservant la classification de RAUNKIAER, nous avons superposé, dans les tableaux, les deux caractères biologiques essentiels des Cucurbitacées de Madagascar : la lianescence et la succulence (tableaux 5 et 6).

2. LES ORGANES SOUTERRAINS.

Les organes souterrains constituent très souvent la seule partie pérennante de l'appareil végétatif. Sur le plan biologique, il est important de connaître non seulement la structure de ces organes, leur position par rapport à l'appareil végétatif aérien et par rapport au milieu-support (substrat) mais aussi leur origine.

A Madagascar, des organes souterrains furent observés chez 18 espèces appartenant à 12 genres.

a. *Caractères morphologiques.*

Les genres étudiés à Madagascar permettent de définir 4 types d'organes souterrains.

Organes souterrains allongés et fasciculés

Ce type s'observe chez les plantes suivantes : *Zombitsia lucorum, Xerosicyos Danguyi, X. Perrieri, X. Decaryi, Cayaponia africana* var. *madagascariensis, Ampelosicyos Humblotii, Sechium edule, Telfairia pedata* (fig. **21**, 4).

L'épaississement de ces organes peut atteindre 2 à 3 cm; le plus souvent, l'enfoncement des différentes parties est oblique à partir de la surface du sol. Leur profondeur est certainement de l'ordre de plusieurs mètres et leur longueur peut être considérable. Chez le *Xerosicyos Perrieri* et le *Zombitsia lucorum*, nous avons déterré jusqu'à plus de 5 m de ces organes sans que le diamètre ait diminué. Il nous a été impossible, faute de moyens appropriés, de connaître exactement le volume de l'appareil souterrain de ces plantes par rapport aux parties aériennes. Chez les jeunes pieds de *Xerosicyos*, probablement nés par division des axes charnus hypogés, il se forme très tôt un fascicule d'organes souterrains qui ne s'épaississent pourtant que très progressivement. La culture en serre a confirmé cette dernière observation.

Source : MNHN, Paris

Organes souterrains épaissis, renflés en tubercules, naissant d'un axe hypogé horizontal à structure de tige (*Peponium betsiliense. P. hirtellum*)

L'appareil souterrain du *Peponium hirtellum* est constitué par un ensemble de tubercules allongés, pouvant dépasser 50 cm de long. Au « collet » du pied principal (fig. **21**, 1) se forme un tubercule volumineux, long de 20-25 cm, d'un diamètre de 4-5 cm, et se terminant par une partie plus fine, atteignant plus de 50 cm. Du «collet» part également un axe horizontal renflé (tiges souterraines), qui, après une course d'une quinzaine de centimètres, presque à la surface du sol, va donner naissance à une tige aérienne accompagnée d'un nouveau tubercule semblable au précédent, et ainsi de suite jusqu'à 5 ou 6 tubercules. Ceux-ci peuvent être soit entiers, soit munis d'étranglements et présenter parfois un aspect moniliforme (pl. VII, 2).

Tubercules naissant localement sur un appareil souterrain fasciculé (*Seyrigia, Kedrostis, Corallocarpus, Trochomeriopsis*)

De la surface du sol, chez le *Seyrigia multiflora* (fig. **21**, 2), part un ensemble d'éléments allongés mais épais (4-6 ou plus), qui, quelques centimètres plus profondément, se renflent en tubercules plus ou moins gros, généralement oblongs ou ovoïdes-oblongs, les plus gros atteignant 8 cm de long et 5 cm de diamètre. De ces tubercules partent quelques éléments filiformes qui s'enfoncent dans le sol (pl. VII, 1, 3).

Appareil subaérien tubéreux et volumineux (*Zygosicyos, Xerosicyos pubescens*)

Il s'agit chez le *Zygosicyos tripartitus*, d'un organe que l'on peut assimiler à un tubercule typique; il porte, en un point central, des bourgeons végétatifs. Ce tubercule affecte la forme d'une galette d'une vingtaine de cm de diamètre et de 4-5 cm d'épaisseur. De la partie inférieure part un complexe (en apparence radiculaire), de type fasciculé. Le tubercule du *Xerosicyos pubescens*, connu seulement par deux exemplaires dans les jardins de Tsimbazaza, à Tananarive, a la forme d'une double pyramide (fig. **21**, 5, 6).

Les tubercules des pieds ♂ et ♀ du *Zygosicyos* sont semblables et demeurent subaériens.

b. *Caractères anatomiques.*

Les coupes transversales et longitudinales ont été effectuées dans des organes souterrains prélevés sur le terrain et appartenant à des plantes adultes. De plus, nous avons pu suivre le développement et la croissance de l'appareil souterrain du *Trochomeriopsis diversifolia* depuis la germination de la graine jusqu'au jeune plant de 4 ans. Nous avons donc pratiqué des coupes transversales et longitudinales sur les diverses parties de cette plante à des différents stades du développement.

— Étude anatomique d'une plante obtenue à partir de graines germées en étuve (âge maximum, 2 mois) [fig. **22**].

Niveau 1 :

Structure absolument typique d'une *racine jeune*, tétrarche, alternance du xylème et du phloème, différenciation centripète. Cette structure n'est visible que sur une très petite partie de la plantule et se modifie rapidement en quelques jours.

Source : MNHN, Paris

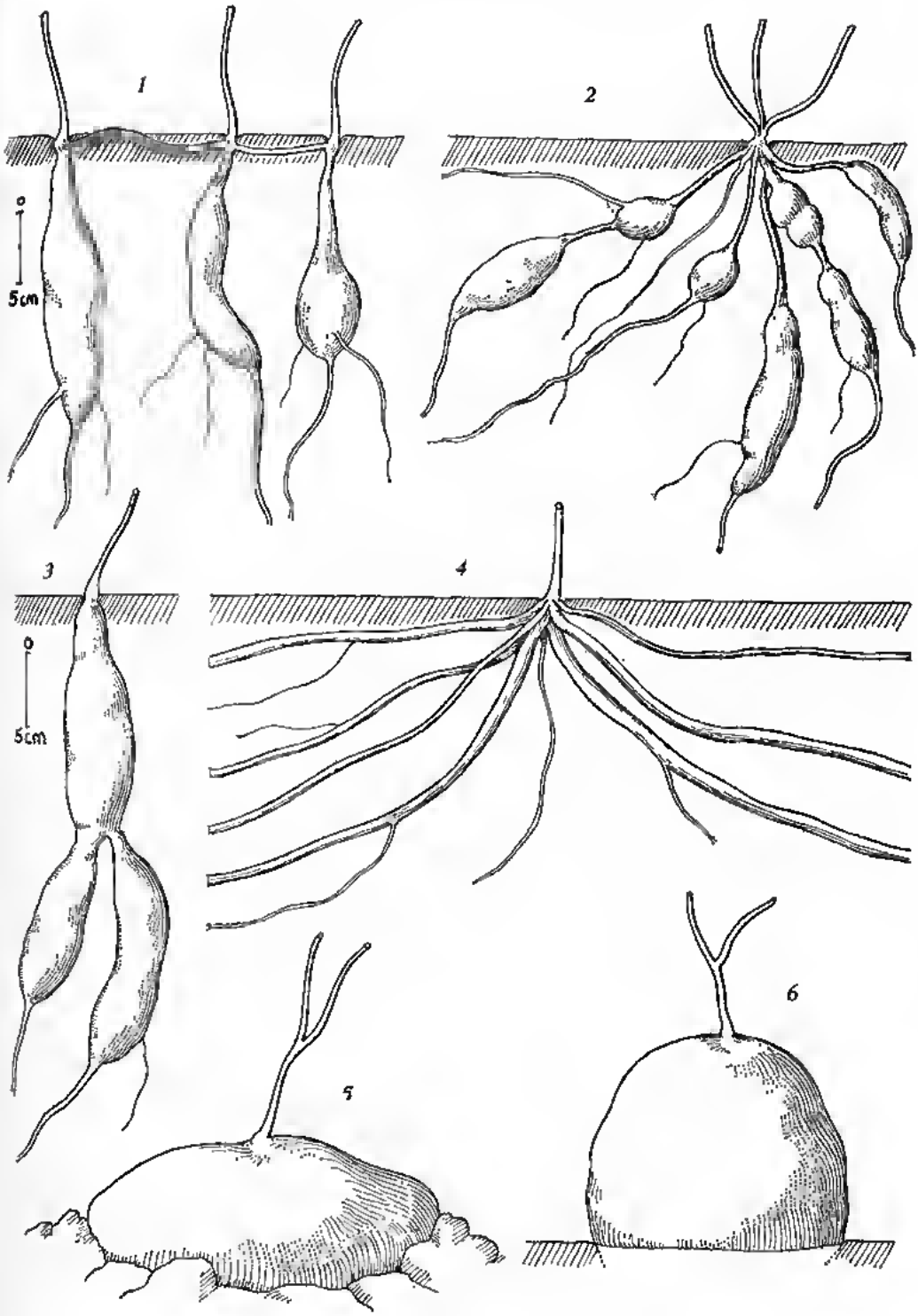


FIG. 21. — Appareils souterrains

1. *Peponium hirtellum*;
2. *Seyrigia Bosseri*;
3. *Trochomeriopsis diversifolia*;
4. *Xerosicyos Danguyi*;
5. *Zygosicyos tripartitus*;
6. *Xerosicyos pubescens*.

Source : MNHN, Paris

Niveau 2 :

Résorption des vaisseaux de la phase alterne centripète, mais quelques-uns de ces vaisseaux (les plus gros), peuvent continuer à être fonctionnels (1 ou 2 par îlots), et on observe alors une orientation en « étoile » des cellules parenchymateuses annexes. Le développement considérable des îlots vasculaires en phase tangentielle surtout en phase superposée centrifuge fait apparaître, conjointement à la résorption des vaisseaux de la première phase, une *structure superposée* rappelant celle d'une tige.

Niveau 2′ :

Il correspond au même niveau que 2, mais les coupes ont été effectuées dans un très jeune tubercule (3 mois). Dans ce cas, le développement centrifuge s'est accentué, le phloème superposé au xylème, forme des ensembles qui se rejoignent au centre de l'organe, séparés par des rayons de parenchyme. Il n'y a pas de liber interne.

Ces *structures superposées* sont très semblables à celles que l'on observe dans les tiges âgées. Elles correspondent incontestablement à la modification de régions qui ont eu, au début, une structure semblable au niveau 2. On retrouve la même structure dans la partie supérieure de ce même tubercule, niveau que nous avons appelé 2″.

Niveau 3 :

On y constate un épaississement considérable de l'axe, la disparition presque totale des structures primaires et un grand développement des structures superposées. Il y a parfois multiplication du nombre d'ensembles formés par le phloème et le xylème et maintien de quelques vaisseaux de xylème, isolés, avec développement, autour de ceux-ci, de parenchyme disposé en étoile.

Niveau 4 :

Hypocotyle avec un cercle unique de faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux.

Niveau 5 :

Jeune tige avec un cercle de faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux.

Une coupe effectuée dans une jeune tige plus âgée que la précédente montre deux cercles de faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux, selon le schéma classique des tiges de Cucurbitacées.

— Étude anatomique d'un pied âgé de 4 ans, obtenu à partir de germination (fig. 23).

Niveau 1 :

Organe souterrain blanc, sans assise protectrice externe, 2 mm de diamètre. On y trouve une structure superposée identique à celle notée précédemment en 2′ et 2″. Cette structure correspondrait à la *structure superposée de racine* décrite par van Tieghem à propos du *Cucurbita Pepo*, plante annuelle.

Niveau 2 :

Organe souterrain très épaissi, de 20 à 50 mm de diamètre. L'organe est entouré d'une couche externe subérifiée et il y a multiplication du nombre d'îlots constitués de phloème superposé au xylème par dislocation des 5 îlots superposés

Source : MNHN, Paris

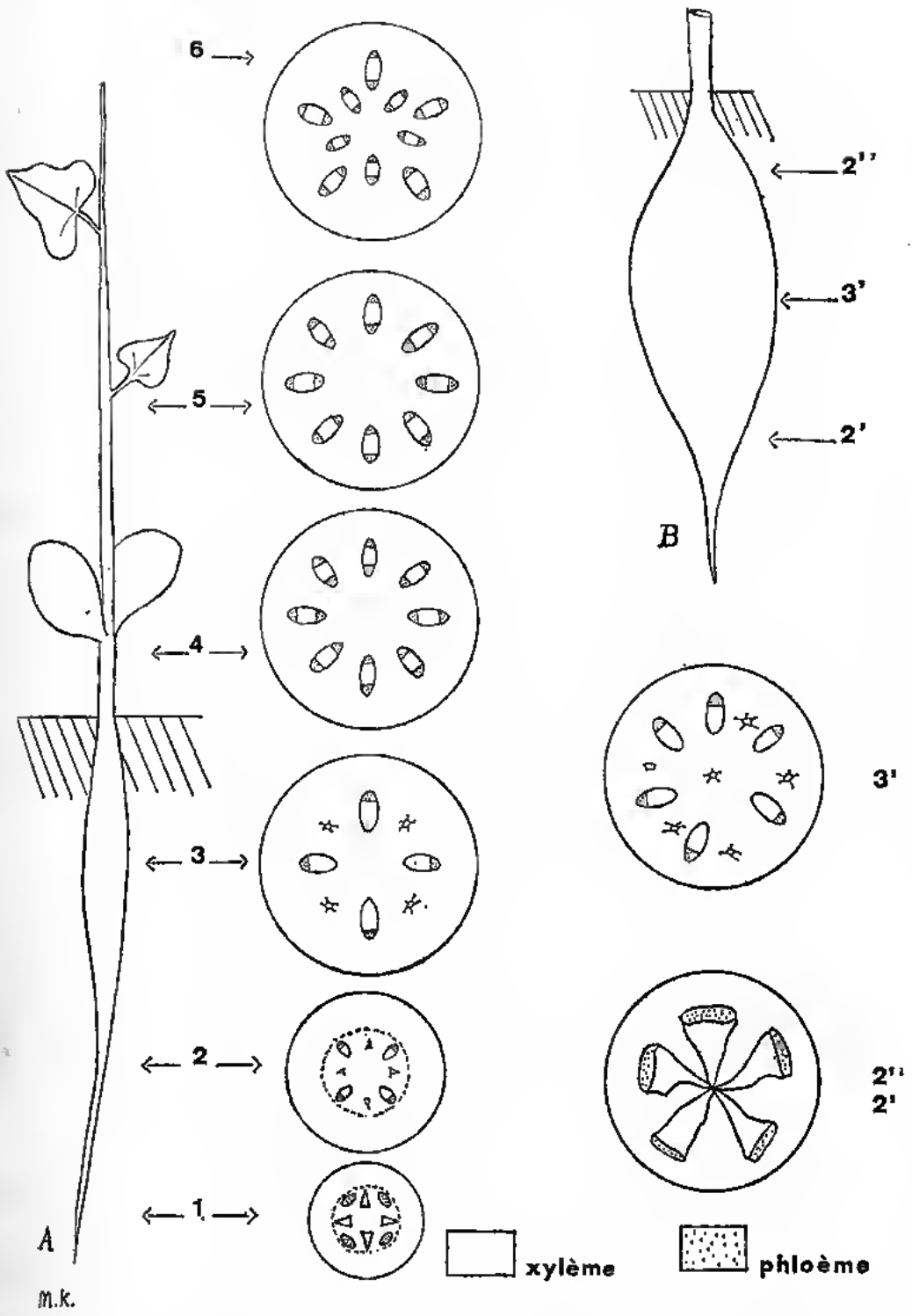


Fig. 22. — Coupes anatomiques schématiques réalisées sur des plants du *Trochomeriopsis diversifolia*.

A. Un jeune plant âgé de 2 mois environ porte encore les cotylédons, les premières feuilles mais pas encore de vrille. Au niveau 3, on distingue quelques îlots de xylème entre les faisceaux cribro-vasculaires.

B. Jeune plant plus âgé (4 mois). Aux niveaux 2' et 2'' on retrouve la même structure, et au niveau 3' une structure semblable à celle du niveau 3 sur le plant A.

Source : MNHN, Paris

primitifs (en 1). Ces îlots sont souvent jointifs vers le centre de l'organe mais il n'y a pas de liber interne.

Cette organisation correspond exactement à l'évolution des niveaux 2' et 2" du tubercule de 3 mois.

Niveau 3 :

Structure classique de tige âgée : dislocation des faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux selon des lignes radiales, l'ensemble de la coupe est occupé par ces faisceaux, il n'y a qu'un seul cercle et l'anneau de sclérenchyme est fractionné en 5 parties.

Cette coupe est très semblable à celles que l'on observe chez quelques lianes herbacées ou ligneuses (SCHENCK, 1893), par exemple *Begonia fruticosa* Kt., *Aristolochia triangularis* Cham. et Schl. et aussi des Cucurbitacées comme *Wilbrandia verticillata* Cogn. et *Anisosperma passiflora* (Vell.) Manso.

Niveau 4.

Tige relativement jeune (quelques mois) développée à partir d'une souche plus âgée. On y trouve le schéma classique avec deux cercles de faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux et un cercle continu de sclérenchyme.

c. *Étude anatomique d'organes souterrains prélevés sur le terrain.*

++ *Organes non renflés en tubercules.*

Zombitsia lucorum (fig. 24, B) :

— zone externe subérifiée;

— anneau continu et régulier de sclérenchyme;

— 5 îlots de tissus conducteurs (phloème superposé au xylème), disposés, radialement à partir du centre de la coupe. Le xylème est formé de gros vaisseaux dont le diamètre atteint 30 μ, alignés les uns au-dessus des autres. Ils sont entourés de fibres ligneuses simpliciponctuées, de parenchyme ligneux et de parenchyme ligneux cellulosique;

— du parenchyme sépare les îlots les uns des autres;

— il n'y a pas de parenchyme médullaire.

Il faut noter la présence d'une zonation très nette dans l'élaboration des éléments du xylème; ceci évoque l'existence d'une relation entre la formation des vaisseaux et le climat contrasté de la région où pousse cette plante (petits vaisseaux en période de sécheresse). Le *Zombitsia lucorum* appartient au domaine de l'Ouest, de type assez sec, ne recevant de pluies qu'au cours d'une seule saison.

Ampelosicyos Humblotii (fig. 24, D) :

— zone externe subérifiée;

— fibres sclérenchymateuses péricycliques;

— 5 îlots de tissus conducteurs (phloème superposé au xylème) disposés radialement à partir du centre de la coupe; ils se divisent en deux à 1 mm environ de ce centre. Les vaisseaux atteignent 0,3 mm de diamètre, ils sont entourés de fibres ligneuses simpliciponctuées avec, parfois, quelques traces de parenchyme ligneux cellulosiques.

Cette structure est semblable à celle du *Zombitsia lucorum*.

Lemurosicyos variegata (fig. 24, A) :

— zone externe subérifiée très mince;

— parenchyme renfermant quelques fibres sclérenchymateuses;

Source : MNHN, Paris

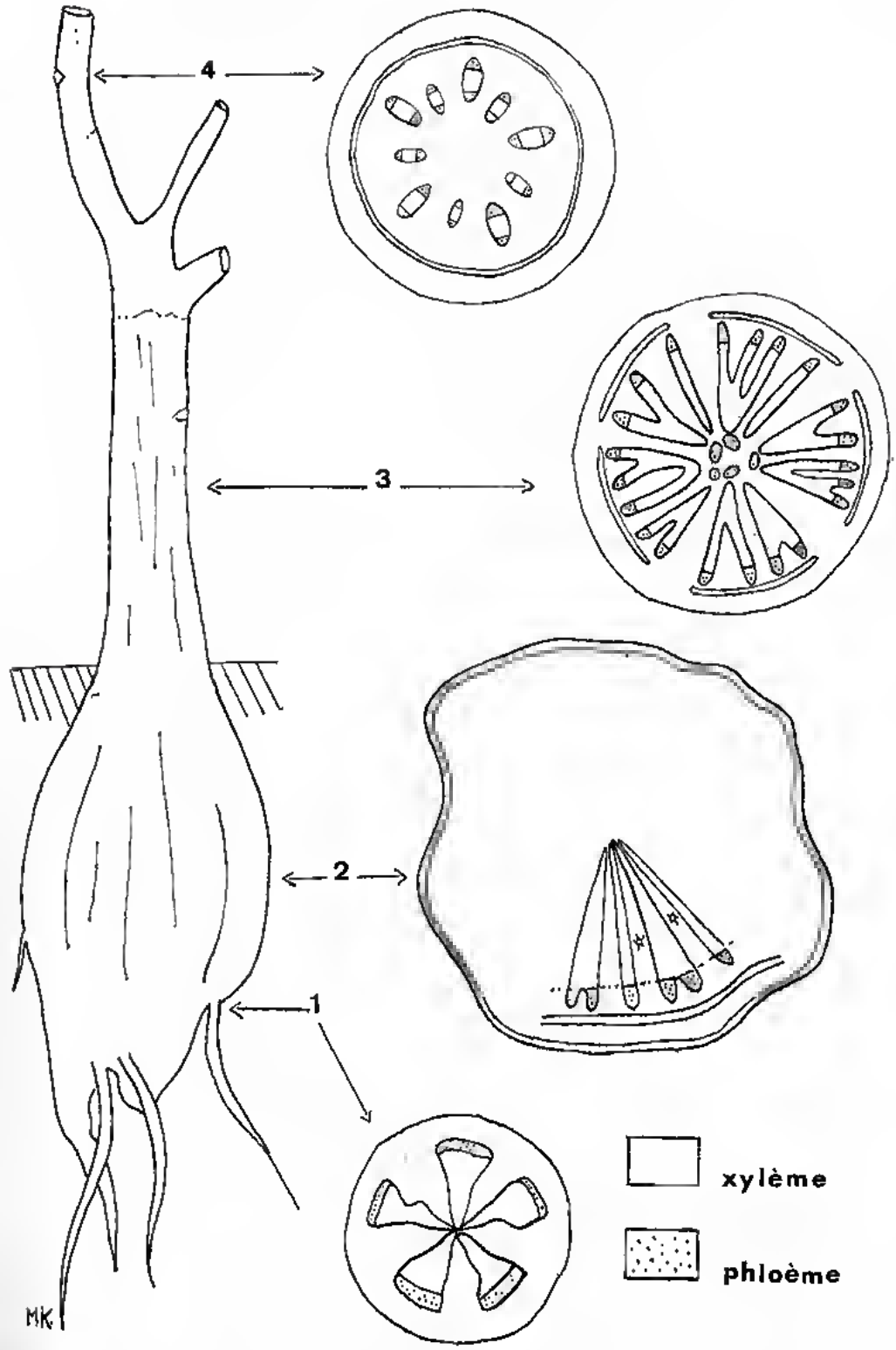


Fig. 23. — Coupes anatomiques schématiques réalisées sur un pied de *Trochomeriopsis diversifolia* âgé de 4 ans et à différents niveaux

1. Structure étoilée, 5 faisceaux cribro-vasculaires.
2. Au milieu de l'appareil souterrain la coupe fait apparaître de nombreux faisceaux cribro-vasculaires séparés par du parenchyme au milieu duquel on distingue quelques îlots de xylème. A la périphérie un anneau continu de sclérenchyme.
3. Vieille tige montrant de nombreux faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux et un anneau discontinu de sclérenchyme.
4. La jeune tige montre la disposition classique des faisceaux cribro-vasculaires bicollatéraux dans les tiges de Cucurbitacées, ici chez le *Trochomeriopsis*, présence d'un anneau continu de sclérenchyme.

Source : MNHN, Paris

— au centre de la coupe un massif de tissus conducteurs (xylème au centre, phloème superposé et vers la périphérie). Les vaisseaux sont accompagnés de fibres ligneuses simpliciponctuées;

— pas de parenchyme médullaire.

Zygosicyos tripartitus (fig. 24, C) :

(Les coupes ont été effectuées dans les organes filiformes qui sortent du tubercule.)

— zone subéreuse externe;

— fibres sclérenchymateuses péricycliques en anneau presque continu;

— 3 îlots de xylème partent du centre et se divisent en deux ou plusieurs branches vers la périphérie. Du phloème se superpose aux « ramifications » de xylème. Chaque îlot conducteur est formé de vaisseaux, de fibres ligneuses simpliciponctuées et de parenchyme ligneux cellulosique;

— il n'y a pas de parenchyme médullaire.

Xerosicyos Danguyi (fig. 24, E) :

— zone externe subérifiée;

— parenchyme renfermant des sclérites formant un anneau presque continu;

— 5 massifs de xylème partent du centre, ils se dédoublent en deux vers la périphérie. Ce xylème est formé de vaisseaux de taille moyenne alternant avec des zones de vaisseaux de petite taille, tous à ponctuations latérales fusiformes, accompagnés de fibres trachéides simpliciponctuées. 10 massifs de phloème se superposent au xylème;

— des zones de parenchyme larges et renfermant des grains d'amidon séparent les îlots de tissus conducteurs.

L'alternance de gros et de petits vaisseaux dans le xylème est plus accentué que chez le *Zombitsia lucorum*. Le *Xerosicyos Danguyi* subit également les brutales variations saisonnières du climat.

Dans toutes ces coupes, il faut noter qu'on ne retrouve pas de formations comparables aux schémas classiques des structures primaires de tiges et de racines. En effet, il n'y a pas de trace du xylème primaire; seul le xylème secondaire a une grande extension. Par contre, on peut assimiler à du phloème primaire les îlots assez écrasés et externes par rapport au phloème secondaire.

++ *Organes souterrains renflés en tubercules.*

Seyrigia multiflora (pl. VIII, 1) :

— zone externe subérifiée;

— parenchyme sans particularités;

— le centre de la coupe est occupé par 10 îlots de tissus conducteurs. Au centre de chaque îlot 1 ou 2 vaisseaux de xylème, entourés par un cambium circumfasciculaire et par du phloème très réduit;

— les îlots les plus périphériques ont du phloème bien développé et on distingue nettement l'assise cambiale qui, dans ces îlots les plus externes, n'est plus circumfasciculaire;

— l'ensemble de la coupe est occupé par un parenchyme contenant des grains d'amidon.

Source : MNHN, Paris

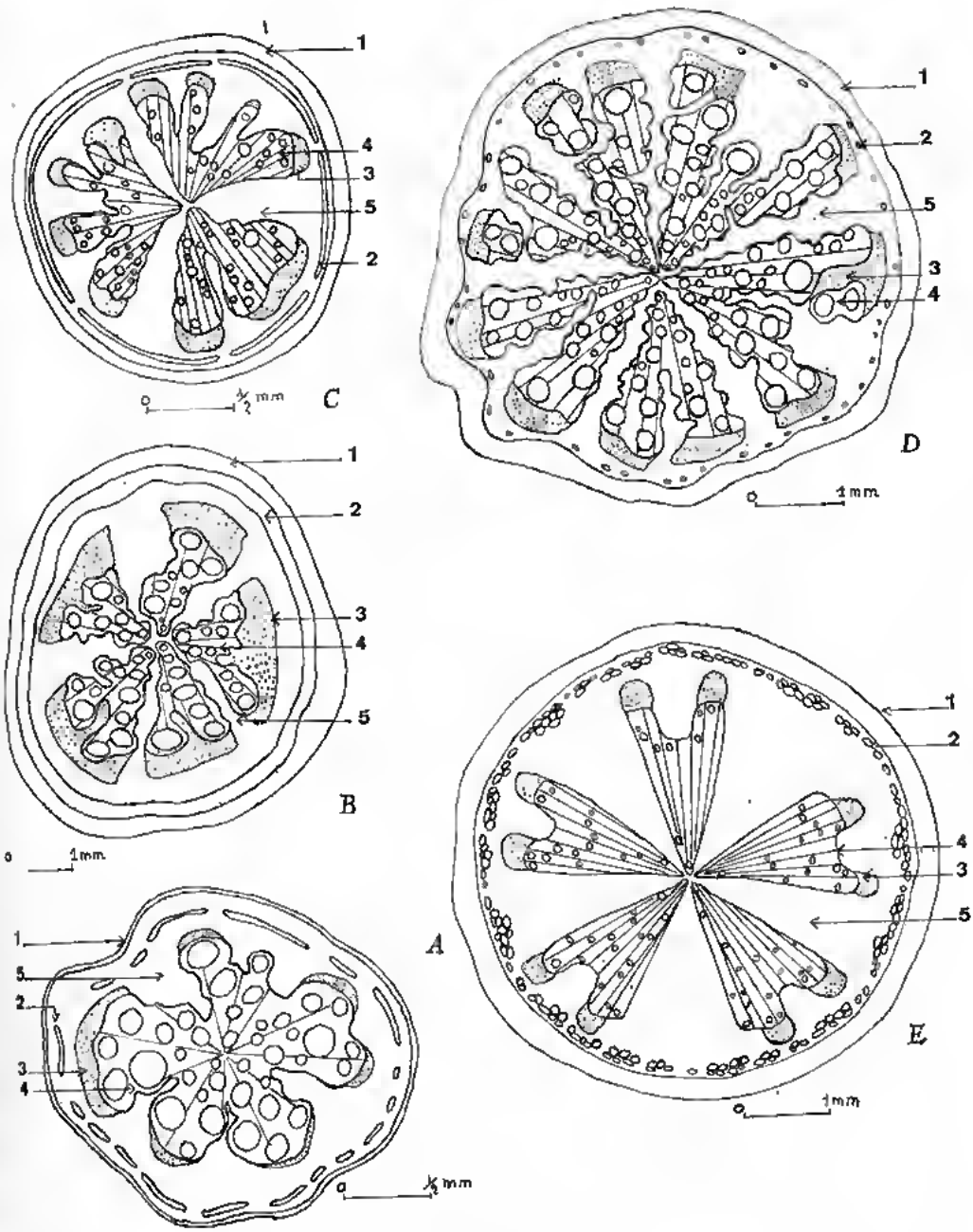


FIG. 24. — Coupes transversales schématiques de l'anatomie des organes souterrains de 5 genres endémiques de Cucurbitacées malgaches.

A. Lemurosicyos variegata;
B. Zombitsia lucorum;
C. Zygosicyos tripartitus;
D. Ampelosicyos Humblotii;
E. Xerosicyos Danguyi.

1. Zone subérifiée; 2. Sclérenchyme ou fibres selérenchymateuses péricycliques; 3. Phloème; 4. Xylème; 5. Parenchyme séparant les îlots de tissus conducteurs.

Source : MNHN, Paris

L'accumulation de substances de réserve dans ce jeune tubercule explique la présence du cambium périfasciculaire autour de chaque vaisseau du centre de la coupe. L'accroissement de l'axe en épaisseur provoque une disposition très caractéristique (en toile d'araignée) des cellules parenchymateuses autour des îlots vasculaires.

Corallocarpus Grevei (pl. VIII, 2) :

— zone externe subérifiée;
— parenchyme peu développé;
— 5 îlots de tissus conducteurs disposés sur un seul cercle. On y distingue du xylème formé de vaisseaux et de parenchyme ligneux cellulosique surmonté de phloème secondaire et de phloème primaire, le plus externe et presque complètement résorbé;
— assise cambiale bien marquée;
— au centre de la coupe, un ou deux gros vaisseaux entourés de cambium périfasciculaire;
— entre les îlots conducteurs, la dilatation des tissus parenchymateux est importante; ces tissus contiennent de l'amidon.

Des coupes effectuées dans les parties les plus distales de cet organe souterrain montrent, outre les 5 îlots de tissus conducteurs, des vaisseaux de xylème isolés et alternés avec les précédents. Dans ces mêmes coupes on distingue encore les épaississements latéraux caractéristiques des cellules de l'endoderme.

De l'ensemble des observations précédentes il est apparemment malaisé de tirer une interprétation homogène. Cependant, l'examen des structures aux différents niveaux des organes souterrains et d'âges variés chez le *Trochomeriopsis diversifolia*, confirme qu'il y a de grandes différences dans la répartition des tissus.

On doit, de cette étude, retenir les faits suivants :

— la disposition des massifs de tissus dans les organes souterrains n'est jamais identique à celle que l'on note dans l'appareil aérien épicotylé. En particulier, on ne retrouve pas les *deux cercles si typiques de faisceaux*, ceux-ci toujours *bicollatéraux;*

— toutefois, on trouve des structures en apparences semblables dans des tiges âgées et dans des organes souterrains âgés. Mais dans le deuxième cas nous n'avons pas mis en évidence de *liber interne;*

— la disposition, sur un seul cercle, des îlots de tissus conducteurs (jeune organe souterrain) ne se retrouve que dans l'*hypocotyle;*

— la partie aérienne des organes tubérisés, à enfouissement peu profond, et la zone périphérique de la plupart de ces organes souterrains, possèdent une zone externe subérifiée, bien développée, qui ne se retrouve pas sur les tiges aériennes même âgées;

— seule une partie minime (quelques millimètres), aux extrémités apicales des organes souterrains, présente une *structure primaire typique de racine*, avec une assise pilifère parfois considérablement développée et donnant un feutrage extrêmement dense de radicelles. Le passage de la structure alterne à une structure superposée assez semblable à celles des tiges, se fait très rapidement;

— on peut retrouver, même sur des organes souterrains déjà volumineux, les traces des épaississements caractéristiques des cellules de l'endoderme;

— les éléments conducteurs alternes (phase centripète), disparaissent rapidement par écrasement ou bien se maintiennent sous forme d'un très petit îlot correspondant à une orientation étoilée des cellules du parenchyme. Les vaisseaux qui se développent ultérieurement (superposés et centrifuges) vont se trouver en position typiquement

Source : MNHN, Paris

interne par rapport aux éléments du phloème, ce qui conduit à une *disposition superposée* rappelant la structure d'une tige âgée;

— dans tous ces organes souterrains, les structures complexes qu'on y observe résulteraient de la superposition d'éléments d'origine *caulinaire* et d'éléments d'origine *racinaire;*

— la structure « en étoile » des organes renflés en tubercules (type *Seyrigia, Corallocarpus*), correspondrait à une forte accumulation, à certains niveaux, de substances de réserve.

Ainsi que le souligne E. Boureau (1954-1957), citant les travaux de Duchaigne (1951) à propos d'une espèce annuelle, le *Cucurbita Pepo,* on observe apparemment qu'une « *structure tige est représentée alors que nous sommes toujours dans la racine* ». Van Tieghem (1872), avait aussi donné de l'appareil souterrain de la Courge, un schéma où la structure superposée était interprétée également comme celle d'une racine ayant subi de profondes modifications. D'après nos observations, et d'après ce que nous avons noté sur le Melon au cours de l'évolution de la plantule, nous pensons que l'organe étudié par Van Tieghem était plutôt d'origine hypocotylaire que racinaire; en effet, sur cette plante annuelle, dont les axes n'évoluent pas de façon complexe, la présence nette de liber interne paraît être un bon élément de discrimination.

Naturellement, on ne peut, à propos de plantes vivaces de régions désertiques ou très sèches, accorder, comme le fit Gérard (1881) une grande importance au changement d'épiderme entre les organes de structures racinaires et ceux de structures caulinaires. Gérard n'étudia en fait que des formes annuelles (*Cucumis Melo, Cucurbita maxima*).

On doit, d'autre part, noter comparativement que chez l'*Adenia glauca* (Passifloracées) dont la souche tubérisée est très semblable extérieurement à celle du *Trochomeriopsis diversifolia,* les cicatrices des cotylédons se trouvent placées sur la zone épaissie, ce qui n'est pas le cas chez la deuxième de ces plantes.

Ainsi, les organes souterrains des Cucurbitacées vivaces étudiées à Madagascar doivent être considérés comme ayant une origine mixte : à la fois hypocotylaire et racinaire. L'absence de liber interne et d'un double cercle de faisceaux cribro-vasculaires évoque à la fois la structure des racines évoluées et celle des parties basales de tiges de plusieurs années. Dans un cas il n'y a pas de liber interne, dans l'autre il a été écrasé et finalement totalement résorbé. D'autre part, il ne faut pas exclure, dans les conditions naturelles, un enfouissement progressif de la zone hypocotylée pour de nombreuses espèces vivaces.

d. *Observations écologiques.*

Un appareil souterrain très développé constitue un moyen efficace de résistance aux conditions défavorables du milieu. Le principal facteur qui puisse intervenir, à Madagascar, est la sécheresse (chaleur forte monopériodique, courte saison des pluies).

C'est pourquoi nous avons effectué quelques observations rapides sur le terrain. Naturellement les résultats ne peuvent être qu'indicatifs, le matériel d'étude étant très rare et difficile à récolter. D'autre part, il ne fut pas possible de réaliser une expérimentation suivie.

Nous avons donc cherché quelles pouvaient être, dans la nature, les réserves en eau contenues dans les appareils souterrains. Les organes récoltés furent desséchés à l'air dans les conditions naturelles. Cette diminution de poids est consécutive, pour la plus grande part, à une perte d'eau mais peut aussi traduire, dans une faible proportion, l'action de fermentations ou de transformations biochimiques diverses au niveau cellulaire.

On remarque dans ce tableau un fait étonnant : la perte en eau, après 150 jours, est pour les tubercules de 6 espèces, supérieure à 70 %, alors que la perte en eau est

Source . MNHN, Paris

nulle chez le *Zygosicyos tripartitus*. Dans ce dernier cas, l'extraordinaire résistance peut se comprendre si l'on songe que le tubercule presque aérien, subit, dans son biotope même, l'action des facteurs externes.

TABLEAU 7

Diminution de poids, par perte d'eau, des organes souterrains

Matériel	Poids frais	Observations			
		Après 60 jours (1)	Perte	Après 150 jours (2)	Perte
	g	g	%	g	%
Corallocarpus Grevei	24	10	58	7	70
Peponium betsiliense	138	14	89	14	89
Peponium hirtellum	395	68	83	68	83
Seyrigia Bosseri	19	8	57	2,65	85
Seyrigia multiflora	98	19	80	12	90
Trochomeriopsis diversifolia	300	165	45	68	74
Zygosicyos tripartitus	932	932	0	932	0

(1) Pesées faites à Madagascar.
(2) Pesées faites à Paris.

Le renflement de l'appareil souterrain est un fait assez courant chez les Cucurbitacées sauvages; les deux espèces de l'Europe occidentale tempérée, le *Bryonia dioica* et l'*Ecballium Elaterium* ont des organes souterrains renflés, charnus, très importants par rapport aux parties herbacées aériennes.

Les *Marah* d'Amérique du Nord, et spécialement le *Marah fabacea* (Naud) Green (= *Megarrhiza californica* Torr.) possèdent des tiges annuelles naissant de gros tubercules fusiformes ou ovoïdes. Au Mexique, le *Microsechium ruderale* Naud. est connu pour son appareil souterrain, utilisé comme savon.

A Madagascar nous avons trouvé une Cucurbitacée sans fleurs, avec uniquement des gros fruits pénoniformes contenant de grosses graines que nous n'avons pu rapporter à aucun genre (matériel insuffisant). Mais les tiges sortaient de tubercules aériens en surface, pouvant atteindre près d'un mètre de diamètre.

Actuellement, il n'existe pas de travail synthétique qui permette d'établir une comparaison à l'échelle mondiale. L'exemple des espèces de Madagascar confirme que les Cucurbitacées à organes souterrains charnus pérennants ne sont pas strictement limitées aux territoires les plus désertiques.

3. La lianescence.

La lianescence correspond à une spécialisation anatomique et fonctionnelle soit des axes (tiges primaires), soit des rameaux secondaires.

Ce type biologique peut se manifester chez des plantes herbacées ou ligneuses et apparaître dans les familles les plus diverses. Certains genres fournissent des lianes ligneuses sous les climats tempérés (*Clematis*, Renonculacée, *Hedera*, Araliacée, en Europe; *Menispermum*, Ménispermacée et *Cocculus*, Ménispermacée, par exemple,

Source : MNHN, Paris

en Amérique), mais ces végétaux existent surtout dans les zones intertropicales, plus spécialement dans les forêts de type équatorial. A Madagascar on trouve, dans les forêts de l'Ouest, quelques grandes lianes qui atteignent la cîme des arbres (*Entada gigas, Strongylodon,* Légumineuses). On sait que certaines grandes lianes ligneuses présentent des structures anormales. Ces structures ne semblent pas pouvoir être interprétées, selon M. Obaton (1957), comme résultant de « l'adaptation au milieu », mais auraient une réelle stabilité qui permet de les considérer comme liées à la différenciation phylogénique.

A. Zimmermann (1922) a étudié l'anatomie de nombreux genres de Cucurbitacées et n'a pas signalé — hormis une grande variation dans la dispersion du liber interne — de discontinuité dans les divers tissus. Le fait que presque toutes les Cucurbitacées soient des lianes pouvait *a priori,* suggérer que l'on y rencontrait des types de structures variées. Vraisemblablement, il n'en est rien car la majeure partie des espèces ont un appareil aérien herbacé et non ligneux.

Nous avons signalé précédemment (d'après Schenck, 1892-1893), que l'on retrouve dans de nombreuses lianes, appartenant à des familles variées, une anatomie semblable dans les tiges aériennes : *Begonia fruticosa* Kt., *Aristolochia triangularis* Cham., etc.

Observations sur quelques espèces malgaches.

Comme la plupart des Cucurbitacées malgaches sont des lianes, nous avons essayé d'établir entre elles des distinctions de port mais, en réalité, le classement obtenu demeure très arbitraire. Il ne peut véritablement servir de point de départ à une argumentation biologique ou écologique. Au stade adulte, il y a deux sortes de lianes :

— lianes érigées-accrochées (exemple : *Lemurosicyos, Seyrigia, Corallocarpus*);
— lianes rampantes (*Citrullus, Cucurbita*).

On remarque que chez presque toutes les espèces (sauf peut-être chez le *Seyrigia Humbertii*), il existe à l'état jeune un stade rampant. Lorsque le jeune plant aura trouvé un support, il s'accrochera et grimpera dans la végétation environnante.

Les vrilles constituent les organes d'accrochage des Cucurbitacées mais elles sont absentes chez quelques genres : *Ecballium* (genre méditerranéen), *Dendrosicyos* et *Myrmecosicyos* (genres endémiques africains) par exemple. Chez l'*Acanthosicyos horridus* Naud. (Angola, Sud-Ouest africain), les vrilles sont également absentes mais la présence, à chaque nœud, de deux épines, constitue un caractère très particulier dans ce genre.

Toutes les espèces malgaches ont des vrilles. Celles-ci sont formées :

— soit d'une seule branche, *vrilles simples;*
— ou de deux branches, *vrilles bifides;*
— ou de plus de deux branches, *vrilles multifides.*

Dans les vrilles multifides, la bifurcation se fait presque toujours à partir d'un seul point.

Le tableau 8 indique la répartition systématique des différents types de vrilles chez les Cucurbitacées malgaches.

Bien que les caractères des vrilles ne soient pas utilisés directement en systématique, on peut constater qu'aux genres endémiques malgaches correspondent plutôt des vrilles simples, alors que les formes bifides ou multifides demeurent plus fréquentes chez les genres introduits ou à large répartition.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 8

Morphologie des vrilles

	Simples	Bifides		Multifides
		Égales	Inégales	
Ampelosicyos Humblotii			+	
Ampelosicyos meridionalis	+			
Ampelosicyos scandens	+			
Benincasa hispida				+
Cayaponia africana var. madagascariensis				+
Citrullus Colocynthis		+		+
Citrullus lanatus		+		+
Corallocarpus (3 sp.)	+			
Cucumella cinerea	+			
Cucumis (3 sp.)	+			
Cucurbita maxima				+
Kedrostis (6 sp.)	+			
Lagenaria (2 sp.)		+		
Lemurosicyos variegata	+			
Luffa (2 sp.)		+		
Momordica (2 sp.)	+			
Muellerargia Jeffreyana	+			
Oreosyce africana	+			
Peponium betsiliense	+			
Peponium Boivini	+			
Peponium hirtellum		+		
Peponium Humbertii		+		
Peponium laceratum			+	
Peponium Perrieri			+	
Peponium Poissonii			+	
Peponium racemosum		+		
Peponium Seyrigii	+			
Raphidiocystis brachypoda	+			
Sechium edule		+		
Seyrigia (4 sp.)	+			
Telfairia pedata		+		
Trichosanthes Anguina	+			
Tricyclandra Leandrii	+			
Trochomeriopsis diversifolia	+			
Xerosicyos (4 sp.)		+		
Zehneria (8 sp.)	+			
Zombitsia lucorum	+			
Zygosicyos hirtellus	+	+		

Des études récentes (TRONCHET, 1941), ont montré que l'épiderme des vrilles de la Bryone étaient munies de cellules tactiles. Chez le *Cayaponia africana var. madagascariensis*, il existe des ensembles cellulaires formant des sortes de ventouses à la surface des vrilles.

Source : MNHN, Paris

L'apparition de la lianescence de la tige et des vrilles se fait à des stades de développement différents chez les diverses espèces. En général, les premières vrilles ne se développent pas avant que les jeunes plants aient acquis 5 à 10 feuilles. La lianescence qui peut, chez les genres *Corallocarpus*, *Kedrostis*, *Lemurosicyos* par exemple, se manifester dès le stade à 3 ou 4 feuilles, semble plus tardive chez d'autres espèces : *Seyrigia Humbertii*, *Seyrigia Bosseri* et *Trochomeriopsis diversifolia*.

Il faut rappeler ici, bien qu'un tel type soit une exception et n'existe pas à Madagascar, le cas des vrilles bifides, aux extrémités aplaties en surface d'adhérence que l'on rencontre chez le *Macrozanonia macrocarpa* (Blume) Cogn. de l'Insulinde. Le développement de ces organes se fait également assez tardivement.

4. La succulence.

La présence de « plantes grasses » est certainement l'un des traits les plus originaux qui caractérisent les Cucurbitacées de Madagascar.

La succulence (ou crassulescence) des végétaux correspond à l'enrichissement de certaines cellules ou de certains organes en sucs susceptibles de fixer et de retenir l'eau, même si les conditions externes favorisent une évaporation intense.

De telles dispositions peuvent s'étendre à tous les organes aériens des plantes, mais, le plus souvent, ce sont les axes caulinaires et les feuilles qui acquièrent la succulence. Ce type biologique ne semble pourtant représenté que dans un nombre relativement faible de familles (une vingtaine environ, Asclépiadacées, Liliacées, Crassulacées, Vitacées, etc.).

Les plantes grasses occupent presque toujours des stations sèches, et on les considère comme particulièrement typiques des zones subdésertiques. Si l'on exclut les Cactées, les Fouquiéracées, les Didiéréacées, les Ficoïdées, dont tous les représentants sont succulents et subtropicaux, la crassulescence dans les autres familles, demeure un phénomène plus rare. La seule grande famille renfermant de nombreuses plantes grasses en régions tempérées est celle des Crassulacées.

A Madagascar, la succulence se manifeste chez deux genres endémiques de Cucurbitacées mais elle affecte des organes différents. Chez les *Seyrigia*, la tige est charnue et lianescente. Cette tige principale, aphylle à l'état adulte (de minuscules feuilles tri- ou palmatiséquées se développent seulement sur les très jeunes plants), peut atteindre jusqu'à 10 m de long et se ramifier irrégulièrement pour former un enchevêtrement très complexe de rameaux (*Seyrigia gracilis*).

Par contre, le *Seyrigia Humbertii* forme, à l'état jeune, des touffes de rameaux dressés, puis quelques-uns se transforment en rameaux lianescents et s'accrochent. Chez le *Seyrigia gracilis* et le *Seyrigia multiflora*, les rameaux, épais de 2-4 mm, subcylindriques à l'état frais, laissent apparaître des côtes dès qu'il y a dessication. Chez les *Seyrigia Humbertii* et *Bosseri*, les rameaux, plus larges (6-10 mm) que dans les deux espèces précédentes sont toujours profondément sillonnés.

Les tiges des *Seyrigia multiflora*, *S. Humbertii* et *S. Bosseri* sont couvertes d'une pubescence plus ou moins dense et plus ou moins laineuse, parfois localisée dans les sillons (pl. IX, 3, 4).

Chez les *Xerosicyos*, la succulence n'affecte que les limbes foliaires. Les *Xerosicyos Danguyi*, *X. Perrieri* et *X. Decaryi* ont un limbe très entier, à contour subcirculaire ou elliptique, sans sinus à l'insertion du pétiole, à nervures totalement invisibles sur le frais (limbes trop charnus), et parfaitement glabres. L'épaisseur du limbe peut atteindre 45 mm pour un diamètre rarement supérieur à 50 mm et la cuticule est épaisse, vernissée et brillante (pl. IX, 1, 2).

Chez le *Xerosicyos pubescens*, les feuilles ovales-elliptiques, atténuées et finement acuminées au sommet, sont entièrement recouvertes d'un tomentum laineux très dense, mais le limbe est charnu.

Source : MNHN, Paris

Un essai de dessication, dans les conditions naturelles, nous a donné les résultats suivants : (durée de l'expérience, 3 mois).

	Poids frais	Poids après dessication	Perte
	g	g	%
Xerosicyos Danguyi	266	31	84
Xerosicyos Perrieri	117	18	84

La succulence des Cucurbitacées n'est pas en corrélation comme c'est le cas chez les Cactées, les Didiéréacées et certaines Euphorbes crassulescentes, avec l'apparition d'épines. Cependant, on doit rappeler l'existence d'une Cucurbitacée arbustive épineuse, non succulente, dans les déserts du Sud-Ouest africain : *l'Acanthosicyos horridus.*

On peut comparer ces plantes succulentes et inermes (*Xerosicyos* et *Seyrigia*) à d'autres végétaux appartenant aux familles les plus variées. La convergence de forme est parfois tellement marquée qu'il est extrêmement difficile de reconnaître sur le terrain, ou en herbier, des plantes stériles.

Nous avons vu précédemment que les répartitions de ces deux genres crassulescents demeurent caractéristiques et se limitent au domaine méridional de l'île ou remontent un peu dans le domaine de l'Ouest (sec).

Convergences de formes à Madagascar.

Seyrigia :

Cette forme de succulence ne semble pas avoir reçu, jusqu'à présent, de dénomination particulière dans la terminologie descriptive des formes biologiques. On la trouve pourtant réalisée dans plusieurs familles. Ainsi le *Seyrigia Bosseri* présente des caractères morphologiques externes tout à fait comparables à ceux de certains *Cissus* (*C. quadrangularis* L., Vitacée), et à ceux des deux espèces endémiques du genre *Notonia* (Composée).

Il existe, de même, une nette convergence de forme entre le *Seyrigia gracilis* et l'*Adenia subsessiliflora* H. Per. (Passifloracée). Nous avons, sur le terrain, récolté des échantillons de cette plante, sans examiner les fleurs, en la considérant, à première vue, comme un *Seyrigia gracilis.*

La tige parfois marbrée du *Seyrigia multiflora* rappelle celles de quelques Asclépiadacées aphylles (*Cynanchum, Platykaeleba*).

Ces diverses plantes succulentes, aphylles et lianescentes peuvent se rencontrer dans un même biotope (végétation xérophile du Sud de Madagascar).

Xerosicyos :

Un certain nombre de liane charnues possèdent comme 3 espèces de ce genre, des feuilles épaisses, à nervures peu apparentes sur le frais, à contour circulaire ou elliptique, leur donnant l'aspect de pièces de monnaie. A Madagascar, des *Senecio* aux formes étranges entrent dans cette catégorie : les feuilles du *Senecio crassissimus* H. Humb. rappellent celles du *X. Danguyi* et les feuilles du *Senecio Saboureaui* H. Humb. celles du *Xerosicyos Perrieri.*

Les tiges lianescentes de certaines Asclépiadacées australiennes du genre *Hoya* portent des feuilles semblables à celles des *Xerosicyos* crassulescents.

Source : MNHN, Paris

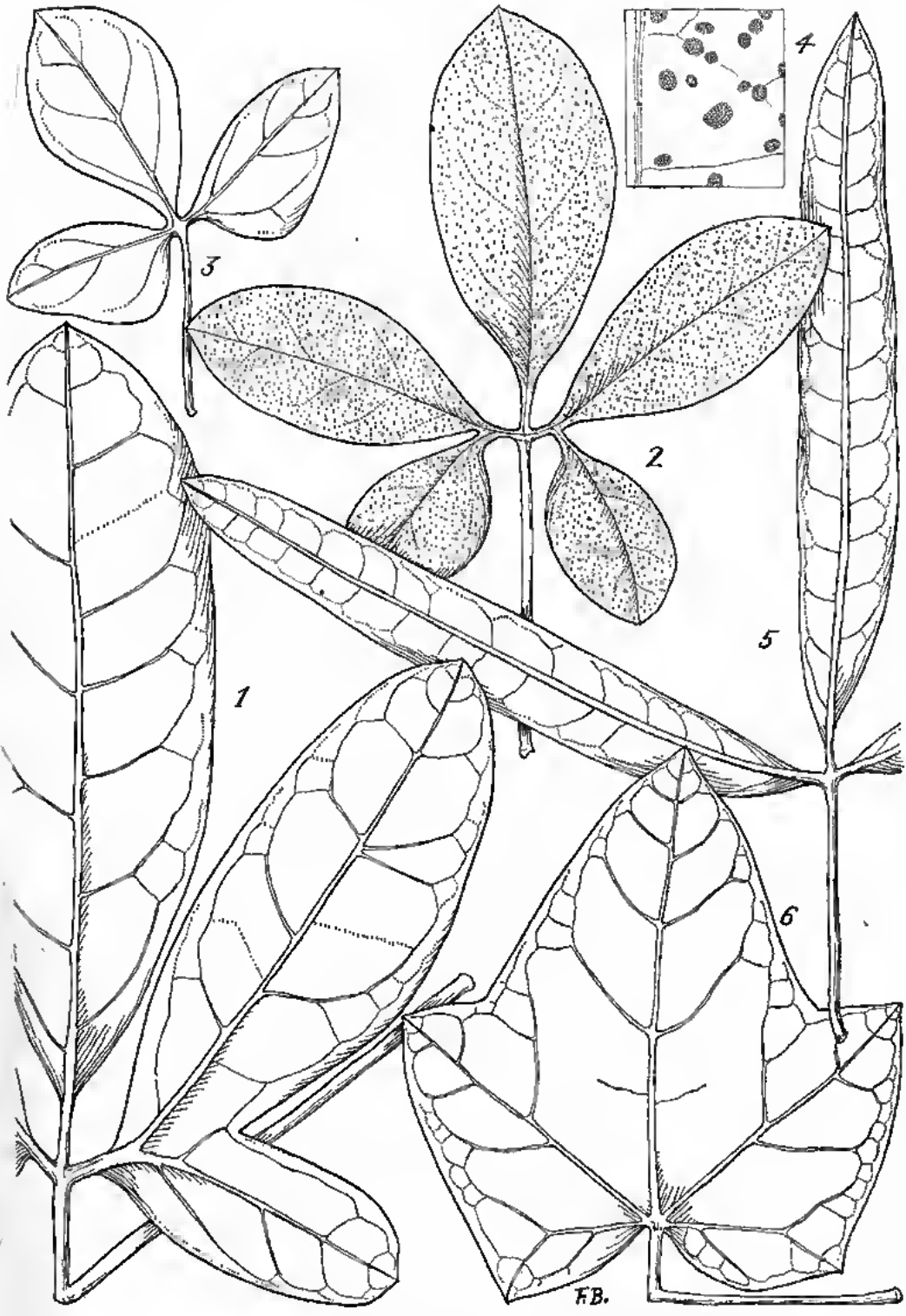


FIG. 25. — Variation de la forme des feuilles chez le *Trochomeriopsis diversifolia*

Les feuilles ont été prélevées sur les échantillons d'herbier suivants :

1. Perrier de la Bâthie, 17961 (♂) ; 2. 3. M. Keraudren, 639 (♂) ; 4. Un détail de la face inférieure du limbe montrant les petites écailles calcaires qui rendent la feuille scabre ; 5. Perrier de la Bâthie, 15869 (♀) ; 6. Humbert, 19075 (ster.) [toutes les feuilles x 2/3].

Source : MNHN, Paris

5. Variation et variabilité.

Beaucoup d'espèces présentent, par rapport aux définitions données pour chacune d'elles par les systématiciens, un éventail de « formes » que l'on peut attribuer soit à des phénomènes conduisant à des unités inférieures stables facilement définies, soit simplement à ce que l'on a coutume de nommer le polymorphisme.

On admet, aujourd'hui, qu'un polymorphisme qui souvent ne justifie pas la distinction d'unités taxinomiques, répond néanmoins à des manifestations liées à une réaction de la plante à des facteurs internes ou externes. Ainsi, les phénomènes de polyploïdie n'apportent que rarement des éléments autorisant la distinction de taxons différents. D'autre part, la vicariance se traduit parfois, chez une même espèce, par des différences morphologiques à peine décelables.

Nous considérons comme *variabilité*, l'apparition dans une population, ou sur un individu, ou dans un ensemble rapporté à une seule espèce, de caractères présentant des différences *instables*, non analysables ou dont on ne saisit pas la raison.

Quant à la *variation*, elle correspond à l'apparition sur un lot d'individus rapportés à une même espèce, de caractères particuliers, *stables*, mais ne justifiant pas la distinction d'unités systématiques de rang spécifique (couleur des graines, formes écologiques, polyploïdie).

Dans les Cucurbitacées de Madagascar, nous avons rencontré quelques exemples de variabilité et de variation.

Polymorphisme foliaire.

Les limbes foliaires du *Trochomeriopsis diversifolia* (espèce répartie dans tout l'Ouest et le Sud de la Grande-Ile), présentent des formes extrêmement variées :

— triangulaires, sub-entiers, cordés à la base;
— à silhouette de feuille de lierre ou de platane;
— à 3 lobes identiques ou le plus souvent un lobe médian simple et deux lobes latéraux auriculés extérieurement (presque à 5 lobes).

Les bords des limbes sont toujours entiers mais les lobes peuvent avoir des formes et des tailles très variées : lobes allongés-elliptiques (3-15 cm de long sur 2 cm de large), lobes obovales ou rhomboïdaux-subspatulés (fig. 25).

Tous ces types de feuilles peuvent se rencontrer sur un même individu et à des niveaux très variés (variabilité), quelque soit l'âge de la tige. Par contre nous avons trouvé des individus dont les feuilles sont toutes d'un seul type.

Chez le *Zehneria Perrieri* (fig. 26) et le *Kedrostis elongata* nous retrouvons des cas semblables.

Nous avons essayé d'expliquer ce polymorphisme lorsque celui-ci semble être lié à un phénomène de variation.

Les jeunes pieds de *Trochomeriopsis* (1 à 10 feuilles) possèdent surtout des feuilles à limbes indivis, palmatilobés. Ce caractère peut se retrouver, plus rarement il est vrai, sur des tiges âgées. Mais de telles feuilles indivises n'apparaissent pas spécialement sur les parties distales de la plante adulte (en voie de développement). Ainsi l'échantillon Seyrig 712 *b*, constitué par les extrémités supérieures d'une « grosse liane à tige ligneuse souple » (note du collecteur), présente de petites feuilles à 3-5 lobes, mesurant 3 cm sur 1 cm.

On ne peut donc véritablement interpréter la présence de feuilles indivises comme un caractère lié aux tiges jeunes en voie de développement. Mais la présence sur de très jeunes pieds, de feuilles entières, pourrait être considérée comme une forme de jeunesse.

Source : MNHN, Paris

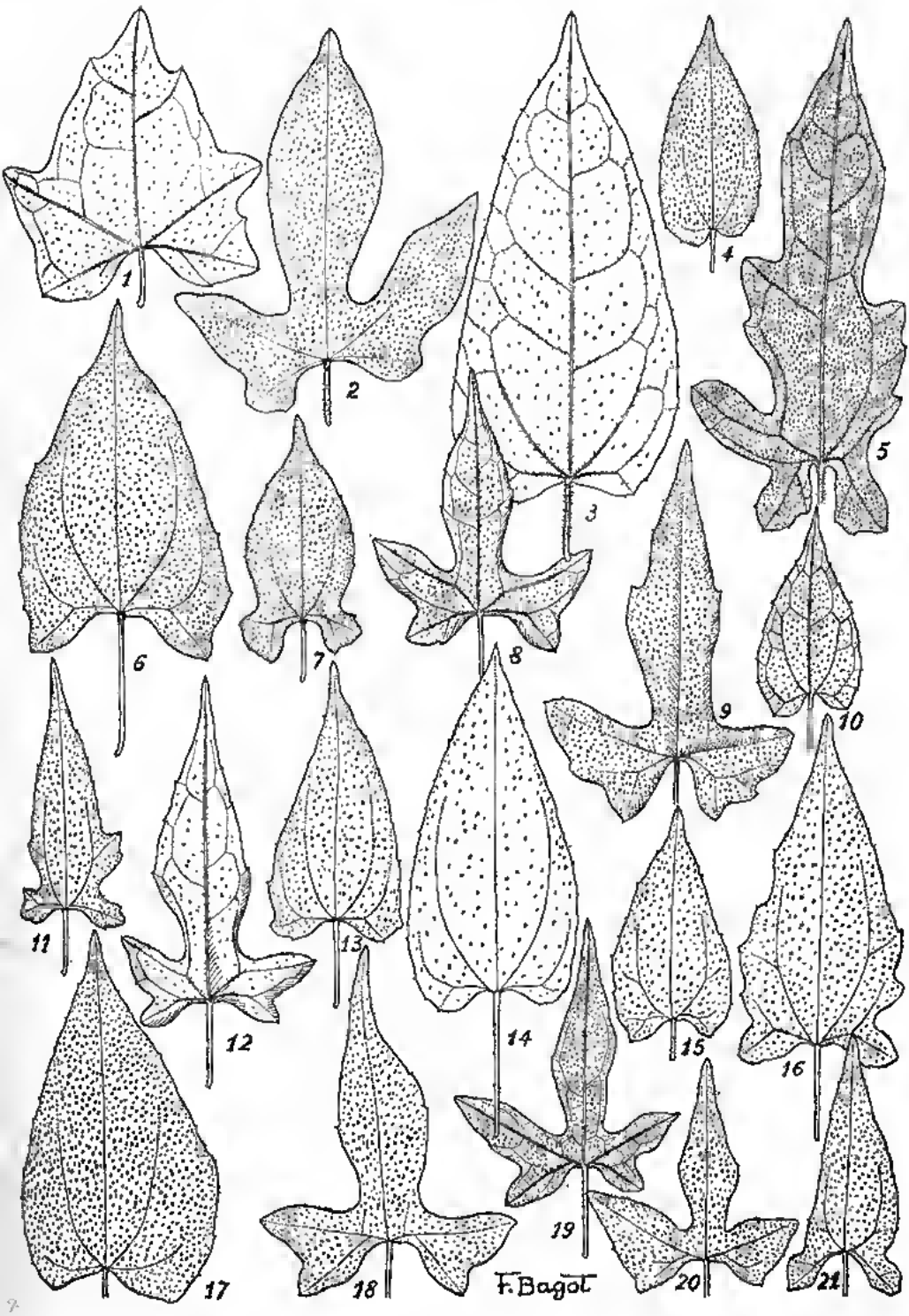


FIG. 26. — Variation de la forme des feuilles chez le *Zehneria Perrieri*

1. 2. Herbier du Jardin Botanique de Tananarive 2936; 3. 4. PERRIER de la BÂTHIE 18072; 5. BARON 2620; 6. 7. 8. 9. 10. BARON 1186; 11. 12. 13. BOSSER 13624; 14. BENOIST 1219; 15. 16. Service Forestier 96; 17. BARON 1330; 18. 19. BARON 3843; 20. 21. BARON 3843 (toutes les feuilles × 2/3).

Source . MNHN, Paris

A la lumière des travaux de NITSCH, KURTZ, LIVERMAN et WENT (1952), nous avions pensé que cette variabilité aurait pu correspondre à un dimorphisme sexuel lié, par exemple, à une action irrégulière des facteurs externes. Mais nos observations n'ont pas permis de confirmer cette hypothèse : le *Trochomeriopsis diversifolia* est dioïque. Si les pieds ♂ sont beaucoup plus nombreux que les pieds ♀, on ne peut trouver une relation entre la forme des feuilles et le sexe de l'individu.

Le *Zehneria Perrieri* par contre est monoïque, c'est pourquoi nous ne pouvons retenir une variabilité en relation avec le sexe puisque chez cette plante à feuilles très variées, on trouve sur un même individu des fleurs ♂ et des fleurs ♀.

Chez le *Trochomeriopsis diversifolia*, les formes de feuilles n'ont pas de relation avec la variation du nombre chromosomique (*polyploïdie*, phénomène de *variation*).

De même il n'y a pas de corrélation entre polymorphisme foliaire et la coloration des téguments des graines. Par contre, on remarque qu'aux plantes à $2n = 48$ correspondent des graines à téguments gris, aux plantes à $2n = 24$, $2n = 36$, correspondent des graines à téguments beige clair. On peut donc admettre une variation à l'intérieur de l'espèce.

L'examen de la distribution géographique et des biotopes, n'a pu apporter d'argument valable pour expliquer ces phénomènes.

De plus il n'existe aucun lien entre le polymorphisme foliaire de certaines espèces du genre *Zehneria* et le polymorphisme des grains de pollen signalé également dans quelques espèces de ce genre.

Un essai de traduction en « diagramme de dispersion symbolique » (méthode d'ANDERSON), n'apporte pas de précisions même si on lie aux phénomènes de variabilité morphologique les éléments écologiques ou chorologiques.

— Autres manifestations de la variabilité et de la variation.

Une des particularités de la famille est de produire des fruits pouvant avoir les formes et les tailles les plus variées : Calebasses (*Lagenaria*), Coloquintes (*Citrullus Colocynthis*). Ces phénomènes peuvent être considérés comme des variations ou des variabilités. Sur le matériel malgache nous n'avons pu étudier ces particularités.

Des strucutres anormales d'androcée ont été signalées et étudiées par H. HUMBERT (1944) chez le genre *Xerosicyos*.

De toutes ces observations nous pouvons conclure que, dans l'état actuel de nos connaissances, on ne peut définir un phénomène interne (origine génétique ou physiologique), pour expliquer le polymorphisme des feuilles chez les Cucurbitacées étudiées.

B. Appareil reproducteur et reproduction sexuée.

1. RÉPARTITION DES SEXES.

Un grand nombre de Cucurbitacées décrites précédemment comme dioïques n'étaient connues en réalité que par des fleurs ♂. Dans de nombreux cas, nos observations ont permis de compléter les connaissances au sujet de la sexualité dans beaucoup de genres malgaches.

Toutes les Cucurbitacées malgaches sont *unisexuées*. La présence de fleurs hermaphrodites a été rarement signalée dans cette famille et les auteurs modernes ne sont pas toujours d'accord sur ce sujet. Chez le genre asiatique monospécifique *Benincasa*, cultivé et trouvé exceptionnellement à Madagascar, les staminodes des fleurs ♀ peuvent être fertiles.

Les Cucurbitacées malgaches comprennent des espèces *monoïques* ou *dioïques*. Sur les 63 espèces étudiées à ce propos avec une certaine sûreté, nous avons dénombré 17 genres monoïques, groupant 36 espèces : *Ampelosicyos*, *Cayaponia*, *Citrullus*, *Corallocarpus*, *Cucumella*, *Cucumis*, *Cucurbita*, *Lemurosicyos*, *Lagenaria*, *Luffa*,

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 9

Forme des loges staminales et répartition des sexes

Forme des loges	Répartition des sexes	
	Dioïques	Monoïques
Étamines à loges droites ou peu arquées.	*Seyrigia* (4 sp.) *Telfairia* (1 sp.) *Trochomeriopsis* (1 sp.) *Xerosicyos* (4 sp.) *Zygosicyos* (1 sp.) *Kedrostis* (6 sp.) *Cucumella* (1 sp.)	*Corallocarpus* (3 sp.) *Zehneria* (8 sp.) *Oreosyce* (1 sp.) *Muellerargia* (1 sp.)
Étamines à loges tripliquées.	*Zombitsia* (1 sp.) *Peponium* (11 sp.)	*Trichosanthes* (1 sp.) *Benincasa* (1 sp.) *Cayaponia* (1 sp.) *Cucurbita* (1 sp.) *Citrullus* (12 sp.) *Cucumis* (3 sp.) *Sechium* (1 sp.) *Raphidiocystis* (1 sp.) *Lemurosicyos* (1 sp.) *Momordica* (2 sp.)
Étamines à loges sigmoïdes.	*Lagenaria* (1 sp.)	*Ampelosicyos* (1 sp. certaine) *Lagenaria* (1 sp.) *Luffa* (2 sp.)

7 564016 6

Source : MNHN, Paris

Momordica, Muellerargia, Oreosyce, Raphidiocystis, Sechium, Trichosanthes, Zehneria (8 espèces).

Huit genres sont dioïques : *Peponium, Seyrigia, Telfairia, Tricyclandra, Trochomeriopsis, Xerosicyos, Zygosicyos, Zombitsia.* A ces genres il faut ajouter une espèce de *Zehneria,* le Z. *emirnensis,* seule espèce dioïque de ce genre à Madagascar.

Nous n'avons pas rangé dans ces deux groupes les *Kedrostis,* encore trop peu connus et surtout représentés dans nos herbiers par un matériel incomplet. Cependant ce genre comprend 2 espèces dioïques : le *Kedrostis elongata* et le *Kedrostis Perrieri.*

Nos observations dans la nature nous ont amenée à faire les remarques suivantes :

— le nombre de pieds ♀ est toujours très inférieur au nombre de pieds ♂ (même remarque chez la Bryone);

— il en résulte que (sauf chez les espèces alimentaires), on rencontre peu de sujets fructifiés.

On peut invoquer un certain nombre d'hypothèses pour expliquer la présence ou l'absence de fruits.

1. En raison de la dioécie fréquence, l'homoclinie est impossible. Il faut donc supposer la présence d'un agent extérieur au moment voulu (insectes, vent).

2. Chez les espèces monoïques, la maturité des fleurs ♂ et ♀ se fait presque simultanément (exemple, le *Lemurosicyos* et le *Corallocarpus*). La fécondation se fait normalement et c'est pourquoi l'on rencontre de très nombreux pieds en fruits dans les stations naturelles.

2. La pollinisation.

L'androcée des Cucurbitacées présente des structures très variées en ce qui concerne le nombre et la forme des anthères et des loges.

Sur le plan de la biologie florale, cet androcée ne possède pas de particularités exceptionnelles : dimensions moyennes, généralement inclus dans la coupe florale ou peu saillant en dehors du périanthe, généralement jaune. Mais il est possible que les étamines à loges très contournées (condupliquées) soient sensibles à des conditions externes et internes beaucoup plus larges en ce qui concerne le seuil de rupture des sacs polliniques.

On peut grouper dans un même tableau, les 27 genres de Cucurbitacées en considérant la forme des loges et la séparation des sexes (tableau 9).

En raison de la dioécie et de la monoécie des espèces, un transport de pollen d'une fleur ♀ à une fleur ♂ est obligatoire. Actuellement, rien ne permet d'affirmer, en ce qui concerne les Cucurbitacées, qu'un petit pollen soit plus facilement transporté qu'un pollen de grosse taille. Dans l'étude de palynologie nous avons constaté que les pollens les plus volumineux (*Cayaponia, Cucurbita*) sont hérissés d'aiguilles ou d'aspérités qui leur permettraient, au cours d'un éventuel transport, de se fixer plus facilement qu'un grain peu ornementé. Puisque nous ne pouvons pas établir des rapports précis entre la morphologie des pollens et les phénomènes liés à la fécondation, il était intéressant de rechercher s'il existait des «adaptations» particulières dans la fleur favorisant de ces phénomènes.

Chez certains genres : *Cayaponia, Cucumis, Zombitsia, Benincasa, Oreosyce* et *Zehneria,* la base du style est entourée d'une collerette qui correspond à un organe nectarifère équivalent de ceux décrits par Archangeli (1899) et Knuth (1898) chez certaines Cucurbitacées cultivées.

Dans les cas où de tels organes spécialisés n'existent pas, il y aurait peut être transfert de la fonction nectarifère aux pistillodes et aux staminodes (bien développés chez les genres *Seyrigia* et *Corallocarpus* par exemple).

Source : MNHN, Paris

Si l'entomogamie doit être considérée comme un facteur important dans la fécondation (on a signalé des pollens de Cucurbitacées dans des miels), on ne peut éliminer totalement l'influence du vent.

3. Le fruit, la graine, la dissémination.

Sauf chez les genres *Xerosicyos* et *Zygosicyos* à ovaire semi-infère, les autres genres de Cucurbitacées ont un ovaire infère. Celui-ci contient des ovules plus ou moins nombreux qui peuvent être pendants, dressés (cas les plus rares) ou horizontaux (la plupart des espèces).

Le périanthe est semblable dans les fleurs ♂ et ♀ et des staminodes peuvent occuper, dans quelques espèces et dans les fleurs ♀, la place équivalente des étamines dans la fleur ♂. La structure de la fleur ♀ est stable.

Le fruit.

Nous avons tenté d'expliquer le développement des ovaires qui conduit à l'organisation des fruits. Nous avons souligné que la mise en place de cloisons secondaires complexes avait pour conséquence la formation de fruits (ou diaspores) de structures variées.

Dans ce paragraphe nous considérons ce problème sous l'angle de la biologie dynamique et il nous a semblé utile de faire ressortir les caractères suivants :

— déhiscence et indéhiscence;
— fruits secs et fruits charnus (tableau 10).

TABLEAU 10

Fruits	Secs	Charnus
Déhiscents	*Xerosicyos* *Zygosicyos* *Luffa*	*Corallocarpus* *Momordica* *Raphidiocystis*
Indéhiscents		*Cayaponia, Oreosyce.* *Cucumella, Zehneria.* *Lemurosicyos.* *Kedrostis, Seyrigia.* *Peponium, Zombitsia.* *Trochomeriopsis.* *Muellerargia, Ampelosicyos.* *Tricyclandra,* etc. et toutes les espèces cultivées.

Parmi les espèces à fruits charnus, certaines sont comestibles et possèdent une pulpe épaisse, riche en sucre et en eau : *Cucumis, Cucurbita, Benincasa, Sechium,* etc. Ces plantes jouent un rôle important dans l'alimentation des populations des terres sèches plus ou moins désertiques.

Source : MNHN, Paris

D'autres fruits, malgré leur taille importante (*Kedrostis*, *Peponium*, (fig. 27, 4, 2) et *Trochomeriopsis*, (pl. X, 3) ne nous ont pas paru être goûtés des mammifères ou des oiseaux. D'après des renseignements communiqués par des indigènes, les fruits charnus, rouges et de petite taille, du genre *Corallocarpus*, auraient une nocuité absolue pour les animaux.

Dans les fruits charnus et déhiscents, ceux des *Corallocarpus* sont particuliers : il s'agit d'une sorte de pyxide dont le couvercle est beaucoup plus important que la base (fig. 27, 11 et pl. X, 4). La déhiscence se fait selon une fente circulaire (diamètre du fruit). Chez les deux autres fruits déhiscents et charnus, l'ouverture se fait au moyen de 3 valves (*Momordica*, *Raphidiocystis*).

Les fruits secs déhiscents peuvent avoir une fente distale comme chez les *Xerosicyos* (pl. x, 1) et les *Zygosicyos* (fig. 27, 15, 16) ou un opercule distal (*Luffa*). Aucun de ces fruits ne comporte de dispositif annexe pouvant intervenir dans la dispersion. Seuls le *Raphidiocystis*, *l'Oreosyce* et le *Muellerargia* ont un péricarpe muni d'aspérités et de poils raides assez développés pour que l'on puisse supposer leur accrochage dans la fourrure des animaux (fig. 27, 5, 6, 10).

La graine.

Dans les genres malgaches, la taille des graines varie de 30 mm de long et 18-20 mm de large (*Ampelosicyos*) jusqu'aux très petites graines aplaties des *Zehneria* et des *Cucumis*, environ 5-6 mm de long et 4-5 mm de large (fig. 28); leur tégument peut parfois s'épaissir fortement et donner une enveloppe très résistance (*Ampelosicyos*). Dans quelques cas le tégument est ornementé mais on ne trouve, à Madagascar, aucune graine munie de dispositif d'accrochage.

Cependant, les graines de plusieurs genres gardent, autour du tégument, une membrane très fine, dont l'origine et la signification sont encore mal connues. Il est possible qu'il s'agisse d'une annexe tégumentaire comparable aux véritables arilles (*Peponium*, *Seyrigia*, *Corallocarpus*, *Lemurosicyos*, *Momordica*, *Sechium*, *Kedrostis*). L'existence d'un arille ou d'un arillode chez quelques Cucurbitacées (*Sechium*, *Momordica*, *Echinocystis*, etc.) est attestée par CORNER (1949) qui a invoqué ce caractère à l'appui de ses théories sur l'archaïsme chez les plantes.

Deux genres seulement de Cucurbitacées malgaches possèdent des graines ailées : *Xerosicyos*, *Zygosicyos* (fig. 28, 9, 10). La présence de graines ailées, parfois très fortement (*Zanonia*), se constate dans de nombreuses espèces de Cucurbitacées asiatiques.

Bien qu'il existe des réserves oléagineuses dans beaucoup de ces graines, nous avons pu constater, grâce à des essais de germination échelonnés (1 à 3 ans), que le pouvoir germinatif des Cucurbitacées sauvages de Madagascar pouvait se conserver assez longtemps. Toutefois, la germination des grosses graines riches en huile de l'*Ampelosicyos Humblotii* n'a pu être obtenue expérimentalement.

La dissémination.

Chez les Cucurbitacées, la graine constitue l'élément de dissémination, le fruit n'intervenant comme diaspore que très exceptionnellement.

Certaines espèces ont des fruits contenant plusieurs centaines de graines (*Cucumis*, *Citrullus*), mais ce nombre peut se réduire à une cinquantaine chez le *Trochomeriopsis*, les *Peponium* et seulement à 3-4 chez le *Zygosicyos*, les *Xerosicyos* et les *Seyrigia*.

On pourrait établir des spectres de dispersion qui mettent en jeu une classification basée soit sur la morphologie propre de la graine, soit sur la nature de l'agent de dispersion. Mais dans le cas présent, il serait superflu de dresser ces spectres car, sauf pour

Source : MNHN, Paris

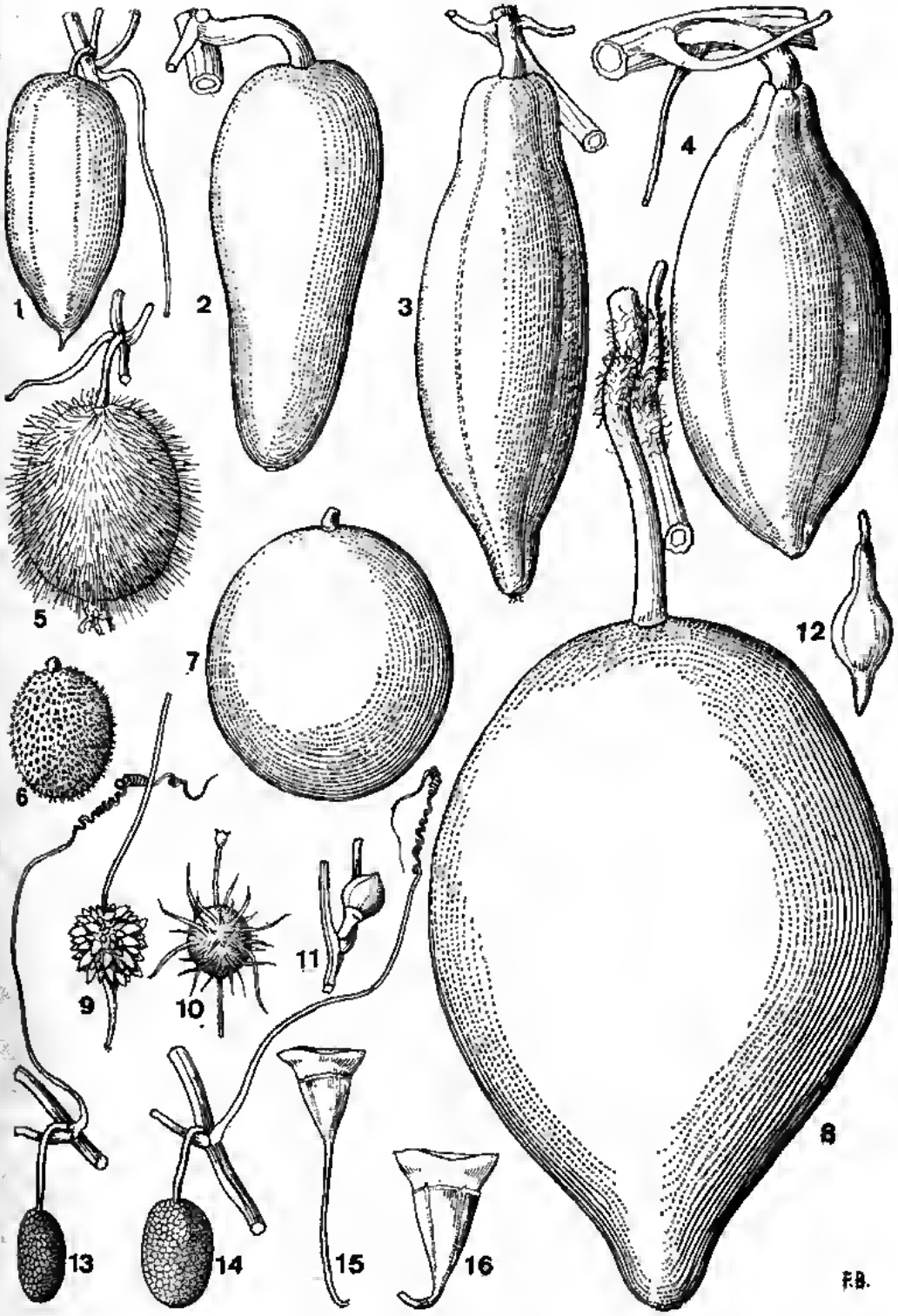


FIG. 27. — Différents types de fruits

1. *Lemurosicyos variegata*; 2. *Peponium Perrieri*; 3. *Trochomeriopsis diversifolia*; 4. *Kedrostis elongata*; 5. *Raphidiocystis brachypoda*; 6. *Oreosyce africana*; 7. *Zombitsia lucorum*; 8. *Ampelosicyos Humblotii*; 9. *Momordica Charantia*; 10. *Muellerargia Jeffreyana*; 11. *Corallocarpus Perrieri*; 12. *Seyrigia gracilis*; 13. *Zehneria emirnensis*; 14. *Cayaponia africana* var. *madagascariensis*; 15. *Xerosicyos Perrieri*; 16. *Zygosicyos tripartitus* (tous ces fruits × 2/3).

Source . MNHN, Paris

un seul genre cyclochore (*Sechium*) et deux genres ptéro-anémochore (*Zygosicyos, Xerosicyos*), toutes les Cucurbitacées malgaches sont des barochores. Ces barochores peuvent être parfois endozoochores (les espèces cultivées) ou autochores (*Raphidiocystis, Momordica*).

4. La germination et la plantule.

La germination des Cucurbitacées n'est connue que dans un nombre assez restreint de genres. On y trouve des genres à germination *hypogée*, d'autres à germination *épigée*. Chez les *Momordica*, il existe des espèces du premier type et des espèces du second type. Les espèces cultivées des genres *Citrullus*, *Cucumis* et *Cucurbita* appartiennent, d'après Hegi (1915) et Zimmermann (1922), au type épigé.

Nos observations apportent à la fois des confirmations aux résultats antérieurs et de nouvelles connaissances sur quelques espèces malgaches dont les graines ont conservé leur pouvoir germinatif assez longtemps pour permettre une série d'expériences.

Germination épigée :

Citrullus Colocynthis, Corallocarpus Grevei, Corallocarpus Perrieri, Lagenaria siceraria, Lemurosicyos variegata, Peponium betsiliense, Peponium hirtellum, Seyrigia Bosseri, Seyrigia gracilis, Seyrigia multiflora, Seyrigia Humbertii, Trochomeriopsis diversifolia.

Germination hypogée :

Un seul exemple malgache, le *Kedrostis elongata*, mais Zimmermann (1922) avait signalé une germination de ce type chez le *Kedrostis heterophylla*.

Rappelons qu'il y a viviparité chez le *Sechium edule*.

Malheureusement nous ne possédons aucun renseignement sur la germination d'un certain nombre de genres présents à Madagascar. La recherche dans la nature de fruits ou de graines fertiles s'est avérée infructueuse (*Xerosicyos, Zygosicyos, Cayaponia, Oreosyce, Muellerargia, Tricyclandra, Raphidiocystis, Cucumella*). La germination n'a pu être obtenue pour l'*Ampelosicyos Humblotii* et le *Zombitsia lucorum*.

Observations expérimentales.

Nous avons fait plusieurs essais de germination soit en terre, soit en étuve (milieu artificiel). Les meilleurs résultats furent obtenus dans une étuve à 28-29° et tous les essais ont été repris, à cette température, à partir de janvier 1961. Le tableau 11, ci-dessous, résume les diverses observations effectuées sur la durée de la conservation du pouvoir germinatif et les temps de germination.

A partir de cette étude nous pouvons faire les remarques suivantes :

— le vieillissement des graines n'a pas eu un effet identique pour les différents genres, bien que tous les lots de graines aient été récoltés, conservés et mis en germination dans des conditions homogènes;

— dans l'ensemble, il a suffi d'un faible nombre d'heures pour que se produise l'éclatement du tégument et l'apparition de la radicule sur des graines placées dans des conditions favorables;

— à une température de 22 à 30° et une humidité saturante, la croissance de la radicule est très rapide chez certaines espèces.

Dans les conditions expérimentales citées, seul le *Trochomeriopsis diversifolia* a montré une grande vitalité. Sur 10 graines, nous avons noté que la radicule atteignait en moyenne 25 mm en 48 heures. Si l'on procède à une amputation de l'extrémité de

Source : MNHN, Paris

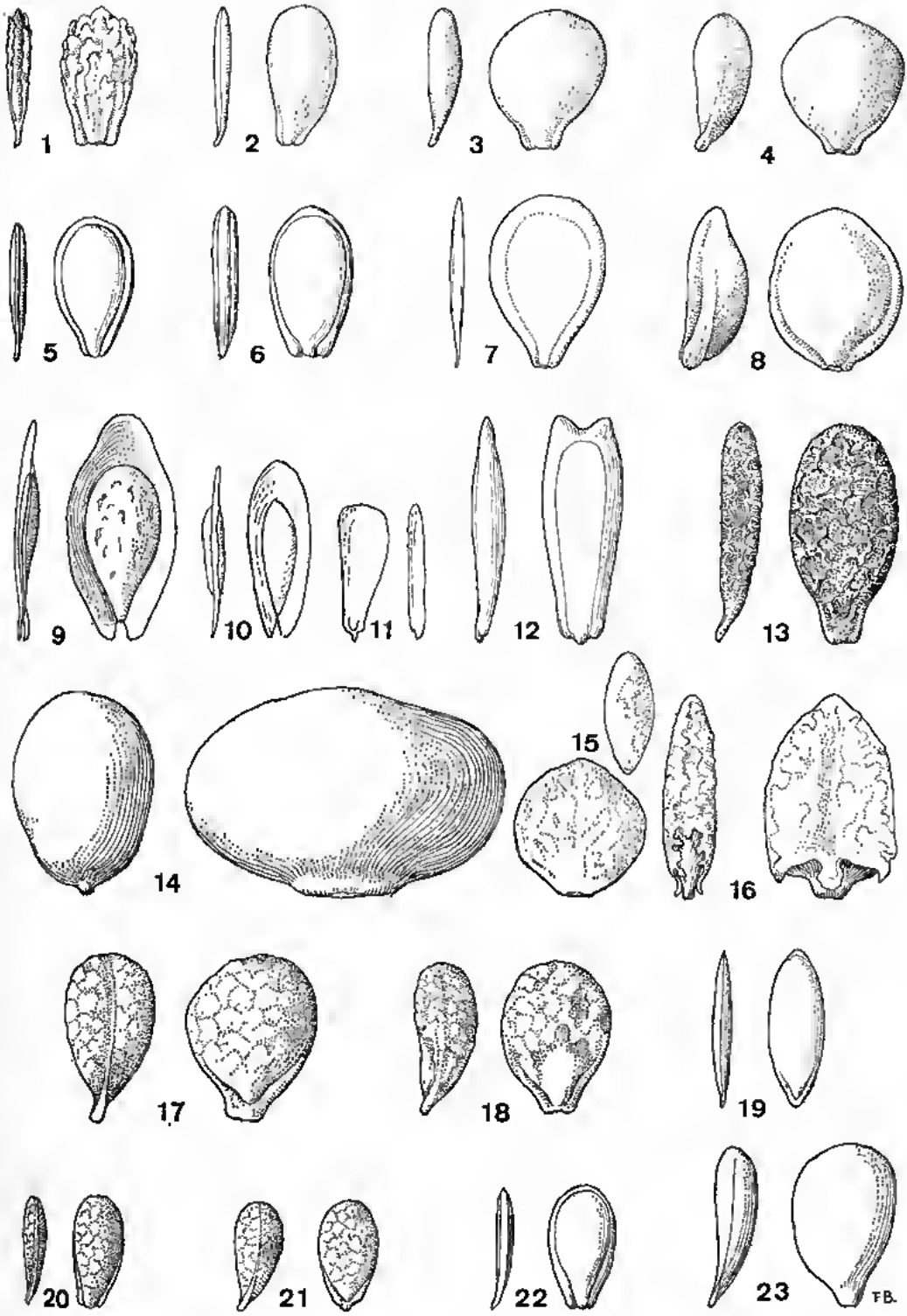


FIG. 28. — Différents types de graines vues de face et de profil

1. *Lemurosicyos variegata*; 2. *Oreosyce africana*; 3. *Raphidiocystis brachypoda*; 4. *Trochomeriopsis diversifolia*; 5. *Peponium hirtellum*; 6. *Citrullus lanatus*; 7. *Zombitsia lucorum*; 8. *Cayaponia africana var. madagascariensis*; 9. *Zygosicyos tripartitus*; 10. *Xerosicyos Danguyi*; 11. *Muellerargia Jeffreyana*; 12. *Lagenaria siceraria*; 13. *Luffa acutangula*; 14. *Ampelosicyos scandens*; 15. *Tricyclandra Leandrii*; 16. *Momordica Charantia*; 17. *Kedrostis elongata*; 18. *Seyrigia gracilis*; 19. *Cucumis Melo*; 20. *Corallocarpus Perrieri*; 21. *C. Grevei*; 22. *Zehneria emirnensis*; 23. *Z. Perrieri*. (1-13, 15, 16 × 2; 14 × 1; 17-23 × 3).

Source : MNHN, Paris

la radicule, la zone traumatisée forme un bourrelet cicatriciel important qui, en 60 heures, donne naissance à des ramifications, celles-ci se développant à une vitesse plus faible que celle de la radicule primaire. Une baisse de l'humidité atmosphérique provoque très rapidement une perte totale de la turgescence de la radicule. En l'absence de tout apport de substance nutritive, la graine donne une jeune plantule qui peut se développer durant une dizaine de jours et parvenir au stade du premier entre-nœud foliaire, puis elle dépérit.

Chez les autres espèces endémiques (*Seyrigia, Lemurosicyos variegata, Corallocarpus Grevei*) les germinations se sont montrées beaucoup plus délicates.

Caractères de quelques plantules.

1. *Seyrigia multiflora* (pl. XI, 1).

— Axe hypocotylé de 12 à 20 mm de long, 2 mm de diamètre;

— cotylédons nettement pétiolés, environ 20 mm de long; limbe de 10 mm sur 12 mm, obscurément trinervé, très décurrent sur le pétiole, crassulescent, nettement cilié sur les marges et portant quelques poils épars sur sa surface; « base du pétiole » fortement élargie, cicatrice d'insertion en demi-lune;

— jeune axe crassulescent et couvert d'une pubescence laineuse très fine, 2-3 mm de diamètre, subcirculaire; les premiers nœuds portent une minuscule feuille dentée, trilobée, tridactyle ou pentadactyle, de 1-2 mm de long.

Chez le *Seyrigia gracilis*, les cotylédons sont plus petits, plus minces et les premiers nœuds portent des feuilles linéaires de 2-3 mm de long.

Chez le *Seyrigia Humbertii*, la jeune plantule est semblable à celle du *Seyrigia multiflora* mais plus robuste.

Le *Seyrigia Bosseri* possède un premier entre-nœud de silhouette presque ovale, mais la structure « articulée » apparaît dès le 2e ou le 3e entre-nœud. Les nœuds les plus jeunes portent une très petite feuille trilobée axillant souvent un rameau latéral (pl. XI, 2).

2. *Trochomeriopsis diversifolia.*

— Hypocotyle de 20-25 mm de long et 4 mm de diamètre;

— cotylédons à limbe plurinerve de 18-20 mm de large sur 20 mm de long, assez brusquement contracté en un pétiole de 8-10 mm de long et 3 mm de large;

— les plus jeunes feuilles se différencient alternativement, la première ayant une silhouette subtriangulaire, les autres acquérant rapidement une forme pluridentée. La feuille la plus jeune entraîne sur quelques millimètres le bourgeon terminal de la jeune plantule. Jusqu'à un stade de 7, 8 et même 10 feuilles, il n'y a aucune trace de la différenciation de vrille (pl. XI, 4).

3. *Kedrostis elongata.*

— Cotylédons très petits, 4 mm de long environ;

— les feuilles prennent rapidement un profil normal, les premières axillant des bourgeons pouvant donner naissance à un rameau latéral. Au stade de la 5e feuille, l'action du froid a provoqué le développement à l'aisselle de la feuille, d'une vrille et d'un rameau latéral, consécutivement au dépérissement de l'axe.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 11

Germinations

Espèce	Date de la récolte	Mise en expérience	Délai	Nombre de jours nécessaires à la sortie de la radicule	Germinations obtenues en serres
			mois	jours	
Citrullus Colocynthis :					
M. K. 456	Mars 1960	Janvier 1961	10	4	Germination plantules, étiolement, mort.
Corallocarpus Grevei :					
M. K. 903	Mars 1960	Janvier 1961	10	3	M. K. 903, germination, plantule, individus adultes, tubérisation.
M. K. 903	Mars 1960	Juillet 1962	28	12	
M. K. 903	Mars 1960	Novembre 1963	44	4	
M. K. 707	Mars 1960	Janvier 1961	10	Néant	
M. K. 682	Mars 1960	Juillet 1962	28	Néant	
C. Perrieri :					
M. K. 1354	Février 1962	Juillet 1962	5	5	Même chose que pour M. K. 903.
M. K. 1354	Février 1962	Novembre 1963	21	5	
Kedrostis elongata :					
M. K. 1170	Avril 1960	Janvier 1961	9	Néant	Germination plantules, étiolement, mort.
		Février 1961	10	Néant	
		Novembre 1961	19	6	
		Juillet 1962	27	6	
		Novembre 1963	43	6	

M. K. = récoltes M. Keraudren, 1960-1962.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 11

Germinations (Suite)

Espèces	Date de la récolte	Mise en expérience	Délai	Nombre de jours nécessaires à la sortie de la radicule	Germinations obtenues en serres
			mois	jours	
Lagenaria siceraria :					
Boeser 15915	Août 1960	Février 1961	6	3	Germination, plantules, étiolement, mort.
	Juillet 1960	Juillet 1962	24	3	
Lemurosicyos variegata :					
M. K. 1080	Avril 1960	Janvier 1961	9	Néant	M. K. 1012, germination, adultes, floraison, fructification.
M. K. 1012	Avril 1960	Janvier 1961	9	Néant	
M. K. 1012	Avril 1960	Novembre 1961	19	5	
		Juillet 1962	27	4	
		Novembre 1963	43	3	
Peponium hirtellum :					
M. K. 1023	Avril 1960	Novembre 1961	19	6	Aucun résultat.
		Janvier 1961	9	Néant	
P. betsiliense :					
M. K. 457	Mars 1960	Janvier 1961	10	Néant	Aucun résultat.
		Juillet 1962	28	7	
Seyrigia gracilis :					
M. K. 991	Mars 1960	Janvier 1961	10	3	Individus adultes.
		Juin 1962	27	20	

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 11

Germinations (Suite)

Espèces	Date de la récolte	Mise en expérience	Délai	Nombre de jours nécessaires à la sortie de la radicule	Germinations obtenues en serres
			mois	jours	
Seyrigia multiflora :					
M. K. 1083	Avril 1960	Janvier 1961	9	13	Les quatre espèces ont donné en serres des individus adultes.
Seyrigia Humbertii :					
M. K. 640	Mars 1960	Février 1961	11	3	
Seyrigia Bosseri :					
M. K. 1515	Février 1962	Juillet 1962	5	4	
Trochomeriopsis diversifolia :					
M. K. 876	Mars 1960	Janvier 1961	10	10	Les graines des trois récoltes ont donné en serres des individus avec tubérisation.
		Février 1961	11	2	
		Juillet 1961	16	4	
		Juin 1962	27	3	
M. K. 727	Mars 1960	Juillet 1961	16	3	
M. K. 1085	Avril 1960	Janvier 1961	9	4	
Zehneria emirnensis :					
M. K. 1131	Avril 1960	Janvier 1961	9	22	Aucun résultat.
Z. polycarpa :					
M. K. 1030	Avril 1960	Janvier 1961	9	Néant	Aucun résultat.
		Novembre 1961	19	5	
		Juillet 1962	27	Néant	
M. K. 1732	Avril 1962	Novembre 1963	19	4	

Source : MNHN, Paris

4. *Lemurosicyos variegata.*

— Cotylédons subsessiles, à nervure principale bien marquée et 1 à 3 paires de nervures secondaires; ces cotylédons peuvent avoir 15 mm de large sur 30 mm de long;

— l'hypocotyle atteint 10-12 cm au moment où apparaît la première feuille (pl. XI, 3).

Dans l'ensemble, dès que les plantules ont franchi le stade de la cinquième feuille, elles sont susceptibles de survivre assez facilement en serre. C'est ainsi que nous avons pu obtenir les plantes suivantes qui étaient introduites pour la première fois en Europe :

— le *Trochomeriopsis diversifolia* a donné plusieurs sujets vivaces (appareil souterrain), les tiges se développent chaque année, sans toutefois fleurir et perdent leurs feuilles en automne;

— les 4 espèces de *Seyrigia* semées en 1962 atteignaient, en février 1964, 30 cm de haut;

— le *Lemurosicyos variegata* (monoïque), semé en 1960, a fourni un beau lot de plantes qui ont fleuri puis fructifié;

— le *Corallocarpus Grevei* a formé des organes souterrains de réserve et depuis 1960 donne des tiges feuillées chaque année; comme pour le *Trochomeriopsis*, les feuilles tombent à l'automne.

Plusieurs de ces genres ont été également introduits dans les serres de l'Université d'Heidelberg (Allemagne fédérale) et dans celles de M. Marnier-Lapostolle à Saint-Jean-Cap-Ferrat.

Les conditions dans lesquelles nous avons réalisé nos missions de terrain à Madagascar, ne nous permirent pas de trouver des plantules dans la nature, ceci malgré des recherches fréquentes. Il faut rappeler que le climat très sec des régions que nous avons surtout explorées n'est entrecoupé que de pluies irrégulières, conditions ne favorisant pas la germination des graines. Les germinations des Cucurbitacées sauvages ne semblent pas avoir donné lieu à des recherches approfondies. Les seuls documents comparatifs concernent uniquement certaines espèces cultivées.

Conclusions.

De cette troisième partie nous pouvons tirer les remarques suivantes :

— Les Cucurbitacées de Madagascar groupent, parmi les genres endémiques, des plantes très différentes tant par la morphologie générale des divers organes de leurs appareils végétatifs et reproducteurs, que par les manifestations externes de leurs possibilités physiologiques en vue de leur maintien dans des conditions variées.

— L'existence de formes succulentes, liée à celle d'un développement accentué des organes souterrains et à celle d'une grande rapidité de germination (les conditions favorables étant réalisées), paraît l'indice d'une bonne résistance à une action très irrégulière des facteurs externes.

— Succulence et organes souterrains renflés favorisent le maintien d'une réserve d'eau et de substances nutritives nécessaires à la plante pour assurer sa survie et sa multiplication (la dispersion des diaspores n'est peut être pas efficace). Rappelons que ces plantes sont réparties dans les zones les plus sèches de Madagascar, zones où les pluies sont, de plus, très irrégulières.

Source : MNHN, Paris

— Par rapport à d'autres représentants de la famille, des plantes telles que les *Seyrigia* et les *Xerosycios* possèdent à la fois succulence et organes de réserve. Les Cucurbitacées des déserts nord-américains, dont les tubercules atteignent parfois la taille d'un homme (*Marah*), sont rarement crassulescentes. Cette structure se réalise dans le Nouveau Monde, chez les Cactées.

— Aucune espèce malgache n'est épineuse, alors que les Cucurbitacées des régions subdésertiques de l'Afrique continentale (*Acanthosicyos horrida* Welw. ex Hook. f., *Momordica spinosa* (Gilg) Chiov.), acquièrent une spinescence marquée.

— Une succulence aphylle (*Seyrigia*) existe aussi chez les Passifloracées et les Asclépiadacées que l'on rencontre fréquemment dans les mêmes stations.

La présence de formes biologiques convergentes parmi des éléments systématiquement éloignés caractérise bien souvent certains types de peuplements végétaux.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

ÉTUDE DE QUELQUES ASPECTS DE L'ENVIRONNEMENT

Généralités

Bien que figurant dans les collections botaniques depuis plusieurs décades parfois, les unités taxinomiques examinées précédemment n'avaient, pour la plupart d'entre elles, pas fait l'objet d'observations dans la nature. Il nous a donc paru utile de mettre en évidence certaines des conditions d'existence des espèces en cherchant à comparer les milieux où nous les avons rencontrées, ce qui permet d'essayer de repérer, corrélativement aux résultats de la chorologie, quelles sont les rapports réciproques entre les végétaux étudiés et les milieux qu'ils occupent.

De telles investigations, relatives à l'Écologie, nécessitent, quand on peut les réaliser, une synthèse des éléments apportés par la climatologie locale, la microclimatologie, la morphologie structurale, la pédologie.

On peut s'attacher à connaître les conditions de vie d'une espèce en groupant toutes les observations faites sur des individus, des éléments de populations, des populations de l'espèce considérée (« essains, clairières »).

D'un autre point de vue, on peut orienter les recherches d'Écologie vers la définition de la place d'une espèce, d'un groupe d'espèces, d'un genre, dans le peuplement végétal environnant; ces études dites de *Phytocœnotique* peuvent être soit purement descriptives et conduire à une connaissance de base, statique, de la place qu'occupe un taxon dans la végétation, soit comparatives et interprétatives et permettre alors de définir le rôle dynamique de ce même taxon dans l'évolution de la végétation.

Ajoutons que, suivant Schröter (1902), l'on désigne parfois par « Synécologie mésologique », l'étude des facteurs stationnels en rapport avec la vie, et par « Synécologie éthologique » l'étude du comportement des végétaux et de la végétation à l'égard des conditions extérieures.

La mise en place d'une documentation utilisable à des fins comparables d'Écologie et de Phytocœnotique se heurte, à Madagascar, à des lacunes en ce qui concerne les connaissances des sols; de plus, l'absence d'ouvrages permettant la détermination des spécimens de familles importantes, spécialement les Légumineuses, les Graminées, les Rubiacées, élimine la possibilité de larges comparaisons.

Aussi serait-il très malaisé de réaliser des relevés floristico-statistiques précis; ceux-ci n'apporteraient, en effet, que des éléments disparates dont il serait, de toute manière, très imprudent de vouloir tirer des généralisations; ainsi la mise en évidence d'associations végétales définies selon les critères de la méthode dite zuricho-montpelliéraine semble prématurée.

Source : MNHN, Paris

Si l'on ajoute à ces raisons que nos investigations sur le terrain, obligatoirement d'assez courte durée, sont loin de couvrir de vastes territoires pour des causes multiples évidentes, il sera bien compréhensible que nous n'ayons pas voulu donner à nos relevés une valeur générale. Pour remédier en partie à cela, nous nous sommes efforcé de procéder à des relevés les plus précis possibles sur les surfaces explorées.

Ainsi nous avons essayé de regrouper nos observations pour réaliser une description de quelques types d'habitat de certaines Cucurbitacées particulièrement intéressantes. Ces descriptions de localités apportent néanmoins des éléments d'un réel intérêt, puisqu'elles permettent de définir d'une façon assez précise quelques-unes des conditions de vie (environnement) auxquelles les espèces paraissent soumises ou adaptées, sur le plan local et régional.

Une telle étude apporte aussi d'utiles documents pour la délimitation de l'amplitude écologique des espèces.

A. Description de quelques biotopes à Cucurbitacées.

Plusieurs de nos documents (observations, relevés floristiques, analyses de sol) ont été réunis à propos des stations à espèces endémiques situées dans le Sud de la Grande-Ile.

Nous avons en effet visité à deux reprises (1960-1962), cette région, et, de ce fait, les éléments de notre première mission ont pu être vérifiés et complétés de façon systématique.

1. Le cadre géologique.

Les diverses formations géologiques ne forment que localement des affleurements constituant des séries stratigraphiques continues. Le socle précambrien (gneiss) occupe pratiquement les plus grandes surfaces de la partie orientale de l'île avec, çà et là, des massifs intrusifs de granite. Dans la région qui nous intéresse, les terrains sédimentaires commencent par des schistes permo-carbonifères dits de la « Sakoa » et se poursuivent par des séries gréseuses du Trias, des marnes calcaires et grès jurassiques. Le Crétacé, offrant également la succession normale, marnes, calcaires et grès, se trouve fréquemment bouleversé par des épanchements basaltiques pouvant occuper d'assez larges surfaces (haut-Fiheranana, Androy). Les deux formations géologiques les plus importantes de la bande côtière du Sud-Ouest et du Sud sont les calcaires éocènes et les sables pliocènes. Le Quaternaire est représenté par une formation dunaire très développée, s'étendant de Tuléar jusqu'au Sud d'Androka; ces sables côtiers sont localement fossilifères (œufs d'*Æpyornix*). Les embouchures des principaux fleuves sont naturellement occupées par des dépôts alluvionnaires récents (fig. 29).

2. Le cadre climatique.

Un certain nombre de stations météorologiques sont installées en diverses localités de la région méridionale : Morondava, Tuléar, Ambovombe, Ihosy, Betroka, Tsivory et Fort-Dauphin. Les données de ces stations permettent évidemment de connaître approximativement les conditions climatiques qui règnent sur la côte sud-ouest (Itampolo, Androka, Cap Sainte-Marie); elles rendent possible une comparaison assez large des stations extrêmes de la zone que nous avons particulièrement étudiée, entre les fleuves Fiherenana et Mandrare. Les météorologistes ont défini, sur ce territoire, deux types de climats. L'un dit de l'Ouest et du Sud-Ouest, l'autre dit du Sud. Ces deux climata étant totalement différents de celui de Fort-Dauphin, dit de l'Est.

Seuls les deux postes d'enregistrement de Tuléar et d'Ambovombe se trouvent situés en climat du Sud. Les pluviosités de ces deux localités sont très comparables à

Source : MNHN, Paris

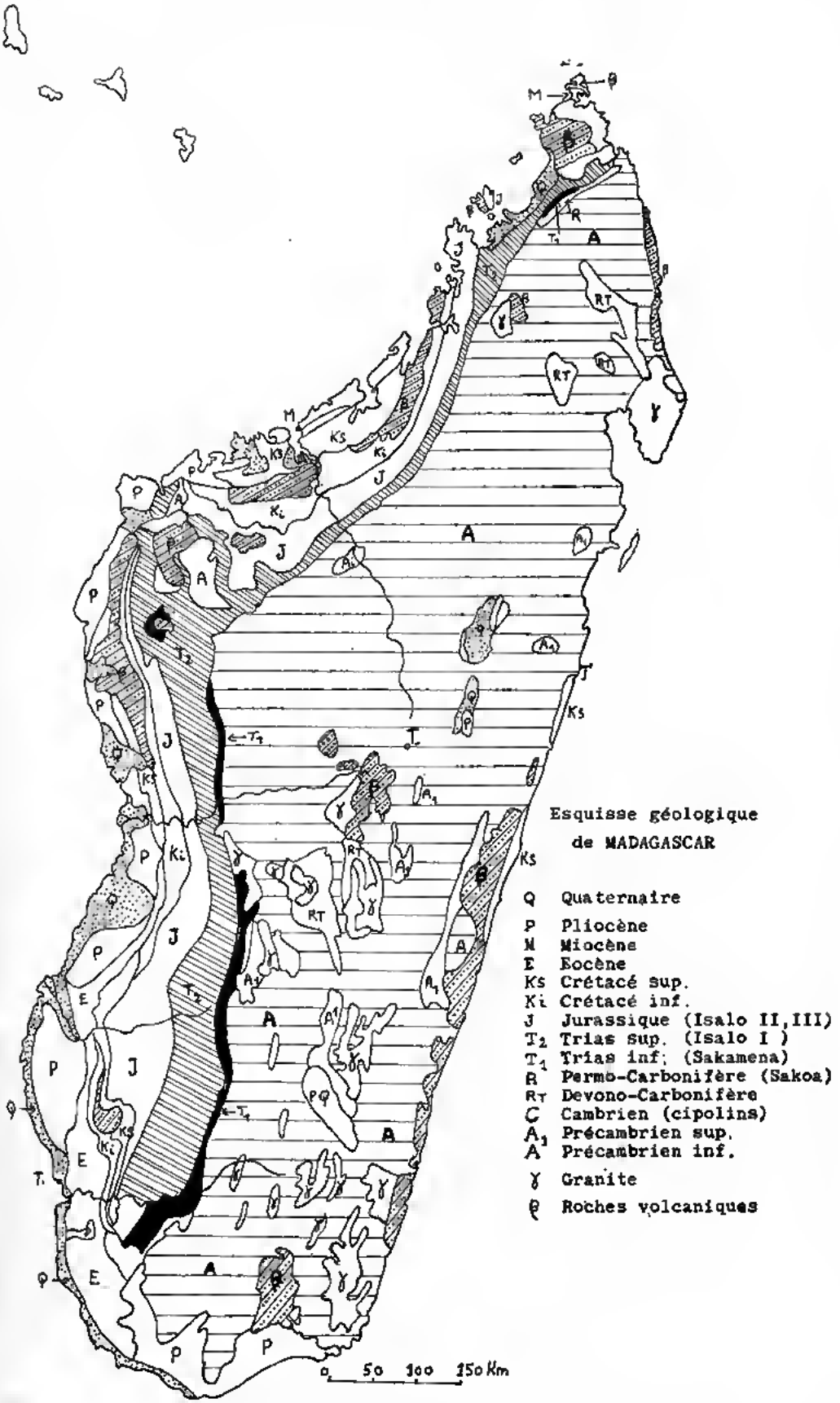


FIG. 29. — Esquisse géologique de Madagascar (d'après BESAIRIE)

Source : MNHN, Paris

la fois sur le plan quantitatif (Ambovombe 532 mm, Tuléar 493 mm) et vis-à-vis de la répartition annuelle. Les principales différences à noter concernent le mois d'août : Ambovombe recevant à cette époque une quantité d'eau quadruple de celle de Tuléar, 23 mm contre 5 mm; la température est plus élevée à Tuléar (moyenne 24°1) qu'à Ambovombe (moyenne 22°3). Là encore, notons qu'aux mois les moins pluvieux (août-septembre) correspondent des températures faibles assez différentes : environ 18° à Ambovombe, plus de 20° à Tuléar.

Pour Tuléar, l'amplitude de variation de la tension de vapeur d'eau au cours de l'année est de 8,3 mm (maximum 21,5; minimum 13,2), et l'amplitude de variation du déficit de saturation est de 3,2 mm (maximum en décembre 6,9; minimum en août 3,7).

Nous n'avons malheureusement d'indication ni pour le plateau mahafaly, ni pour la région côtière qui s'étend de l'embouchure de l'Onilahy au delta de la Linta, ce qui naturellement laisse un vide difficile à combler par le jeu des extrapolations.

Nous avons, en outre, des renseignements concernant trois stations périphériques au domaine du Sud (fig. 30); toutes trois sont situées dans la zone climatique de transition entre l'Ouest et le Sud. Bien que ces trois localités : Ihosy, altitude 740 m, Betroka, altitude 795 m, et Tsivory, altitude 450 m, reçoivent, au total, beaucoup plus d'eau que Tuléar, la saison sèche qui s'étend de mai à août est plus marquée. La station de Tsivory, par exemple, ne reçoit pratiquement aucune pluie en mai-juin, bien que la hauteur d'eau annuelle soit de 1 070 mm.

Quant à Fort-Dauphin sous climat de l'Est, à moins de 100 km d'Ambovombe, il reçoit environ 1 800 mm, aucun mois n'ayant une pluviosité inférieure à 60 mm.

Divers climats prennent typiquement place dans les climats tropicaux secs de la classification d'Aubréville (1949), les indices saisonniers étant :

	Pluviosité mensuelle forte (100 mm)	Pluviosité mensuelle moyenne (100-30 mm)	Pluviosité mensuelle faible (30 mm)
Tuléar	1 (0)	5 (6)	6
Ambovombe	1	6	5
Betroka	3	2	7
Ihosy	4	3	5
Tsivory	4	3	5
Fort-Dauphin	9	3	0

Les diverses synthèses graphiques mettent en évidence des caractères spéciaux de ces climats, chaque type de graphique faisant ressortir plus particulièrement un des éléments qui contribuent à la définition des valeurs « bioclimatiques » des facteurs météorologiques (diagrammes ombrothermiques, fig. 30).

La construction des courbes selon le principe de Bagnouls et Gaussen apporte des éléments comparatifs, toutes les stations possédant une période de « sécheresse climatique » indiquée par le croisement de la courbe des températures et celle des pluviosités, courbes construites selon $P = 2T$ (P représente la pluviosité en mm et T la température en degré C). Notons qu'il existerait une période de « subsécheresse » à Fort-Dauphin, les courbes P et T se croisant si l'on construit $P = 3T$.

Cette technique, établie d'abord pour l'étude des régions tempérées et méditerranéennes, ne laisse pas suffisamment apparaître la valeur exacte des saisons sèches et des saisons humides tropicales. C'est pourquoi la technique des climatogrammes d'Aubréville est souvent utilisée aujourd'hui, avec des compléments choisis selon

Source : MNHN, Paris

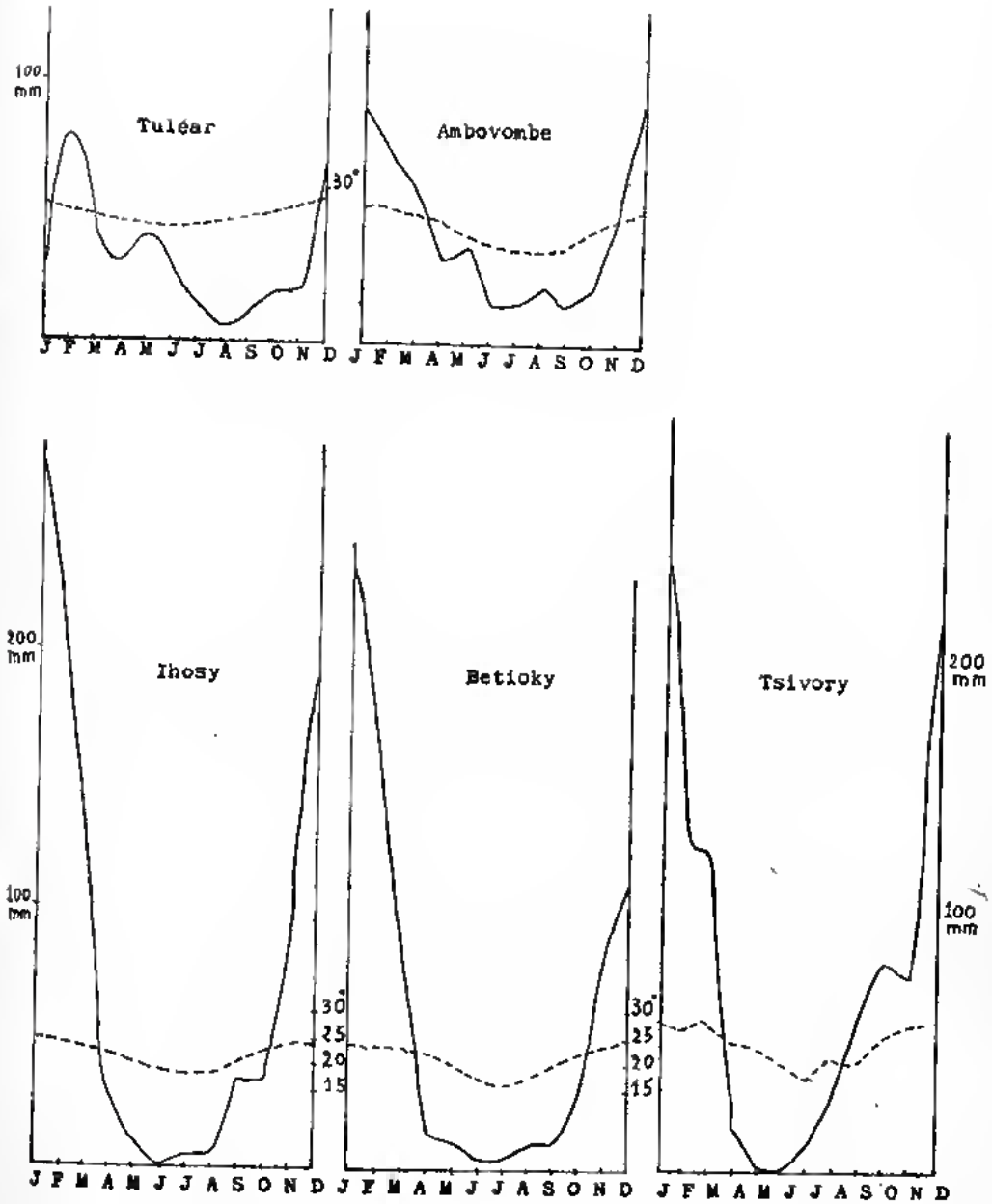


FIG. 30. — Diagrammes ombrothermiques de quelques stations du sud de Madagascar

——————— pluies

– – – – – – températures.

Note : pour le diagramme du centre, lire Betroka.

Source : MNHN, Paris

des estimations en ce qui concerne la définition d'un mois pluvieux et celle d'un mois sec. L'aplatissement de la courbe dans le sens horizontal montre une faible amplitude thermique annuelle; l'aplatissement dans le sens vertical, une faible amplitude de pluviosité.

Quant à la classique notion d'indice d'aridité (de MARTONNE, 1926), elle apporte une donnée générale traduisant les conditions météorologiques qui sévissent dans chaque station mais ceci indépendamment de la notion de durée. Il en est de même du Quotient pluviométrique d'EMBERGER (1940). Les formules résumant ces caractères sont les suivantes :

$$I_a = \frac{P}{T + 10} \qquad Q_p = \frac{P \times 100}{M^2 - m^2}$$

P = pluviosité; M = température maxima moyenne;
T = température annuelle moyenne; m = température minima moyenne.

A titre simplement comparatif, les indices d'aridité sont de 14 (Tuléar), 17 (Ambovombe), 23 (Betroka), 30 (Ihosy), entre 40 et 50 dans le midi méditerranéen français, et de 8,5 dans les régions désertiques du Kalahari.

Un certain nombre de classifications des climats font intervenir à la fois la pluviosité, la température et le déficit de saturation. Une carte des bioclimats de Madagascar a été publiée récemment par P. LEGRIS (1963). Cet auteur souligne que l'indice xérothermique, au sens de BAGNOULS-GAUSSEN (nombre de jours « biologiquement secs »), passe de 0 sur la côte Est, y compris Fort-Dauphin, à plus de 160 entre Tuléar et Ambovombe.

3. LES CONDITIONS STATIONNELLES.

Certaines espèces de Cucurbitacées endémiques sont relativement communes dans le Sud-Ouest de l'île, par exemple le *Trochomeriopsis diversifolia* et le *Xerosicyos Danguyi* que l'on rencontre non seulement dans une aire géographique très large, mais aussi dans des types de stations assez différents les uns des autres.

Aussi avons-nous choisi, sans doute un peu arbitrairement, de donner la description de stations particulièrement intéressantes, soit en raison de l'extrême localisation des espèces qui y étaient représentées, soit en raison de la diversité des Cucurbitacées que l'on y rencontrait. Nous essaierons simplement de préciser, dans la mesure du possible, quelques aspects de l'environnement physique ou biologique des plantes que nous étudions spécialement.

On peut estimer qu'en raison des aléas climatiques il y a toujours un grand nombre de plantes stériles dont on peut noter la présence ou l'importance dans le paysage végétal, sans pour cela les discerner dans un tableau floristique. Mais il est toujours très difficile de remédier aux difficultés qui surgissent lors de l'exploration méthodique de la végétation sur des territoires où règnent, comme c'est le cas dans le sud de Madagascar, de longues saisons sèches.

C'est pourquoi, il ne nous a pas paru souhaitable de tenter de faire ressortir dans nos relevés succincts, des valeurs chiffrées qui, de toutes manières, ne pourraient avoir de véritable intérêt statistique. Il suffit du passage local d'un orage pour que des peuplements ayant une physionomie identique, nous révèlent des compositions floristiques différentes. Ceci est particulièrement sensible dans le Sud de Madagascar où les peuplements végétaux sont constitués essentiellement de petits arbres et d'arbrisseaux (méso, micro et nano-phanérophytes, plusieurs centaines d'espèces); quelques-uns seulement ont un port suffisamment caractéristique ou assez indépendant des conditions locales,

Source : MNHN, Paris

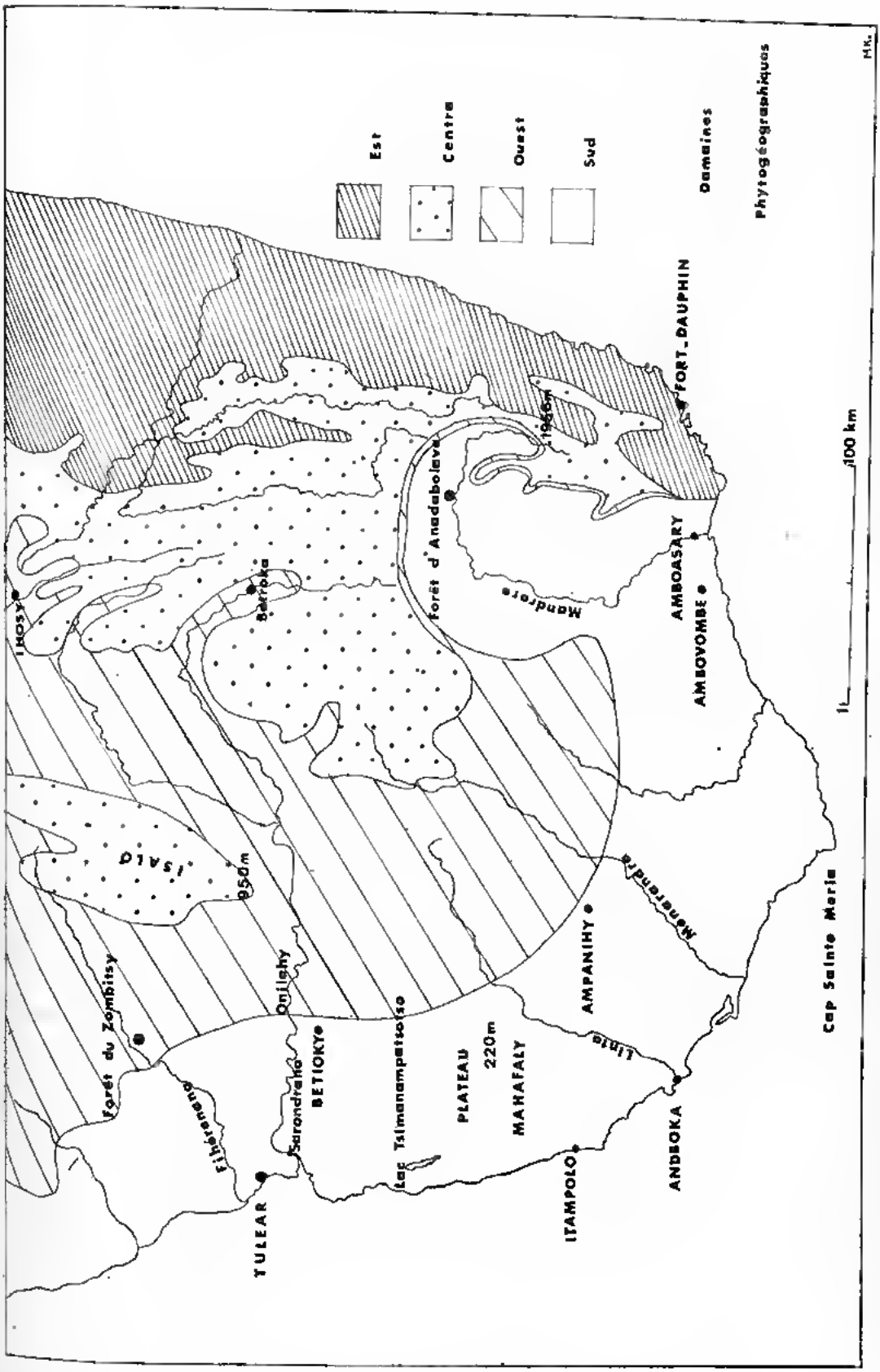


FIG. 31. — Carte du Sud de Madagascar avec les principales stations.

Source : MNHN, Paris

pour que l'on puisse les déterminer avec une certaine sûreté sans qu'il soit indispensable de posséder feuilles ou orgsnes reproducteurs.

En général, nous svons pu rendre compte de la composition de la végétation des stations étudiées; si toutefois la place des ligneux est assez facile à caractériser dsns le paysage végétal, il faut mentionner que les strates herbacées, dont le développement est lié à la venue des pluies, demeurent particulièrement mal connues.

Nous svons volontairement limité ces données d'écologie et de phytocœnotique, à propos de l'environnement de quelques espèces de Cucurbitacées endémiques, au Sud de Madagascar, parce que c'est la seule région que nous svons eu la chance de parcourir à deux reprises. Il nous a paru utile d'étayer les listes d'espèces par des indications sommaires sur :

— la physionomie des peuplements (strstification);

— les formes biologiques (nous avons sdopté les catégories de G. MANGENOT, 1954, en les complétant dans les cas où cela s'svérsit nécessaire, selon R. MAIRE, 1926 et R. VIROT, 1956);

— les fonctions foliaires quand cela a été possible, selon P. DANSEREAU, 1957.

a. Stations sur substrat calcaire rocheux

Gorges du Fiherenana, à 10 km de Miary, environs de Tuléar

Le fleuve Fiherenana, qui se jette dans la mer à 10 km de Tuléar, entaille une formation calcaire Eocène et coule ainsi en contrebas du plateau. En réalité, il ne s'agit pss de véritables gorges car il n'y s pas d'abrupt.

Ce plateau se termine plus ou moins rapidement, ne créant que çà et là, au-dessus du fleuve, des petites falaises dont l'à-pic peut atteindre 5-10 m. Ailleurs, il s'agit de pentes douces pouvant s'étendre sur plusieurs centaines de mètres. Il n'y a pas de véritables chaos rocheux ni de cirques ruiniformes et le substrat est le plus souvent constitué par de petits blocs de calcaires plus ou moins ennoyés dans un sable compsct et suffisamment dur pour que se créent localement des dslles rocheuses. En remontant plus hsut la vallée, on trouve une falsise plus haute (15-20 m).

Nous avons effectué des prélèvements dans les zones d'altération superficielle de ces rocbes (1). L'analyse a montré la présence de 33 % de CO_3Ca, avec un pH très élevé, de 8,4. La grsnulométrie fait apparaître des pourcentages équivalents d'argile, limon, sables fins (jusqu'à 0,1 mm) et sables grossiers (plus de 2 mm). La quantité de matière organique est de l'ordre de 50 pour 1 000.

Rappelons que, bien qu'il tombe environ 500 mm d'eau par an dsns la région de Tuléar, il existe une période prolongée de sécheresse ainsi que le montre le diagramme ombrothermique (fig. 30).

La couverture végétale de cette station est continue, assez dense et peu élevée. On peut définir 3 strstes bien individualisées. La strate arbustive, qui ne dépasse pas 6-8 m, comprend une dizaine d'espèces reconnues, ls plus abondante étant l'*Euphorbia fiherenensis* Poisson (Euphorbiacée). Cette strate demeure assez discontinue, les cîmes n'étant que rarement jointives. Il n'y a pas de taches de forte ou de moindre densité dans cette strate, tous les éléments étant dispersés de façon bomogène sur l'ensemble de la zone relevée.

---

(1) L'étude pédologique a été effectuée au Service Pédologique de l'Institut de Recherche Scientifique de Tananarive, d'après les méthodes d'ANNE pour le dosage du Carbone, de KJELDAHL pour celui de l'Azote, et diverses techniques gravimétriques, en particulier celle de BOUYOUCOS (détermination densimétrique du pourcentage argile, limon, etc.).

Source : MNHN, Paris

La strate ligneuse inférieure, constituée d'arbustes et d'arbrisseaux de moins de 2 m couvre le sol à 80 % ou plus, mais la circulation y demeure assez aisée, même en dehors des pistes créées par les animaux. Cette strate ligneuse est variée, une vingtaine d'espèces y sont fréquentes, avec une assez nette dominance de *Croton Geayi* Leandri (Euphorbiacées), *Blepharis* (Acanthacées), *Dichrostachys* (Légumineuses), *Cadaba* (Capparidacées), *Grevia* ssp. (Tiliacées), *Chadsia* et *Poinciana* (Légumineuses), *Commiphora* (Burséracées). Il s'agit presque toujours d'arbrisseaux nains (nanophanérophytes), ramifiés dès la surface du sol. Quelques-unes de ces plantes sont caractérisées par leurs rameaux terminaux souples, étalés, prenant appui sur les éléments environnants (nanophanérophytes dits souvent « sarmenteux »).

La strate la plus inférieure est très variable, très discontinue et formée, soit de sous-arbrisseaux (chaméphytes graminéens), soit d'un très faible tapis herbacé n'apparaissant que d'une manière irrégulière à la faveur des pluies. Il s'agit de quelques graminées, d'Acanthacées, de Liliacées et d'autres géophytes.

Prenant place dans l'une ou l'autre de ces strates, ou toutes à la fois, il existe d'assez nombreuses lianes, comme dans la plupart des formations végétales tropicales. Ce sont ces plantes qu'il est le plus délicat de définir car elles peuvent constituer soit une strate pérennante (lianes succulentes, lianes ligneuses), soit un ensemble herbacé fugace (lianes à appareil végétatif se développant en saison favorable). Parmi ces lianes, les Cucurbitacées possèdent des organes d'accrochage (vrilles) et peuvent tous présenter parfois des stades de lianes sarmenteuses (*Xerosicyos, Trochomeriopsis, Seyrigia*). Beaucoup d'autres lianes doivent être simplement classées parmi les lianes volubiles (*Cissus*, Vitacées); notons que le *Dioscorea Nako* Perrier possède des tiges fortement visqueuses. Certaines sont des géophytes suffrutescents.

Parmi les caractères qu'il faut bien mettre en évidence à propos de ce type de végétation figure, en premier lieu, la dominance des phanérophytes (60 à 80 % des espèces, représentant, fréquemment aussi, 60 à 80 % des individus notés dans un relevé). Ces phanérophytes sont, dans leur grande majorité, des plantes ligneuses à petites feuilles [80 % de nanophylles et de microphylles (1)], les plus grandes feuilles ont une surface inférieure à 10 000 mm². Bien que caractéristique de plusieurs espèces, la succulence n'occupe pas, dans le spectre biologique, une place importante; cependant, sur le terrain, l'analyse du peuplement permet de noter une assez grande fréquence de plantes succulentes, en particulier l'*Euphorbia fiherenensis* Poisson, le *Xerosicyos Danguyi* Humbert et des *Cynanchum* (Asclépiadacées).

Enfin, en ce qui concerne la persistance des feuilles, il est impossible, dans l'état des connaissances actuelles, de pouvoir apprécier exactement des pourcentages d'espèces caducifoliées, semi-sempervirentes et sempervirentes. Mais, dans l'ensemble, il n'existe pas de plantes à feuilles fortement coriaces, ni de plantes de type nettement éricoïde. Par contre, quelques espèces sont munies soit de rameaux épineux, soit d'organes transformés en épines (*Barleria*, Acanthacées).

Coteaux au-dessus de la grotte de Sarondrano (piste de Tuléar à Saint-Augustin, Sud-Est de Tuléar [pl. XII, 1])

Il s'agit d'une station rocailleuse, calcaire, légèrement accidentée par des pentes douces terminant le plateau calcaire Éocène des environs de Tuléar. Les dénivellations n'excèdent pas 200 m en général et sont seulement de l'ordre de 20 à 50 m dans la

(1) RAUNKIAER (1934) a conventionnellement distingué six classes de feuilles d'après leur surface : leptophylles (moins de 25 mm², ce qui correspond à notre conception des plantes myrtoïdes ou éricoïdes), nanophylles (25 à 225 mm²), microphylles (225 à 2.025 mm²), mésophylles (2.025 à 18.225 mm²), macrophylles (18.225 à 164.025 mm²), et mégaphylles (au-dessus de 164.025 mm²).

Source . MNHN, Paris

station étudiée. La nature physique du substrat est semblable à celle des gorges du Fiherenana, les prélèvements effectués ayant révélé un pH de 8,5 et 54,2 % de CO_3Ca. Le climat est semblable à celui de la station précédente.

Physionomiquement, la végétation diffère surtout par la présence d'un arbre-bouteille, le *Moringa Drouhardii* Jumelle dont la cîme, constituée de petits rameaux horizontaux, s'échappe assez nettement d'une strate de petits arbres qui atteignent environ 4 m. L'ensemble de cette strate ligneuse est donc un peu moins élevée que dans les gorges du Fiherenana. Il ne semble pas que les vents de mer interviennent, car les anémomorphoses sont très rares dans cette région.

Les strates ligneuses, très marquées, sont constituées par deux essences dominantes à rameaux crassulescents : l'*Euphorbia fiherenensis* Poisson et l'*Euphorbia leucodendron* Drake, et des *Commiphora* (Burséracées), dont plusieurs espèces portent des rameaux en zig-zag. De plus, la spinescence n'existe qu'occasionnellement : quelques Acanthacées et les fruits des *Uncarina* (Pédaliacées). La succulence, caractéristique des Euphorbes, apparaît aussi chez d'autres espèces : le *Kalanchoe beharensis* Drake (pouvant atteindre 2 m de haut), l'*Aloe Viguieri* H. Perrier et les deux Cucurbitacées de cette station : le *Xerosicyos Danguyi* Humbert (très abondant) et le *Seyrigia gracilis*. La plupart des espèces caducifoliées se placent également parmi les microphylles.

Bien que nous ayons eu l'occasion d'observer cette station après quelques heures de pluie, nous n'avons remarqué ni plantules ni développement d'une strate herbacée importante.

A côté des très nombreuses Euphorbes, qui donnent au paysage un aspect caractéristique, il faut également noter la présence d'autres phanérophytes de plus de 2 m, appartenant à la famille des Tiliacées (*Grevia Humberti* Capuron) et à celle des Burséracées (*Commiphora* cf. *Pervilleana* Engler, *Commiphora Lamii* H. Perrier, *Commiphora brevicalyx* H. Perrier). Mais, si les phanérophytes de 2 à 8 m occupent, dans la végétation, un pourcentage de 40 %, la strate arbustive prend une très grande extension et constitue une strate presque continue. Ces arbustes appartiennent à des familles variées, et, là encore, les *Commiphora* abondent : *Commiphora sinuata* H. Perrier, *Commiphora orbicularis* Engler. Un autre arbuste très particulier, l'*Operculicaria Decaryi* H. Perrier (Anacardiacées), développe, dès la base, des branches fines, nombreuses, en zig-zag. On peut encore noter, dans cette strate, de nombreux *Cadaba* (Capparidacées), quelques *Psiadia* (Composées) et diverses Légumineuses (fig. 32, A)

La strate lianescente se réduit à quelques Convolvulacées, des Asclépiadacées et les Cucurbitacées suivantes : le *Xerosicyos Danguyi* Humbert et le *Seyrigia gracilis* Keraudren. Si ce dernier est nettement lianescent, le *X. Danguyi* affecte parfois une forme arbustive avec de nombreuses tiges volubiles à vrilles s'accrochant aux supports voisins.

La strate herbacée se réduit à quelques Graminées, des *Heliotropium* (Borraginacées) et de petites Acanthacées.

b. Stations sur substrat sableux

Dépôts alluvionnaires et sables roux du delta du Fiherenana
10 km au Nord de Tuléar (pl. XIII, 1)

Le delta du Fiherenana est constitué par des formations sableuses alluvionnaires s'étalant largement de chaque côté du lit du fleuve, auxquelles s'ajoutent des sables roux plus anciens légèrement calcaires. Ces sables forment des stations assez plates à droite de la piste qui va de Tuléar à Morombe, alors que sur la gauche seule une légère dénivellation (1-2 m), les sépare des plages de sable du littoral marin.

Source : MNHN, Paris

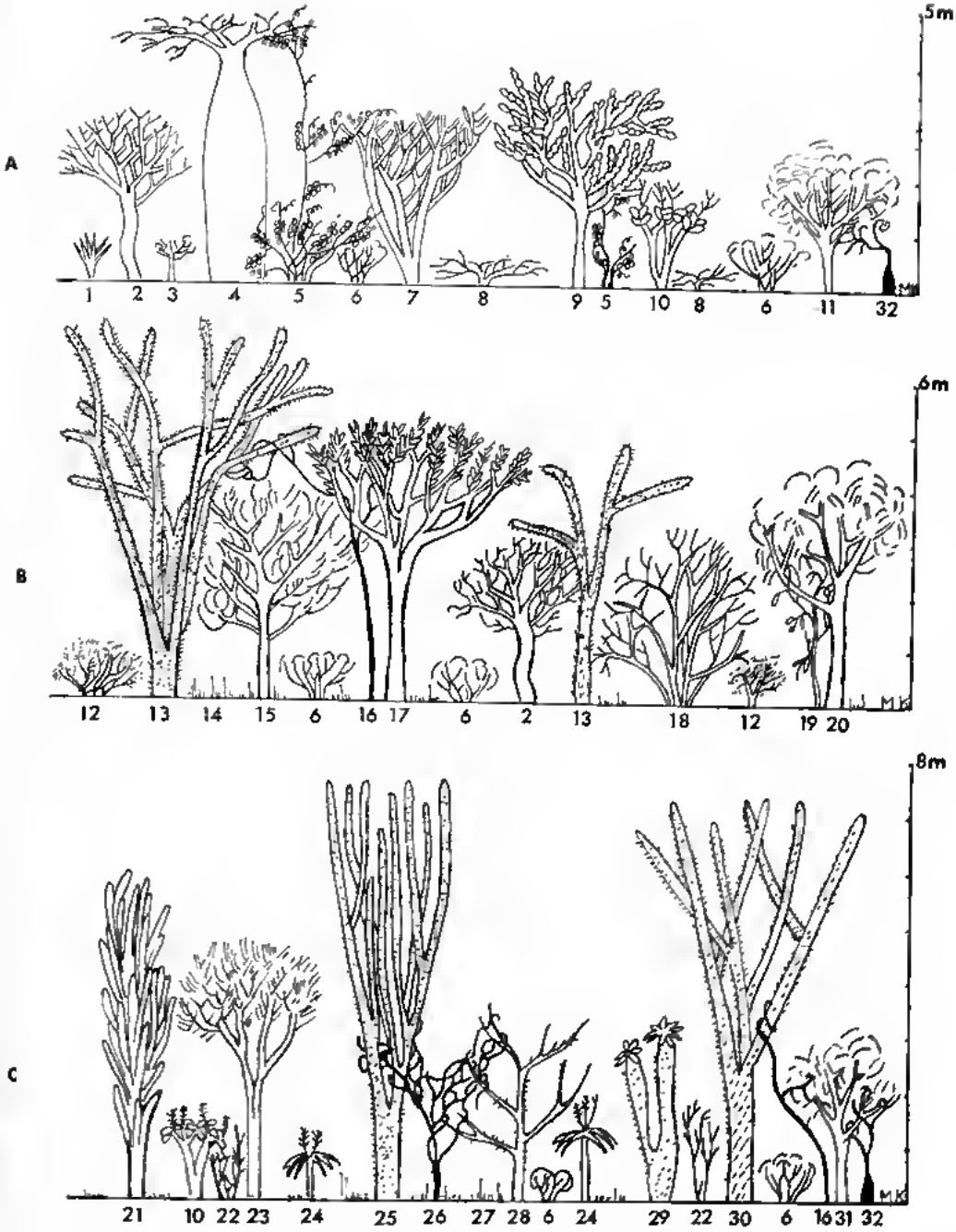


FIG. 32. — Profils schématiques de la végétation du sud de Madagascar (tirés du Bull. Soc. Bot. Fr. 108 [1-2], 73-79).

1. *Vellozia* (Velloziacées); 2. *Commiphora* (Burséracées); 3. *Uncarina* (Pédaliacées); 4. *Moringa Drouhardii* Jumelle (Moringacées); 5. *Xerosicyos Danguyi* Humbert (Cucurbitacées); 6. Acanthacée; 7. *Euphorbia fiherenensis* Poisson (Euphorbiacées); 8. *Operculicaria* (Anacardiacées); 9. *Euphorbia leucodendron* Drake; 10. *Kalanchoe* cf. *beharensis* (Crassulacées); 11. *Grewia Humbertii* Capuron (Tiliacées); 12. *Mimosée* (Légumineuses); 13. *Didierea madagascariensis* Baill. (Didiéréacées); 14. *Eragrostis* sp. (Graminées); 15. *Salvadora angustifolia* Turill (Salvadoracées); 16. *Cynanchum* (Asclépiadacées); 17. *Euphorbia stenoclada* H. Bn.; 18. *Maerua* (Capparidacées); 19. Hippocratéacées; 20. *Stereospermum nematocarpum* D.C. (Bignoniacées); 21. *Alluaudia dumosa* Drake (Didiéréacées); 22. *Psiadia* cf. *altissima* (Composées); 23. *Euphorbia plagiantha* Drake (Euphorbiacées); 24. *Aloe divaricata* A. Berg (Liliacées); *Alluaudia ascendens* Drake; 26. *Xerosicyos Perrieri* Humbert (Cucurbitacées); 27. *Brachyaria* sp. (Graminées); 28. *Alluaudia Humbertii* Choux (Didiéréacées); 29. *Pachypodium Geayi* Cost. et Bois (Apocynacées); 30. *Alluaudia procera* Drake (Didiéréacées); 31. *Croton* sp. (Euphorbiacées); 32. *Cissus* (Vitacées).

(Ces trois profils ont été schématisés à l'extrême; un certain nombre d'éléments de la strate moyenne ont été supprimés pour ne pas surcharger l'ensemble des figures).

A. Végétation sur calcaires près de Sarondrano (environs de Tuléar).
B. Végétation sur sables roux, delta du Fiherenana (environs de Tuléar).
C. Végétation sur calcaires plus ou moins décomposés, environs d'Ambossary (bas Mandrare), près de Fort-Dauphin.

Source : MNHN, Paris

L'analyse pédologique montre dans ces sables une forte proportion d'éléments fins, très peu de CO_3Ca, et un pH voisin de 7,5; quant à la quantité de matière organique, elle ne dépasse guère 30 °/₀₀.

La végétation sur ces sables roux apparaît très ouverte, car les troupeaux des villages avoisinants envahissent les espaces libres et, en détruisant les jeunes arbustes, agrandissent les petites clairières.

Comme précédemment, la strate arborescente ne dépasse pas 6-7 m et le *Didierea madagascariensis* H. Bn. (Didiéréacées) constitue l'élément dominant; la silhouette élancée de ses rameaux fortement épineux dépasse çà et là l'ensemble des éléments arborescents et arbustifs de cette station (fig. 32, B). A côté de cet arbre étrange, abondant et caractéristique des sables roux de la région de Tuléar, il faut signaler la présence de nombreuses Burséracées (*Commiphora*) et d'une Salvadoracée largement représentée, le *Salvadora angustifolia* Turill. Les Euphorbes crassulescentes diffèrent de celles rencontrées sur les stations calcaires décrites ci-dessus; ce sont l'*Euphorbia tirucalli* L., l'*Euphorbia laro* Drake et l'*Euphorbia stenoclada* H. Bn. Cette dernière espèce, vert glauque à vert cendré, en port de candélabre, atteint 4 à 5 m de haut; elle abonde sur les dunes récentes du bord de mer. La strate frutescente est formée par de nombreux buissons d'Acanthacées appartenant à différentes espèces : *Barleria her* Benoist, *B. Humberti* Benoist, *Blepharis calcitrapa* H. Bn., etc., des Légumineuses, en particulier un *Chadsia* à fleurs rouge-orangé abondant dans tout le Sud de Madagascar, le *Chadsia Grevei* Drake, une Thyméléacée, le *Lasiosiphon Decaryi* Leandri, etc. Ils forment des fourrés assez compacts dans les zones parcourues par le bétail.

Sur ces arbustes grimpent quelques lianes : deux Cucurbitacées assez fréquentes, le *Corallocarpus Grevei* et le *Seyrigia gracilis*, ce dernier atteignant parfois l'extrémité des longs rameaux de *Didierea madagascariensis* H. Bn. (près de 5-6 m), des Asclépiadacées du genre *Cynanchum*, à tiges très charnues, etc. (pl. XIII, 1).

Sur les sables roux proches du rivage, le *Zygophyllum depauperatum* Drake (Zygophyllacées) abonde; c'est un arbuste de 1,50 m environ, en touffes assez étalées, que l'on rencontre dans le Sud, sur les sols salés, en particulier sur les dunes du bord de mer.

La strate herbacée, peu abondante en saison sèche, est surtout représentée par quelques Graminées : *Eriochloa nubica* (Steud) Hack et Stapf ex Thal., *Eragrostis* sp., *Panicum pseudovochtzkowii* A. Cam., *Dactyloctenium capitatum* A. Cam., *D. aegyptium* A. Cam. A ces Graminées ajoutons une Liliacée commune, le *Dipcadi heterocuspe* Baker et des Acanthacées du genre *Hypoestes*.

Dans cette station les éléments crassulescents appartiennent aux familles des Didiéréacées et des Euphorbiacées, à rameaux fortement spinescents. Ici encore les espèces caducifoliées prennent place parmi les microphylles.

Sables roux du Bas Mandrare (entre Ifotaka et Anarafaly) [pl. XIII, 2]

Comme le fleuve Fiherenans, le fleuve Mandrare, qui se jette à la mer à l'Ouest de Fort-Dauphin, coule, à 60 km de son embouchure, dans une large zone sablonneuse. Ces sables roux, anciens, d'origine alluvionnaire, sont peu calcaires (pH = 7,2), et l'analyse pédologique montre une forte proportion des éléments grossiers (46 %) par rapport aux éléments fins (30 %), le reste étant constitué par des limons et argiles (24 %). L'alimentation en eau du Mandrare est plus régulière que celle du Fiherenana (il y a de l'eau en toutes saisons), c'est pourquoi de nombreuses cultures se développent sur les rives sableuses de ce fleuve.

Ces sols étaient jadis couverts d'une riche et belle végétation xérophile que le défrichement, en vue de l'extension de la culture du Sisal, a largement réduite. Néanmoins, il reste encore quelques zones intéressantes où l'on retrouve la végétation autochtone primaire.

Source : MNHN, Paris

Dans cette station, la saison sèche est un peu moins prononcée que dans les stations précédentes.

Ici, la strate arborescente est très importante (près de 70 % de l'ensemble); elle est surtout constituée par des Didiéréacées : quatre *Alluaudia*, l'*A. procera* Drake, l'*A. dumosa* Drake, l'*A. ascendens* Drake, l'*A. Humbertii* Choux et un *Didierea*, le *D. Trollii* Rauh. Seuls quelques Baobabs (*Adansonia Za* H. Bn.) surgissent çà et là de cette strate arborescente basse, qui ne dépasse pas 8-9 m de haut. La famille des Euphorbiacées est, là encore, bien représentée par des éléments crassulescents (*Euphorbia stenoclada* H. Bn.) et par des éléments caducifoliés (*Croton* appartenant à de nombreuses espèces). Il faut ajouter à cette énumération des *Ficus* (Moracées), *Albizzia* (Légumineuses), *Terminalia* (Combrétacées), *Rinorea* (Violacées).

La strate arbustive est constituée par des buissons de Légumineuses (divers genres), des *Turraea* (Méliacées), etc., tous à petites feuilles.

Quant aux Cucurbitacées, elles représentent en grande partie, la strate lianescente. C'est sur ces sables roux du bas Mandrare que nous avons découvert le plus grand nombre de représentants de cette famille sur un territoire tout de même restreint (100 km²). Les *Xerosicyos* (*X. Danguyi* et *X. Perrieri*) abondants, atteignent les extrémités des *Alluaudia* et les tiges nombreuses et encbevêtrées du *Seyrigia gracilis* recouvrent les buissons, tandis que le *Trochomeriopsis diversifolia* et le *Corallocarpus Grevei* s'accrochant au moindre support, prennent une place importante dans cette végétation.

Le sol est souvent recouvert par une Sélaginelle qui prend une teinte brunâtre et semble désséchée et presque morte en l'absence d'eau, mais ce tapis gris-brunâtre reprend vie et devient vert sous la moindre pluie. La présence de Sélaginelles reviviscentes est un fait caractéristique des flores sèches à végétaux xérophiles et recevant une très faible quantité d'eau (Caatinga, formations sèches à *Cactus* et Fouquiériacées du Mexique, steppes arbustives xérophiles du Sud-Est asiatique). A côté de cette Sélaginelle, de nombreux *Hibiscus* (Malvacées) à fleurs variées, des Acanthacées, des Commélinacées, des Amaranthacées et des Graminées (*Brachyaria* ssp., *Decaryella madagascariensis* A. Cam., genre endémique, *Aristida adscensionis* L. var. *mandrarensis* A. Cam., *Chloris*, etc.) forment la strate herbacée assez riche de ces sables roux.

A l'étude de ces stations sur sables et calcaires s'ajoutent de nombreuses observations faites dans d'autres biotopes variés rencontrés au cours de nos investigations sur la Grande-Ile (fig. 32, C).

Ainsi le *Zygosicyos tripartitus* (le genre de Cucurbitacées qui, dans le monde, paraît posséder la répartition la plus restreinte), se développe à une altitude de 800 m environ, sur les buttes rocailleuses gneissiques (à pH de 6,2), où persistent des restes de végétation xérophile à Didiéréacées, *Adansonia* (Bombacacées), *Pachypodium* (Apocynacées), *Xerosicyos* (Cucurbitacées) et *Aloe* (Liliacées). Les tubercules du *Zygosicyos* se développent dans des creux de rocher où les organes souterrains s'accrochent à des accumulations d'humus et des débris rocailleux. Leurs tiges, défeuillées à la base, atteignent la lumière en s'accrocbant aux supports voisins et portent alors feuilles et fleurs. C'est dans ce même biotope que nous avons découvert une espèce de *Seyrigia*, le *S. Bosseri* Keraudren, à répartition géographique aussi limitée que celle du *Zygosicyos*.

En essayant de comprendre les conditions de vie des Cucurbitacées malgacbes, spécialement dans certaines stations caractéristiques, nous avons été amenée à tirer quelques conclusions concernant les exigences de certaines de ces plantes. Si le *Trochomeriopsis diversifolia* se rencontre du Nord au Sud de la Grande-Ile, aussi bien dans le domaine occidental que méridional, il se développe indifféremment sur des sols sableux, calcaires, éboulis gneissiques, etc. Il semble donc que ce genre monospéci-

Source . MNHN, Paris

fique endémique peut facilement s'adapter à des conditions de vie assez variées, toutefois il n'a jamais été rencontré en forêt humide.

L'endémisme spécifique restreint caractérisant deux espèces, le *Seyrigia Humbertii* et le *Seyrigia Bosseri*, correspond aussi à une localisation écologique étroite. Par contre, bien qu'endémique régional également, le *Seyrigia gracilis* pourra se rencontrer sur des sols rocailleux calcaires (calcaires de Sarondrano) ou sur des sables roux (delta du Fiherenana); cette dernière station semble pourtant la plus favorable car l'espèce y prend un développement beaucoup plus luxuriant et, au surplus, y est plus abondante.

On pourrait naturellement étendre l'étude précédente à l'ensemble des espèces présentes à Madagascar. Les exemples que nous avons choisis nous permettent cependant de mettre en évidence un fait intéressant : en effet, chez les Cucurbitacées de Madagascar, l'endémisme spécifique et générique accentué n'est pas obligatoirement corrélatif d'une amplitude écologique étroite. A ce propos, la connaissance des biotopes a apporté, comme nous venons de le voir, des compléments satisfaisants qui s'ajoutent aux résultats des recherches de chorologie.

B. Diagramme synthétique.

Si l'on tente de synthétiser l'ensemble des observations, par exemple sous forme d'un diagramme adapté au « triangle climatique » d'Aubréville (1949), on remarque immédiatement que les surfaces matérialisant la localisation approximative des stations des genres endémiques se trouvent nettement décalées vers les zones indiquant des conditions de sécheresse assez intense. L'endémisme générique paraît donc s'être réalisé — ou bien s'être maintenu — d'une façon beaucoup plus évidente sous de tels climats, plutôt que dans les régions à climat tropical humide. Il s'agit d'un caractère d'ordre historique qui n'est pas sans intérêt général si l'on considère les habituelles facilités de résistance des Cucurbitacées du Vieux Monde tropical et subtropical aux conditions extrêmes des climats chauds et secs : des *Citrullus*, des *Cucurbita*, des *Echinocystis* vivent dans des zones considérées comme des déserts absolus (Sahara, Nouveau-Mexique) et y donnent néanmoins une fructification d'une abondance parfois surprenante. En ce qui concerne Madagascar, il faut souligner la pauvreté de la différenciation spécifique de la famille dans le domaine de l'Est, ce qui corrobore les résultats précédents (fig. 33).

Source . MNHN, Paris

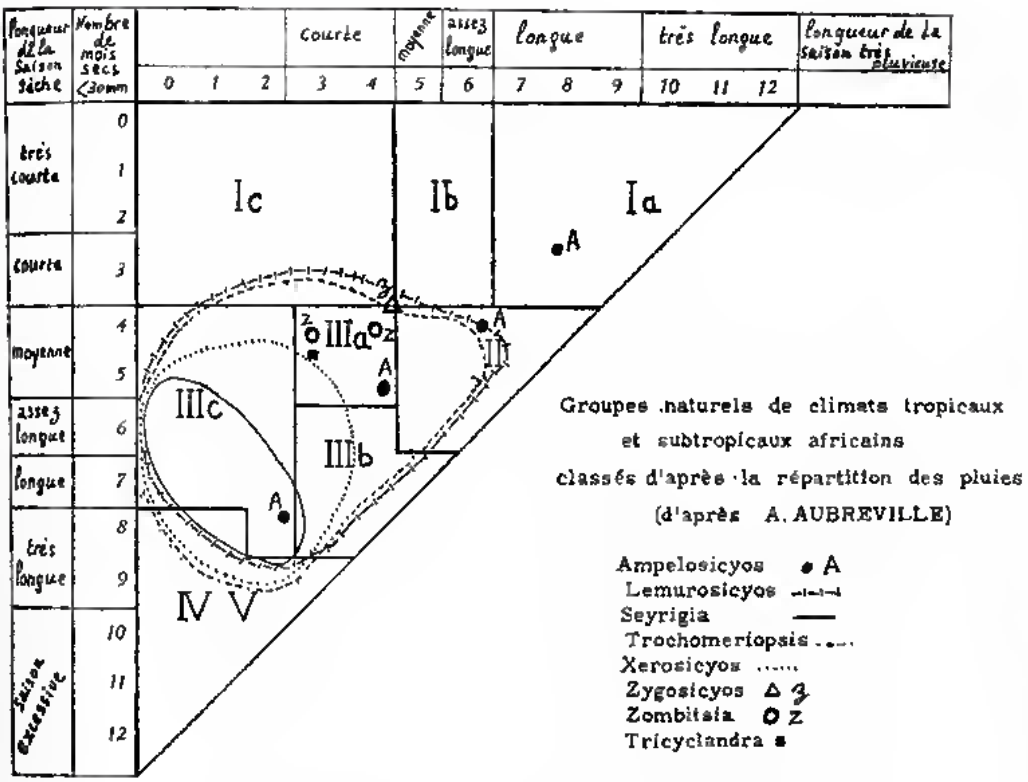


FIG. 33. — Place des genres de Cucurbitacées endémiques de Madagascar par rapport aux conditions climatiques

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

1. Taxinomie.

A l'origine, l'étude qui nous avait été proposée devait porter essentiellement sur la définition des unités taxinomiques qu'il était possible de reconnaître au sein de la famille des Cucurbitacées sur le territoire malgache. Il convenait donc d'établir cet inventaire afin de déterminer l'importance de cette famille à Madagascar et de juger de sa différenciation par rapport aux autres territoires.

Le point de départ du travail présenté ici fut donc, obligatoirement, la réalisation de cet inventaire, réalisation qui ne pouvait être faite qu'à partir du seul matériel de référence existant, à savoir : les collections accumulées depuis deux siècles dans les herbiers.

Mais la dioécie, très fréquente dans cette famille, constitue une difficulté majeure pour l'étude systématique. En effet, à l'image de ce que l'on observe d'ailleurs assez fréquemment chez la Bryone de nos pays, le matériel comprenant des fleurs ♀ s'est avéré — dans l'ensemble des récoltes effectuées à Madagascar — comme extrêmement pauvre par rapport au nombre d'échantillons ♂, ceci dans les espèces dioïques. Il faut d'ailleurs noter que les fleurs femelles sont toujours en nombre bien moindre que les fleurs mâles, même chez de nombreuses espèces à sexes non séparés. De plus, les fruits étant, dans la majorité des cas, de type charnu, ils n'étaient naturellement pas conservés en herbier, ce qui réduisait encore les possibilités d'études et de comparaisons. C'est pourquoi, lorsqu'une première synthèse fut terminée en 1959, la nécessité d'une mission de terrain apparut, dans le but d'effectuer d'indispensables vérifications dans les localités même d'où provenaient les collections.

Le matériel put alors être complété très valablement car les nouvelles récoltes permirent de nombreux rapprochements insoupçonnés entre plantes mâles, plantes stériles, plantes fructifiées. En outre, diverses entités totalement nouvelles (genres et espèces) ont été découvertes et une partie du matériel vivant, rapporté en France, survécut.

L'inventaire traditionnel des Cucurbitacées de Madagascar comprend la description de 4 genres nouveaux (*Seyrigia* Keraudren, *Zombitsia* Keraudren, *Lemurosicyos* Keraudren, *Tricyclandra* Keraudren) et celle de plus de 20 espèces nouvelles. Les taxons suivants, *Cucumella* Chiov., *Kedrostis* Medik, *Zehneria* Endl. et *Cayaponia* Manso sont reconnus pour la première fois hors des continents africain ou américain. A cela il faut ajouter la présence, à Madagascar, du genre *Muellerargia* Cogn. (une espèce endémique, 1965), considéré jusqu'à ce jour comme uniquement indonésien. Les Cucurbitacées de Madagascar comprennent 27 genres et 68 espèces (185e famille de la Flore de Madagascar et des Comores).

C'est alors que se précisait nettement l'intérêt de nouvelles recherches, en particulier dans le but de parfaire les connaissances de base sur la famille. Nous avons donc été amenée à entreprendre un ensemble d'études très différentes des précédentes pour étayer, quand cela était possible, des raisonnements relatifs à la « systématique phylétique », aux rapports morphologiques des taxons entre eux, à la nature de certains organes.

Source : MNHN, Paris

L'utilisation de critères nouveaux dont il était essentiel de discerner l'importance, grâce à leur mise en évidence par des techniques modernes appropriées, nous a apporté des résultats originaux et des éléments de discussion.

Les très grandes divergences dans les points de vue des auteurs anciens ou modernes, à propos des problèmes posés par les Cucurbitacées, ne peuvent véritablement être considérées comme la conséquence d'observations trop fragmentaires sur des matériaux trop localisés : la multitude de ces interprétations traduit une complexité réelle.

Nos résultats apportent des éléments nouveaux : ils ne prétendent pas clore les multiples débats qui depuis un siècle et demi opposent les chercheurs qui se préoccupèrent de cette famille.

2. Cyto-taxinomie.

Si les résultats de la cyto-taxinomie sont très fragmentaires, ils demeurent néanmoins originaux. Les nombres chromosomiques de 9 espèces malgaches s'ajoutent aux connaissances acquises ces dernières années par divers botanistes qui se sont intéressés à ce problème. Dans le cas du *Lemurosicyos* (précédemment considéré comme un *Luffa*), le nombre chromosomique apporte un critère nouveau de différenciation. De plus, la polyploïdie rencontrée chez le *Trochomeriopsis diversifolia* ne justifie cependant pas la reconnaissance d'unités taxinomiques particulières car elle n'est pas en corrélation étroite avec la variation d'autres caractères. L'homogénéité du genre nouveau *Seyrigia* doit être soulignée.

3. Palynologie.

L'étude des pollens des Cucurbitacées de Madagascar est entièrement originale; elle nous a permis de mettre en évidence des faits particulièrement intéressants car ils traduisent des résultats portant sur un nombre élevé d'observations. Les pollens sont :

— isopolaires, à symétrie d'ordre 3;
— répartis dans 5 catégories inférieures bien nettes.

Il nous a donc été possible d'établir une classification à partir des critères palynologiques, tout au moins au niveau du genre. Les modifications apportées par Jeffrey (1964) dans la classification générale de la famille sont intéressantes. Il est évident que les divisions de la famille basées sur la morphologie traditionnelle peuvent être discutées, certains genres ne trouvant pas une place nette et définie au sein des tribus et sous-tribus.

Lorsque la palynologie peut aider à délimiter avec plus de précisions ces diverses unités, il est très souhaitable d'accorder à ces nouveaux critères toute l'importance qui doit leur revenir.

Le rapprochement des genres *Cucurbita* et *Cayaponia*, à gros pollens échinulés peut se justifier, à la fois par la vascularisation de l'androcée et sa morphologie.

Il est toutefois très difficile de savoir à quel caractère accorder la plus grande valeur et celui qui réglera la division des tribus et sous-tribus. Dans la tribu des *Melothriinae* nous trouvons 6 genres présents à Madagascar, 4 d'entre eux ont des pollens tricolporés, les 2 autres (*Cucumis* et *Oreosyce*) des pollens triporés et des loges d'anthères dissemblables mais également vascularisées par un même nombre de faisceaux.

Le cas du genre *Seyrigia* pose un problème systématique. En effet son pollen tricolporé diffère nettement de celui des autres Cucurbitacées à 2 étamines, les *Guraniinae*, dont les grains sont triporés. Ces différences palynologiques posent évidemment le problème des affinités entre ces deux groupes de plantes, en même temps que celui

Source : MNHN, Paris

de l'origine du genre *Seyrigia*. On peut se demander si, malgré l'homogénéité incontestable de l'androcée, les *Seyrigia* et les *Gurania* ne sont pas un exemple d'évolution parallèle à partir d'ancêtres différents.

En essayant de donner une place plus importante au critère palynologique C. JEFFREY (1964-1965) s'est trouvé dans l'obligation de modifier l'équilibre des tribus et sous-tribus qu'il avait adopté dans un système antérieur (1961), basé sur les structures de l'ovaire et de l'androcée.

Dans quelques cas, les variations des structures des pollens sont parallèles aux variations morphologiques et constituent alors des arguments pour justifier la délimitation des unités inférieures (*Peponium*). De plus, les caractères polliniques nous ont permis de réserver une place particulière au *Zehneria Peneyana* (Naud.) Ascher et Schweinf. que nous considérons comme le sous-genre *Pseudo-Kedrostis* du genre *Zehneria*. Il faut souligner que les caractères très particuliers des grains de pollen justifieraient, dans ce cas, l'élévation de cette unité au rang de genre.

Nous adopterons une position prudente vis à vis de la tentative de classification de MARTICORENA (1964), car, s'il est toujours possible de superposer de nouveaux caractères sur un essai systématique préexistant, il est par contre plus délicat de juger des valeurs relatives des critères de différenciation les uns par rapport aux autres, les diverses catégories de pollens se retrouvant au sein de chaque tribu.

4. APPAREIL VÉGÉTATIF.

Les études anatomiques comparatives des vrilles (coupes transversales sériées, nœuds rendus transparents), nous amènent à faire les constatations suivantes :

— la vascularisation des vrilles peut être dépendante des deux cercles de faisceaux de l'axe (cercle interne dit caulinaire, ou parfois « axial », cercle externe dit foliaire), ou de l'un seulement de ces cercles. Cette vascularisation comprend rarement deux cercles de faisceaux et, en cela, se rapproche de celle des pétioles;

— il y a souvent un axe de symétrie dans une coupe transversale faite à la base de la vrille, avec passage progressif vers l'apex à une coupe montrant un plan de symétrie;

— la vrille ne se substitue jamais à la feuille : elle occupe toujours une position latérale à cette dernière mais un peu interne.

Bien qu'il existe des arguments en faveur de la théorie sympodiale (nous les avons examinés), le fait qu'il n'y ait pas hétérodromie au long de la tige principale apparente (alors que ce caractère existe quand on passe de la tige principale à un rameau latéral), joue contre cette interprétation et, en même temps, permet de situer la vrille d'une manière plus exacte :

— la vrille naît au niveau d'un nœud, vraisemblablement à partir d'un bourgeon collatéral;

— par perte progressive du cercle interne de faisceaux, elle apparaît comme un organe appendiculaire très différencié, apte à acquérir une croissance dorso-ventralement asymétrique permettant l'enroulement;

— la vrille des Cucurbitacées ne peut, dans la majorité des cas, être assimilée à un élément d'axe avorté, mais plutôt issue du développement d'un bourgeon latéral de la feuille.

Sur le plan anatomique, les particularités des genres endémiques ont été soulignées; depuis A. ZIMMERMANN (1922), aucune étude n'avait été envisagée sur du matériel tropical non cultivé. Notons que :

— l'anatomie des axes est toujours différente de celle dea vrilles et de celle des organes souterrains;

— les genres *Xerosicyos* et *Seyrigia* ont une structure exceptionnelle.

Source : MNHN, Paris

5. Organes reproducteurs.

Les questions de terminologie relatives à la fleur ont conduit à un choix dicté par des éléments logiques mais restant toutefois quelque peu arbitraires. Nous avons dû établir une équivalence entre les vocables employés par les auteurs au sujet de l'enveloppe de l'ovaire et au sujet des étamines.

Nous avons utilisé le terme de « coupe florale » de préférence à tout autre, ceci en raison de sa signification purement descriptive. Cette expression s'applique en ce sens à tous les cas, de l'épigynie à la périgynie, qu'il s'agisse des fleurs ♂ ou ♀. Nous n'avons pas retenu le terme de « réceptacle », les pièces florales n'étant pas véritablement soudées sur un élargissement du pédoncule, mais plutôt unies au niveau des parois de l'ovaire semi-infère ou au sommet de l'ovaire infère.

Les variations de l'androcée, dans cette famille, sont extrêmement nombreuses. Après avoir homogénéisé la terminologie descriptive, nous avons vu que, chez les Cucurbitacées malgaches, il y avait des fleurs dialystémones (*Ampelosicyos*), ou des fleurs presque entièrement gamostémones (*Sechium*), chacune de ces catégories pouvant se superposer à des figures isomères (*Xerosicyos*) ou le plus fréquemment oligomères (*Seyrigia*). L'étude des genres pour lesquels nous étions parvenue à des représentations identiques de l'androcée a confirmé l'extrême difficulté d'interprétation soulignée par L. Emberger : « des figures morphologiques identiques traduisant des phénomènes fondamentalement différents ».

Cependant, qu'il s'agisse des types à deux étamines (*Seyrigia*), à 3 ou 5 étamines (*Cucurbita, Ampelosicyos*, etc.) nous avons été conduite à admettre que l'on doit bien considérer comme primitif un type plus ou moins hypothétique à *5 étamines dithèques*, type dont on retrouve souvent l'indication lorsque l'on observe les ébauches florales et la vascularisation. Il est donc probable que, dans le cas des Cucurbitacées, la présence d'étamines ramifiées doit être considérée comme le résultat d'une fusion d'étamines ou de demi-étamines primitivement libres, plutôt que l'indication d'un stade ancestral. Cette opinion est très proche des conclusions présentées par Chakravarty (1958), à propos des Cucurbitacées de l'Inde.

En ce qui concerne les exemples malgaches, la construction d'un schéma expliquant les rapports des divers types d'androcée entre eux et partant des types ramifiés pour arriver à des types à étamines simples, n'aboutit pas obligatoirement à faire entrer en jeu des phénomènes de dédoublement. Les figures de vascularisation des étamines sont complexes mais toujours étroitement dépendantes de la vascularisation du périanthe.

L'interprétation des structures ovariennes demeure délicate. Les stades les plus jeunes nous montrent une placentation pariétale et l'ovaire paraît correspondre à trois carpelles soudés par leurs marges placentaires. Nous avons observé les faits suivants :

— des jeunes ovaires portant 6 placentas groupés deux par deux tandis que l'ensemble de l'ovaire est apparemment occupé par une cavité (*Peponium*);

— des jeunes ovaires entièrement découpés par des cloisons les séparant en 6 petites loges renfermant des ovules et à placentation pariétale (*Zombitsia*). Dans ce cas, il existe très souvent une triple vascularisation axiale correspondant à chacun des 3 carpelles primitifs. Cette vascularisation observée chez les fleurs ♀ rendues transparentes, se fait à partir du sommet de l'ovaire, ce qui explique qu'on ne la voit pas dans les coupes transversales à la base des jeunes ovaires;

— des jeunes ovaires découpés en 3 loges par des cloisons et avec des ovules pariétaux également mais apparemment 6 placentas;

— les ovules, puis les graines, peuvent être superposés (empilés) en 6 lots (*Zombitsia*) ou en 3 lots (*Lemurosicyos*) mais dans ce cas ils s'entrecroisent;

Source : MNHN, Paris

— les graines, dans les fruits à maturité, peuvent être soit en position pariétale en six points différents, soit en position axile (*Luffa*) ou même en position intermédiaire.

Pour tenter d'interpréter ces différentes figures on peut supposer qu'au cours de l'ontogénèse du fruit intervient une succession de phénomènes complexes : les déplacements des zones d'insertion des ovules sont en effet simultanés de la croissance de ces ovules et du développement de parois membraneuses surnuméraires.

Mentionnons que Puri (1954) avait donné des schémas interprétatifs faisant intervenir non pas un éventuel déplacement des zones placentaires, mais, au contraire, la croissance de cloisons secondaires interplacentaires.

Les deux genres *Xerosicyos* et *Zygosicyos* (ovaires semi-infères et ovules pendants), représentent des cas très simples qui viennent confirmer notre point de vue puisque la vascularisation des graines se fait non pas à la base mais du sommet du fruit.

On peut aussi verser à ce dossier d'autres éléments : des observations faites sur le genre *Cyclanthera* (genre que l'on ne trouve pas à Madagascar et qui possède un ovaire infère et des ovules ascendants), nous conduisent à donner une interprétation semblable de la colonne séminifère axile pendante que l'on voit dans le fruit adulte de cette plante.

D'autre part, se référant vraisemblablement aux travaux de Van Tieghem (1882), Leredde (1963) a considéré cette succession de phénomènes complexes comme l'interprétation la plus vraisemblable.

6. Biologie.

Fait surprenant, à Madagascar, la succulence se manifeste dans cette famille chez deux genres très éloignés systématiquement (*Seyrigia, Xerosicyos*). Ceci nous incite à supposer — contrairement à nos premières présomptions — que ce caractère n'est pas primitif dans la famille. Toutefois, cela n'interdit pas de considérer, pour des raisons totalement différentes, les *Xerosicyos* comme primitifs (superposition de caractères admis comme primitifs : anatomie, androcée, pollens; ovaire sans évolution complexe; répartition). Rappelons aussi que le deuxième genre malgache rapporté aux Févillées-Zanoniées (*Zygosicyos*), n'est absolument pas crassulescent. La succulence chez les genres *Xerosicyos* et *Seyrigia* correspond vraisemblablement à un phénomène d'évolution parallèle dans chacune des sous-familles.

Les appareils souterrains étaient presque toujours non ou mal définis (« souches épaissies, souches rhizomateuses », etc.). Les études anatomiques des plantes malgaches nous ont amenée à reconnaître qu'il fallait, en réalité, considérer ces organes souterrains comme complexes : une partie peut correspondre à des éléments de type hypocotylaire, enfoncés dans le sol, et une autre partie peut être interprétée comme de type racinaire malgré des structures superposées semblables à celles des tiges. Mais il n'existe pas de phloème interne (axes aériens), dans les organes souterrains.

Rappelons que les Cucurbitacées prennent une grande place dans les phytocœnoses xérophiles de Madagascar.

7. Biogéographie.

Nous voudrions maintenant essayer de mettre en parallèle divers résultats, ceci de manière à parvenir à un essai de généralisation sur les Cucurbitacées de Madagascar et sur leur place dans la famille à l'échelle mondiale.

Les exemples malgaches confirment de façon absolue l'*unité de structure anatomique* des plantes que l'examen systématique conduisait à ranger parmi les Cucurbitacées. A ce premier argument en faveur de l'indiscutable homogénéité d'une famille où les morphologies apparentes des organes reproducteurs sont pourtant si variées,

Source : MNHN, Paris

s'ajoute le fait que l'amplitude de variation des nombres chromosomiques de base est très faible (cinq ou six unités). Ces éléments consolident ceux, plus classiques, se rapportant à l'appareil végétatif muni de vrilles, à la nature particulière des régions nodulaires, à l'aptitude à la lianescence.

Mais, si étroits qu'ils nous paraissent, les rapports entre les divers genres, ou plutôt entre divers ensembles de genres, ne semblent pas inciter à considérer la famille des Cucurbitacées comme formant un seul « *groupe climax* » dans un phylum dit des « *Lignosae* ». Sans doute existe-t-il quelques représentants ligneux parmi cette famille (*Acanthosicyos*), mais, à l'inverse, on trouve aussi des espèces ligneuses dans les Astérales qui prennent pourtant place parmi les « *Herbaceae* ». De plus, la seule Cucurbitacée à port arborescent (*Dendrosicyos*) ne peut guère être considérée comme une plante ligneuse. Quant à la notion de « *groupe climax* », il nous semble difficile de l'appliquer à une famille qui, à Madagascar, renferme pratiquement les types morphologiques les plus opposés que l'on rencontre dans le monde.

Lorsque l'on cherche à placer les Cucurbitacées de Madagascar dans un système évolutif, on se heurte immédiatement à des difficultés. Si pour chacun des organes considérés séparément, il est possible d'envisager des rapports, on doit admettre alors pour base des principes généraux qui peuvent être discutés : petits pollens peu ornementés plus primitifs que les grands pollens complexes, vascularisation de l'androcée à 4 ou 5 faisceaux moins évoluée que celle à 3 faisceaux, étamines à loges simples ou complexes, etc. Les corrélations n'aboutissent à des résultats homogènes que dans quelques cas. Ceci indique nettement qu'il serait peu démonstratif d'établir un tableau phylétique des Cucurbitacées de Madagascar sauf dans le cas où l'on pourrait y placer chaque taxon. Pour cela il conviendrait que soient beaucoup mieux connues, sur le plan de la morphologie générale comparée, aussi bien les Cucurbitacées africaines que celles des zones tropicales américaines et indo-malaises.

En effet, les Cucurbitacées de Madagascar étant réparties dans les deux sous-familles et comprenant de plus un genre qui, par son androcée très particulier n'a d'affinités qu'avec la flore sud-américaine (*Seyrigia*) et un genre aberrant (*Tricyclandra*), nous pouvons supposer que leur installation sur la Grande-Ile est très ancienne; la présence de 8 genres endémiques très différenciés sur un total de 27 genres (dont plusieurs introduits), corrobore cette opinion. Il ne nous semble pas cependant, que de telles conclusions puissent accréditer la thèse récente de l'origine gondwanienne du peuplement actuel en Cucurbitacées de Madagascar.

Les amplitudes de variation des caractères morphologiques fondamentaux sont assez différentes selon que l'on s'adresse aux représentants himalayo-décanniens, malayo-papous ou sud-américains et mexicains des Cucurbitacées. Les flores pacifiques et australiennes ne paraissent pas révéler un endémisme important. L'Archiguyanne qui, dans ce cas, serait considérée comme berceau des Cucurbitacées, n'a pas été obligatoirement en climat subtropical au mésosoïque (spécialement si l'on fait jouer les hypothèses du déplacement des pôles).

Bien que s'étant individualisée à partir de souches certainement très anciennes, et malgré la présence du genre *Seyrigia*, affine, par les caractères de l'androcée, des Angurinées américaines, la flore de Cucurbitacées de Madagascar possède plus d'analogies lémuro-africaines que d'homologies lémuro-décanniennes ou lémuro-pacifiques (malgré la présence du genre *Muellerargia*).

Dans le monde entier, les régions les plus sèches ou les plus désertiques sont favorables à l'extension des Cucurbitacées. Certaines savanes africaines peuvent comprendre de nombreuses espèces à fruits volumineux et charnus (*Cucumeropsis* Naud., *Trochomeria* Hook. f., *Acanthosicyos* Welw., etc.) et, du Mexique à l'Arizona et au Texas, les fourrés subdésertiques recèlent des *Cucurbita* L., des *Echinocystis* Torr. et Gray, etc. Cette aptitude biologique à conquérir des milieux extrêmes s'est manifestée aussi à Madagascar, mais ce sont des genres particuliers et à faible répartition qui prennent

Source : MNHN, Paris

une place importante dans les fourrés spinescents (peuplements à Didiéréacées et Euphorbes). Il s'agit évidemment d'arguments non négligeables pour supposer que les Cucurbitacées constitueraient un vestige d'une flore sèche ancienne à dominance d'herbacées. Nous inclinerons, cependant, à penser que la dispersion actuelle des genres et espèces endémiques, de même que la richesse de cette famille au Sud-Est asiatique et dans les zones montagneuses, au contact de l'Amazonie et des Cordillières, doivent inciter à montrer une grande prudence. A Madagascar retenons que les Cucurbitacées sont représentées par deux genres seulement dans les forêts de l'Est (forêts de type dense humide), *Ampelosicyos* et *Raphidiocystis*. Les zones les plus favorables paraissent être les hauts-plateaux couverts d'îlots de forêts tropophiles ou de fourrés secs.

Les Cucurbitacées occupent toutefois, numériquement, une place moyenne dans la flore. Biologiquement, leur intérêt nous a paru considérable et en cela certainement comparable à celui des Composées, des Asclépiadacées, des Apocynacées, des Vitacées ou des Passifloracées. La confrontation de recherches relatives aux modalités de répartition, de développement et d'apparition de certaines structures exceptionnelles (organes souterrains en particulier), communes à des représentants malgaches de ces diverses familles, apporterait une documentation d'un grand intérêt biologique.

Nous avons essayé ici de contribuer à réaliser une synthèse jusqu'alors inexistante pour la famille des Cucurbitacées en partant de l'inventaire systématique et en soulignant les particularités les plus remarquables. Nous avons tenté d'apporter des documents nouveaux qui nous ont permis de discuter certains problèmes généraux; ceux-ci pourront justifier, ultérieurement, au fur et à mesure de la découverte d'un matériel plus abondant, des recherches comparatives plus spécialisées.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

AALDERS (L. E.), 1959. — Monoploidy in Cucumbers, *Journ. Hered., 49,* 41-44.

ADANSON (M.), 1763. — Famille des plantes, 2e partie (135-139).

AFIFY (A.), 1944. — Cytological studies in the Cucurbitaceae, *Journ. Genet., 46,* 116-124.

AHUJA (M. R.), 1955. — Chromosome numbers of some plants, *Ind. Journ. Gen. and pl., 15,* 142-143.

ALECHINA (L. A.), 1964. — Du pollen des Cucurbitacées, *Bot. Journ. Acad. Sc. U.R.S.S., 49* (12), 1773-1776.

AMICI (J. B.), 1824. — Du pollen, observations microscopiques sur diverses espèces de plantes, *Ann. Sc. Nat., 2,* 69-70.

ANDRÉ (C.), 1956. — Contributions à l'étude de la croissance des plantules de *Cucumis Melo* L. et *Cucurbita maxima* Duch., diplôme d'études supérieures, Paris.

ANDRÉ (Ed.), 1867. — Le *Thladiantha dubia, l'Instituteur,* 201.

ANDREWS (F. W.), 1950. — The flowering plants of the Anglo-Egyptian Sudan; Buncle, *1,* (163-183).

ARCHANGELI (G.), 1893. — Sopra monstruosità osservata nella *Cyclanthera pedata* e sui viticci delle Cucurbitacee, *Atti del Congresso Botanico internazionale di Genova,* 18-20.

——, 1899. — Altre osservazioni sopra alcune Cucurbitacee sui loro nettari, *Bull. della Soc. Bot. Ital. Firenze,* 198-204.

ARTHUR (J. C.), 1881. — Trichomes of *Echinocystis lobata, Bot. Gaz., 6,* 180-183, 1 pl.

AUBRÉVILLE (A.), 1949. — Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale, Soc. Ed. Géogr. Mar. Col., 1-351, nombreuses figures.

AWASTHI (P.), 1961. — Palynological investigations on *Cucurbitaceae,* I, part II, *Nat. Inst. Sci. India Proc., 28,* 485-495, 2 pl.

——, 1962. — On the morphology of the pollen grains of two species of *Cucurbita* L., *Pollen et Spores, 4* (2), 263.

BAGNOULS (F.) et GAUSSEN (H.), 1957. — Les climats biologiques et leur classification, *Ann. Géogr., 355,* 193-220, 9 tableaux.

BAILEY (L. H.), 1929. — The domesticated Cucurbitas, *Gentes. Herb., Ithaca, 2,* 63-115.

BAILLAUD (L.), 1950. — Note préliminaire sur le mouvement des vrilles bifurquées de *Cyclanthera explodens, Ann. Sc. Univers. Besançon, 5,* 17-20.

——, 1950. — Nutation d'une vrille ramifiée de *Lagenaria vulgaris, Bull. Soc. Hist. Nat. Doubs, 54,* 101-102.

——, 1957. — Recherches sur les mouvements spontanés des plantes grimpantes, *Ann. Sc. Univers. Besançon, 11,* 1-235.

Source : MNHN, Paris

BAILLON (H.), 1861. — Considérations sur la parthénogénèse dans le règne végétal, *Adansonia, 1,* 126.
——, 1876. — Essai sur les lois d'entraînement dans les végétaux, *C. R. Acad. Sc., Paris, 83,* 1150.
——, 1878. — Sur la constitution de l'androcée des Cucurbitacées, *Ass. Fr. pour l'Avancement des Sc.,* 7e Session, 676-685.
——, 1878. — De l'influence de l'âge des graines du Melon sur la production des sexes, *Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 1,* 182.
——, 1879. — Structure de l'anthère des *Fevillea, Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 1,* 210.
——, 1881. — Sur l'entraînement des pétales dans le plan horizontal, *Bull. Soc. Linn. Paris, 1,* 300.
——, 1882. — Sur un *Bryonopsis* à fleurs hermaphrodites, *Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 1,* 345.
——, 1882. — Sur les fleurs hermaphrodites de *Trichosanthes, Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 1,* 308.
——, 1882. — Les 8eurs mâles du *Sicosperma gracile, Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 1,* 328.
——, 1884. — La 8eur femelle d'*Acanthosicyos, Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 1,* 422.
——, 1884. — Les problèmes de l'organisation des Cucurbitacées, *Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 1,* 451-452.
——, 1885. — Les ovules des *Echinocystis, Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 1,* 457.
——, 1885. — La symétrie florale et l'androcée des *Telfairia, Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 1,* 473.
——, 1885. — L'orientation de la fleur des Passifloracées et la signification morphologique de leur vrille, *Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 1,* 521.
——, 1885. — La 8eur femelle d'*Alsomitra brasiliensis, Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 1,* 457.
——, 1885. — Une nouvelle Cucurbitacée anormale, *Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 1,* 441-442.
——, 1886. — Histoire des plantes, *7,* 375-457.

BAKER (K. G.), 1871. — *Cucurbitaceae* in Oliver, Flora of Tropical Africa, *2* (521-569).
——, 1884. — Contributions to the Flora of Madagascar, *Journ. of Linn. Soc., 20,* 87-346.
——, 1890. — Further contributions to the Flora of Madagascar, *Journ. of Linn. Soc., 25,* 294-350.

BARANETSKY (J.), 1900. — Faisceaux bicollatéraux, *Ann. Sc. Nat.,* sér. 8, 301-304.

BARBER (J. G.), 1909. — Comparative histology of fruits and seeds of *Cucurbitaceae, Bot. Gaz., 47,* 263-310.

BARKLEY (G.), 1927. — Differenciation of vascular bundles of *Trichosanthes anguina, Bot. Gaz., 83,* 173-184, pl. 13.

BARON (R. F.), 1890. — The flora of Madagascar, *Journ. of Linn. Soc., 25,* 246-294.
——, 1903. — Compendium des plantes malgaches (138-141).
——, 1912. — La flore de Madagascar (traduit par Lamberton), Tananarive, *Bull. Econ. Mad., 2,* 39-82.

BASSE (E.), 1934. — Les groupements végétaux du Sud-Ouest de Madagascar, *Ann. Sc. Nat., 10e sér., 16,* 1-228, cartes, photographies.

BATOUTAH (I.), XIVe siècle. — « Voyage dans le Soudan », traduit sur les manuscrits de la bibliothèque du Roi par Mac Guckin de Slane en 1845.
——, XIVe siècle. — « Voyages », texte arabe accompagné d'une traduction par G. Defremery et B. S. Sanguinette, *Paris, Impr. Nat.,* 4e éd., *4* (1922), 1-479.

BECKER (G.), 1961. — La forêt d'épineux de Fort-Dauphin à Madagascar, Conf. Soc. Amis du Muséum, suppl. *Sc. et Nat., 48.*

BECQUEREL (P.), 1901. — Recherches sur la vie latente des graines, *Ann. Sc. Nat.,* 9e sér., *5,* 193-311.

BENSON (L.), 1957. — Plant classification; Heath, Boston (287-289).

BENTHAM (G.) et HOOKER (J. D.), 1867. — *Genera plantarum, 2* (816-841).

Source : MNHN, Paris

BERTON (A.), 1950. — L'inflorescence des Hélianthèmes, *Le Monde des Plantes*, *22*, 266.

BERTRAND (L.), 1961. — De l'intérêt de la L. O. analyse pour l'étude des sculptures de l'ectexine des grains de pollen, *86e Congrès des Soc. Sav.* (605-611, 4 pl.).

BESAIRIE (H.), 1946. — La géologie de Madagascar, *Ann. Géogr. Serv. Mines Madagascar*, 1-29.

BEWS (J. W.), 1905. — Preliminary note on a peculiarity in the pith of a species of *Cucurbitaceae*, *Trans. Bot. Soc. Edinburgh*, *23*, 246-248.

——, 1925. — Plant forms and their evolution in South Africa, Londres, *32*, 91-144.

BHADURI (P. N.) et BOSE (P. C.), 1947. — Cytological investigations in some common Cucurbits with special reference to fragmentation of chromosomes as a physical basis of speciation, *Journ. Genet.*, *48*, 237-256.

BHANDARI (M. M.) et SINGH (D.), 1964. — *Dactyliandra* (Hook. f.) Hook. f., a Cucurbitaceous genus new to the India Flora, *Kew Bull.*, *19* (1), 133-138.

BIANCONI (G. G.), 1855. — Alcune ricerche sui capreoli delle Cucurbitaceae, Rend. delle sess. *Accad. Sc. Ist. Bologna*, 13-15 et *Mem. Accad. Sc. Ist. Bologna*, *6*, 2B9-307.

Biogéographie, 1947-1948. — *Comptes rendus sommaires des colloques* de la Société de Biogéographie, 91-103.

BLYTH (A.), 1958. — Origin of tbe primary extraxillary stem fibers in Dicotyledons, *Univ. Calif. Press.*, *30* (2), 145-232, 23 pl.

BOIS (D.), 1916. — Deux Cucurbitacées à graines alimentaires de Madagascar, *Bull. Soc. Nat. d'Accl.*, 343-344.

——, 1920. — La Chilayote du Mexique (Courge du Siam), *Cucurbita ficifolia*, *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, *7*, 675-678.

——, 1927. — Les plantes alimentaires chez tous les peuples et à travers tous les âges; Paris, Lechevalier, *1* (184-225).

BÖNICKE (L.), 1911. — Zur Kenntnis der Prophasen der heterotypischen Teilung einiger Pollenmutterzellen, *Ber. der Deutsch. Bot. Ges.*, *29*, 59-65.

BORZI (A.), 1901. — Anatomia dell'apparato senso-motore dei cirri delle *Cucurbitaceae*, *Atti R. Acad. Lincei*, *10* (1), 395-400.

BOSSER (J.) et HERVIEU (J.), 195B. — Carte d'utilisation des sols au 1/20.000 de la végétation et carte morpbologique de la plaine de Tuléar, *Inst. Sc. Madag.*, 16-44, cartes.

BOUILLENNE (R.), 1965. — Importance de l'évolution du facteur eau dans la mise à fleurs chez certaines espèces végétales, in Travaux dédiés au Professeur Plantefol, Masson (125-146).

BOUREAU (E.), 1954-1957. — Anatomie végétale, Presses universitaires de France, *1*, *2*, *3*, 1-753, 370 fig., 23 pl.

BOUVRAIN (G.), 1943. — Sur un mode de réduction du nombre des convergents, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *91*, 80-85.

BRAUN (A.), 1B76. — Morphologie des Cucurbitaceeranke, *Sitzb. Ver. Deutscher Naturf. und Aerzte in Hamburg*, 101.

BRONGNIART (A.), 1827. — Mémoire sur la génération et le développement de l'embryon dans les végétaux phanérogames (145).

——, 1B28. — Nouvelles recherches sur le pollen et les granules spermatiques des végétaux, *Ann. Sc. Nat.*, 1re série, *15*, 3B1.

BUCHENAU (Fr.), 1882. — Reliquiae Rutenbergianae, *Abh. Naturwiss. Ver. Bremen*, *7* (3), 250-251.

BUGNON (Fr.), 1956. — Valeur morphologique du complexe axillaire chez les Cucurbitacées *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11e série, *17*, 313-323.

BUVAT (R.), 1965. — Le cytoplasme végétal, in Travaux dédiés au Professeur Plantefol, Masson (84-124).

Source : MNHN, Paris

CANDOLLE (A. DE), 1825. — Note sur la place des Cucurbitacées dans la série des familles naturelles, *Mém. Soc. Phys. et d'Hist. Nat.*, *3*, 33-37.

——, 1882. — Origine des plantes cultivées; Baillière, Paris, 1-277.

CARIÉ (P.), 1924. — Culture de quelques Cucurbitacées tropicales en Seine-et-Oise, *Rev. d'Hist. Nat. Appl.*, *5*, 7.

CARTER (G. F.), 1945. — Some archeologic Cucurbit seeds from Peru, *Acta Amer.*, *3*, 162-172.

CARUEL (F.), 1859. — Observationa sur l'origine et la nature de la pulpe qui entoure les graines de certains fruits, *Ann. Sc. Nat.*, 4e série, *12*, 72.

CASTETTER (E. F.), 1926. — Cytological studies in the *Cucurbitaceae*, I, Microgenesis in *Cucurbita maxima*, *Amer. Journ. Bot.*, *13*, 1-10.

——, 1930. — Species crosses in the genus *Cucurbita*, *Amer. Journ. Bot.*, *17*, 41-57.

CAUVET (D.), 1864. — Notes sur la vrille des Cucurbitacées, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *11*, 278-286.

——, 1865. — Recherches morphologiques sur le *Tamus communis* et sur le *Smilax aspera*, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *12*, 257-261.

CAYLA (V.), 1907. — Sur quelques Cucurbitacées cultivées d'Indochine, *Bull. Mus. d'Hist. Nat.*, *2*, 175.

CHAKRAVARTY (H. L.), 1935. — Occurence of lime edible *Momordica*, *Current Sc.*, *4*, 230-240, 261-262.

——, 1937. — Physiological anatomy of the leaves of *Cucurbitaceae*, *Philippine Journ. of Sc.*, *63*, 409-431.

——, 1947. — Cytology of *Coccinia indica* W. et A., with reference to the behaviour of its sex-chromosomes, *Proc. Ind. Acad. Sc.*, *27*, sect. B, 74-86.

——, 1949. — Morphology of staminate flowers in the hottlegourd *Lagenaria leucantha*, *New Phytol.*, *48*, 448-452.

——, 1949. — The androecium in *Cucurbitaceae*, *Sci. et Cult.*, *15*, 31-32.

——, 1952. — New finds of Indian *Cucurbitaceae*, *Journ. Bomb. Nat. Hist. Soc.*, *50*, 894-901.

——, 1958. — Morphology of the staminate flowers in the *Cucurbitaceae* with special reference to the evolution of the stamen, *Lloydia*, *21* (2), 49-87.

——, 1959. — Monograph on Indian *Cucurbituceae*, *Records of the Bot. Surv.*, *17* (1), 1-234, 94, cartes nb. fig.

CHAKRAVARTY (H. L.) et SEN GUPTA (K.), 1951. — Morphology of the stamens of the *Coccinia cordifolia*, *Bull. Beng. Soc.*, *2*, 31-51.

CHAKRAVARTY (H. L.) et BHATTACHARJEE (S. S.), 1953. — Morphology of the stamens in *Benincasa hispida*, *Bull. Beng. Soc.*, 55-59.

CHARLES (M. E. S.), 1919. — Germination of wild Cucumbers, *Amer. Journ. Bot.*, *25*, 66-67.

CHATIN (A.), 1865. — Sur la vrille des Cucurbitacées, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *12*, 375, 435-436.

CHAUDHARY (H. K.) et MEHOTRA (H. N.), 1963. — Chromosomes in watermelon (*Citrullus vulgaris* Schrad.), *Univers. Res. Stud.*, *1*, 65-70, fig. 1-5.

CHEVALIER (A.), 1901. — Un ancêtre présumé du Melon cultivé, Paris, 1-4.

——, 1940. — Nôtes sur le genre *Cucumeropsis*, *Rev. Bot. Appl.*, *29*, 215.

CHOATE (H.), 1940. — Dormancy and germination in seeds of *Echinocystis lobata*, *Amer. Journ. Bot.*, *27*, 156-160.

CHOPHA (R. N.), 1955. — Developpement de l'embryon chez *Coccinia indica* W. et A., *Phytomorphology*, *5*, 219-230.

CHOPRA (R. N.) et AGARWAL (S.), 1958. — Some further observations on the endosperme of *Cucurbitaceae*, *Phytomorphology*, *8* (1-2), 194.

——, 1960. — The female gametophyte of *Benincasa cerifera* Savi, *Bot. Not.*, *113* (2), 192-201.

CHOUARD (P.), 1932. — Relation entre la croissance de diverses parties de la plantule du Melon et la quantité des réserves laissées à la disposition de l'embryon, *C. R. Acad. Sc.*, *194*, 1514.

Source : MNHN, Paris

CHOWDHURY (D. K.), CHAKRAVARTY (H. L.) et MUKHERJII (B. K.), 1955. — Study on some seed fats of *Cucurbitaceae* family, *Journ. Amer. Oil Chemist Soc.*, *32* (7), 384-386.

CLARKE (C. B.), 1879. — *Cucurbitaceae*, in Hooker's Flora of British India, *2* (504).

CLOS (D.), 1855. — Sur les vrilles des Cucurbitacées, *C. R. Acad. Sc.*, *11*, 839-840.

——, 1856. — La vrille des Cucurbitacées, organe de dédoublement de la feuille, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *3*, 545-548.

COGNIAUX (A.), 1875. — Diagnoses de Cucurbitacées nouvelles et observations sur les espèces critiques, *Acad. Royale de Belgique*, *39*, 2e série, 6.

——, 1876. — Diagnoses de Cucurbitacées nouvelles et observations sur les espèces critiques, *Mém. couronnés et autres Mém., Acad. Royale Belg.*, *27*, 1-44.

——, 1877. — Diagnoses de Cucurbitacées nouvelles et observations sur les espèces critiques, *Mém. couronnés et autres Mém., Acad. Royale Belg.*, *28*, 1-102, 1 pl.

——, 1878. — *Cucurbitaceae*, in Flora Brasiliensis, *6*, part 4, 1-126.

——, 1879. — Remarques sur les Cucurbitacées brésiliennes et particulièrement sur leur dispersion géographique, *Bull. Soc. Roy. Belgique*, *27*, 273-303.

——, 1881. — Cucurbitaceae in DC., *Monographiae Phanerogamarum*, *3*, 325-951.

——, 1884. — La fleur ♀ de l'*Acanthosicyos*, *Bull. Soc. Linn. Paris*, *1*, 422.

——, 1884. — Notice sur le *Delognea*, nouvesu genre de Cucurbitacées, *Bull. Soc. Linn. Paris*, *1*, 425-427.

——, 1884. — Sur un nouvesu genre *Cogniauxia*, *Bull. Soc. Linn. Paris*, *1*, 423.

——, 1890. — Le nouveau genre *Posadaea* de la famille des Cucurbitacées, *Bull. Acad. Roy. de Belgique*, 3e série, *20* (11), 475-478.

——, 1893. — Le genre *Siolmatra* H. Baill. et la tribu des Zanoniées, *Bull. de l'Herb. Boissier*, *1* (12), 609-613, 1 pl.

——, 1896. — *Roseanthus*, a new genus of *Cucurbitaceae* from Acapulco, Mexico, *Contrib. U. S. Nat. Herb.*, *3* (9), 577-578, 1 pl.

——, 1916. — *Cucurbitaceae-Fevilleae-Melothrineae*, in Engler, *Pflanzenr.*, IV.*275.1*, 1-277, bn. fig.

COGNIAUX (A.) et HARMS (H.), 1924. — *Cucurbitaceae-Cucurbiteae-Cucumerinae*, in Engler, *Pflanzenr.*, *IV.275.2*, 1-246.

COLOMB (G.), 1887. — Sur la vrille des Cucurbitacées, *Journ. Bot., Morot*, *1*, 136-140, 150-153.

CORNER (J. H.), 1949. — The Durian Theory or the Origin of the Modern Tree, *Ann. of Bot.*, nouvelle série, *13* (52), 367-414.

CORRENS (C.), 1896. — Zur Physiologie der Ranken, *Bot. Zei.*, *1*, 1-20.

COSTANTIN (J.), 1885. — Influence du milieu sur la racine, *Ann. Sc. Nat.*, 7e série, *1*, 135-182.

CRAFTS (A. S.), 1932. — Phloem anatomy, exudation and transport of organic nutrienta in Cucurbitaceae, *Plant Physiol.*, *7*, 183-225.

CRANWELL (L.), 1939. — Southern-beech pollens, *Rec. Auckl. Inst. Mus.*, *2*, 175-196, 1 ph.

CRÉTÉ (P.), 1954. — Embryologie des Cucurbitacées, développement de l'embryon chez *Cyclanthera explodens* Nsud., *C. R. Acad. Sc. Paris*, *254*, 3411-3412.

——, 1958. — La parthénogénèse chez les *Sicyos angulata L.* (Cucurbitacées), *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *105*, 18-19, 1 fig.

——, 1958. — Cucurbitacées, développement de l'embryon et de l'albumen chez le *Sicyos angulata L.*, *C. R. Acad. Sc.*, *246*, 456-459.

——, 1965. — Précis de botanique; Masson. Paris, *2* (380-384).

CROKER (W.), 1916. — Mechanics of dormancy in seeds, *Amer. Journ. Bot.*, *3*, 99-120.

DANGEARD (P.), 1937. — Recherches sur la structure des noyaux chez quelques Angiospermes, *Le Botaniste*, *28*, 336-353.

DANSEREAU (P.), 1957. — Biogeography : an ecological perspective; The Ronald Press, ed. N. Y., 1-394, nb. fig.

Source . MNHN, Paris

DARLINGTON (C. D.), 1932. — Chromosomes and Plant breeding; Mac Millan, Londres.
——, 1942. — The handling of chromosomes; Allen et Unwin, 179 p., 20 ph. (en coll. L. F. LA COUR).
——, 1956. — Chromosomes botany; Allen et Unwin, Londres (128-130).

DARLINGTON (C. D.) et JANAKI AMMAL (E. K.), 1945. — Chromosome Atlas of cultivated plants; Allen et Unwin, Londres (114-116).

DARLINGTON (C. D.) et WYLIE (A. P.), 1955. — Chromosome Atlas of flowering plants; Allen et Unwin Londres, (98-100).

DARWIN (Ch.), 1867. — On the movement and habits of climbing plants, *Journ. Linn. Soc., 9*, 1-118.

DASTUR (R. H.) et KAPADIA (G. A.), 1931. — Mechanism of curvature in the tendrils of *Cucurbitaceae, Ann. of Bot., 45*, 279-301.

DATTA (S.C.), 1965. — A handbook of Systematic Botany; Asia publishing bouse, Londres (125-129).

DAVE (R. V.) et MEHOTRA (H. N.), 1963. — Caryological studies in *Cucumis sativus L., Univers. Udaipur Res. Stud., 1*, 59-64.

DEBBERMAN (P. M.), 1922. — Some observations on the anchoring pad of *Gymnopetalum cochinchinense* Kurz, and some other Cucurbitaceous plants, *Journ. Indian Bot. Soc. 3*, 52-57.

DECAISNE (J.), 1855. — Réponse à la note de J. H. Fabre sur la nature des vrilles des Cucurbitacées, *Bull. Soc. Bot. Fr., 2*, 519.
——, 1857. — Sur les vrilles des Cucurbitacées, *Bull. Soc. Bot. Fr., 4*, 787-788 (discussion entre Decaisne et Lestiboudois).

DELAY (C.), 1950-1951. — Nombres chromosomiques chez les Phanérogames, *Rev. Cytol. et Biol. Vég., 12-13*, 1-368.

DELPINO (F.), 1901-1902. — Sopra un organo caratteristico di alcune Cucurbitacées, *Mém. Accad. Sc. Bologna*, série 5, 9, 283, 3 pl.

DESFONTAINES (R.), 1834. — Sur la fécondation d'un pied de *Cucurbita Pepo, Ann. Sc. Nat.*, 2e série, *1*, 146.

DEVAUX (H.), 1891. — Porosité du fruit des Cucurbitacées, *Rév. Gén. Bot., 3*, 49.

DOUBEK (M.), 1906-1908. — Uber die Ranken und die Zusammensetzung der Achsen bei den Cucurbitaceen, *Bull. Intern. Acad. Sc. de l'Empereur François-Joseph*, 56-76; *Bull. Intern. Acad. Sc. Boheme, Prag.*, 55.

DOUBKOVA (M.), 1907. — Uponky a slozeni os u Cucurbitacei, *Rozpravy Ceské Akademie*, 2 tx.

DOULIOT (H.), 1890. — Recherches sur la croissance terminale de la tige des Phanérogames, *Ann. Sc. Nat.*, 7e série, *11*, 283-348.

DUCHAIGNE (A.), 1957. — Les libers inclus dans la racine des Dicotylédones : I, le liber inclus centrifuge cauloradical, *Bull. Soc. Bot. Fr., 104*, 237-241.

DUCHAIGNE (A.) et CHAISE-MARTIN (Cl.), 1959. — Le liber inclus ou phloème interxylémien chez les *Cucumis, Bull. Soc. Bot. Fr., 106* (3-4), 119-123, 3 fig.

DUCHARTRE (P.), 1886. — Observations sur les vrilles des Cucurbitacées, *Bull. Soc. Bot. Fr., 33*, 10-19, fig. et 157-169.

DUJARDIN (F.), 1842. — Nouveau manuel complet de l'observateur au microscope, Paris (micrographie), pl. 24.

DULAC (J.), 1886. — Flore des Hautes-Pyrénées; Savy, Paris, (262-263).

DUTAILLY (G.), 1873. — Des épaississements cellulaires spermodermiques chez les Cucurbitacées, *Adansonia, 10*, 207-234 et 379-380.
——, 1874. — Sur la structure des vrilles simples des Cucurbitacées, *Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 1*, 14.

Source : MNHN, Paris

——, 1874. — Sur la nature axille des vrilles des Cucurbitacées, *Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 1*, 21.
——, 1875. — Sur les écailles glandulifères du *Luffa, Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 1*, 41.
——, 1876. — Sur la morphologie du *Thladiantha dubia, Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 1*, 73.
——, 1877. — Recherches sur les formations axillaires des Cucurbitacées, *Ass. Fr. Avancement Sc., Le Havre*, 597-610, 2 pl.
——, 1879. — Sur une monstruosité de *Bryonia dioica, Ann. Soc. Bot. Lyon, 1*, 207-208.
——, 1879. — Recherches anatomiques organogénétiques sur les Cucurbitacées et les Passifloracées, *Ass. Fr. Avancement Sc., Montpellier*, 711-728.
——, 1884. — Des causes qui déterminent l'irrégularité de l'androcée type des Cucurbitscées, *Ass. Fr. Avancement Sc., Blois*, 297-305.

Dzevaltovs'kyi (A. K.), 1962. — Effect of physiologically active substance on growth, development and morphology of the vegetative organs in some representatives of *Cucurbitaceae, Ukrayin. Bot. Zhur., 19* (3), 53-58.

Eames (A. J.) et Mac Daniels (L. H.), 1951. — An introduction to plant anatomy; Mac Graev Hill, Londres, 1-427.

Eichhorn (A.), 1931. — Recherches caryologiques comparées chez les Angiospermes et les Gymnospermes, *Arch. Bot. Caen, 1*, 1-100.

Eichhorn (A.) et Franquet (R.), 1931. — La Mitose somatique des Cucurbitacées. Contribution à la connaissance des Noyaux porteurs de prochromosomes, *Arch. Mus. Paris*, 6e série, *7*, 205-224.
——, 1931. — Sur la caryocinèse de *Bolbostemma paniculatum* Franquet et de *Thladiantha dubia* Bunge, Cucurbitacées cultivées au Muséum, *Bull. Mus.*, 2e série, *3*, 342-348.

Eichler (A. W.), 1861. — Zur Entwicklungsgeschite der Blüte, *8*, 4, 2 pl.
——, 1875. — Blüthendiagramme, Leipzig, *1* (302-321).

Eisendrath (E. R.), 1961. — Portraits of plants. A limited study of the « Icones », *Ann. Miss. Bot. Gard., 48*, 291-327.

Emberger (L.), 1931. — Éléments de morphologie florale, Paris, 1-102.
——, 1952. — La valeur morphologique et l'origine de la fleur (à propos d'une théorie nouvelle). Coll. Intern. sur l'évol. et la phylog. chez les végétaux, éd. *C.N.R.S., Paris*, 279-360.
——, 1960. — Traité de Botanique, t. II, les Végétaux vasculaires, 2 vol., in Chadefaud (M.) et Emberger (L.); Masson, 1539 p., nb. dessins.

Endlicher (S.), 1883. — *Prodromus Florae Norfolicae*, 67-70.

Engler (A.), 1936. — Syllabus der Pflanzenfamilien, 11e édit. E. Diels, (364-365).
——, 1964. — Syllahus der Pflanzenfamilien, II band, (341-345).

Erdtman (G.), 1945. — Pollen morphology and plant taxonomy on the occurence of tetrads and dyads, *Svensk Bot. Tidskr.*, (39).
——, 1952. — Pollen morphology and plant taxonomy of Angiosperms, Stockholm (135-137).

Ervin (C. O.), 1941. — A study of polysomaty in *Cucumis Melo* L., *Am. Journ. Bot., 28*, 113-124.

Erwinrau (A. T.) et Haber (E. S.), 1929. — Species and varietal crosses in *Cucurbita, Bull. Iowa Agr. Exp. Sta, 263*, 344-372.

Esau (K.), 1953. — Plant anatomy; Wiley, N.-Y., 1-735.

Esau (K.) et Cheadle (V. I.), 1962. — Mitochondria in the pholem of *Cucurbita, Bot.Gaz.* 124 (2), 79-85.

Esau (K.), Cheadle (V. I.) et Risley (E. B.), 1963. — A view of ultrastructure of *Cucurbita* xylem, *Bot. Gaz. Chicago, 124* (4), 311-316, 2 pl. ph.

Exell (A. W.), 1956. — *Colocynthis, Taxon, 5(1)*, 38.

Source . MNHN, Paris

FABER (F. C.), 1903. — Zur Entwicklungschite der bicollateralen Gefässbündel von *Cucurbita Pepo, Ber. Deusch. Geselsch., 22,* 296-304.

——, 1904. — Bicollateralen Gefässbündel von *Cucurbita, Ber. Deutsch. Bot. Geselsch., 22,* 269-303.

FABRE (J. H.), 1855. — Sur la nature des vrilles des Cucurbitacées, *Bull. Soc. Bot. Fr., 2,* 512-519.

FAEGRI (K.) et IVERSEN (J.), 1950. — Textbook of modern pollen analysis, Copenhagen.

FERMOND (Ch.), 1860. — Note sur une tige fasciée de *Cucurbita Pepo, Bull. Soc. Bot. Fr., 7,* 107.

FERNANDES (R.), 1959. — *Cucurbitaceae Africanae Novae, Bol. Soc. Brot. 33,* 2e série, 189-195, 5 pl.

——, 1961. — Nota preliminar sobre as *Cucurbitaceae* de Moçambique, *Garcia da Orta (Lisboa), 9(2),* 245-249.

——, 1962. — Contribuçao para o conhecimento das *Cucurbitaceae* de Angola, *Mém. Junta Invest. Ultram.,* 2e série, *34,* 29-150, 33 pl.

FERNANDES (R. et A.), 1959. — Contribuçao para o conhecimento das *Cucurbitaceae* da Guiné Portuguesa, *Rev. da Junta das Missoes Geograficas a de Invest. Ultram. 7(4),* 741-753.

——, 1961. — Nota sobre as *Cucurbitaceae* de Angola, *Garcia de Orta (Lisboa), 9(2),* 237-241.

——, 1962. — *Cucurbitaceae Africanae novae vel minus cognitae* II, *Bol. Soc. Brot., 36,* 2e série, 143-147, 5 tabl.

——, 1962. — *Cucumis quintanilhae* sp. nov., *Rev. Biol. 3(2-4),* 269.

FICKEL (J. F.), 1876. — Ueber die Anatomie und Entwicklungsgeschite der Samenschalen einiger Cucurbitaceen, *Bot. Zeitung,* 47.

FISCHER (A.), 1883. — Siebrohrensystem von *Cucurbitae, Ber. Deutsch Bot. Ges.,* 276-279.

——, 1884. — Ueber das Siebröhrensystem der Cucurbitaceen; Leipzig, 74-76.

——, 1889. — Untersuchungen über das Siebröhrensystem der Cucurbitaceen, Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Pflanzen; Berlin, 109 p. 1 pl.

FLAHAULT (Ch.) et SCHROETER (C.), 1910. — Nomenclature phytogéographique, 9e Congrès Intern. Bot. Bruxelles.

FLOT (L.), 1893. — Recherches sur la zone périmédullaire de la tige, *Ann. Sc. Nat.,* 7e série, *18,* 37-112.

FOURCROY (M.), 1943. — Connections anormales des faisceaux dans la tige de *Bryonia dioica, Bull. Soc. Bot. Fr., 90,* 168-172.

——, 1943. — Extinction progressive d'un faisceau caulinaire de Bryone demeuré libre de toutes connections dans le primitif entre-nœud d'un rameau latéral, *Bull. Soc. Bot. Fr., 90,* 215-219.

——, 1948. — Indépendance relative des faisceaux composants dans le faisceau libéro-ligneux adulte de la tige de *Bryonia dioica,* Cucurbitacée, *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 11e série, *9,* 11-20, 2 fig.

FRANQUET (R.), 1930. — L'*Actinostemma paniculatum* Maxim. ex Cogniaux doit constituer un genre nouveau de Cucurbitacées, *Bull. Museum,* 2e série, *11,* 324-328.

FRITZSCHE (J.), 1833. — *De Plantarum polline,* Thesis, Berlin.

——, 1834. — Ueber den Pollen der Pflanzen und das Pollenin, *Ann. Phys. Leipzig,* 32.

FUCHS (Ch.), 1963. — Fuschsin staining with NaOH clearing for lignified elements of whole plants or plants organs, *Stain Tech., 38,* 141-144.

GAGNIEU (A.), 1949. — L'observation des chromosomes, Paris, 79 p.

GAIN (E.), 1895. — Recherches sur le rôle physiologique de l'eau dans la végétation, *Ann. Sc. Nat.,* 7e série, *20,* 63-215.

Source . MNHN, Paris

GASPARRINI (G.), 1848. — Observations morphologiques et physiologiques sur quelques espèces de courges cultivées, *Ann. Sc. Nat.*, 3e série, *9*, 209.

GEOFFROY (le jeune), 1711. — Sur la structure et l'usage des diverses parties des fleurs, *Mém. de l'Acad.*, 1 pl.

GÉRARD (R.), 1881. — Recherches sur le passage de la racine à la tige, *Ann. Sc. Nat.*, 6e série, *11*, 279-430.

GHOSH (E.), 1932. — On the microstructure of the stem of Bengal *Cucurbitaceae* with reference to its value in taxonomy, *Journ. Indian Bot. Soc.*, *2*, 259-270.

GILG (F.), 1905. — *Cucurbitaceae Africanae* II, in *Engler, Bot. Jahrb.*, *34*, 342-367.

GIRAUD (M.), 1840. — Sur la structure et les formations du pollen, *Ann. Sc. Nat.*, 2e série, *14*, 164.

GLEICHEN (W. von), 1764. — Das Neueste aus dem Reiche der Pflanzen, Nürenberg.

GODFRIN (J.), 1880. — Études sur les téguments séminaux des Angiospermes, Thèse, Écol. Sup. Pharm., Nancy (52).

GOEBEL (K.), 1901. — Organographie der Pflanzen; 112, (610-613).
——, 1928-1932. — Organographie der Pflanzen; 3 (1), Fischer, Jena (1626-1630).

GRANDIDIER (G.), JOUCLA (E.) et GRANDIDIER (A.), 1904-1955. — Bibliographie de Madagascar, 2 vol., Inst. Rech. Sc. Tananarive.

GRANDIDIER (A.), 1903-1910. — Collection des ouvrages anciens concernant Madagascar, Paris, Comité de Madagascar, 7 vol.

GRANT (V.), 1949. — Pollinisation systems as isolating mechanism in Angiosperms, *Evolution 3*, 82-97.

GREBENSCHIKOV (I.), 1958. — *Notulae cucurbitologicae 3*, *Kultucpflanze*, *6*, 82-97, 30-60.

GREEN (C.), 1905. — Manual of Botany, London.

GRIEBEL (C.), 1930. — Zur Pollenanalyse des Honigs (1. Mitteilung), *z. Untersachungen Lebensmitt*, 59.
——, 1931. — Zur mikroskopischen Pollenanalyse des Honings, *Z. Untersuchungen Lebensmitt.*, 61.

GUÉDÈS (M.), 1966. — Sur la valeur des éléments du complexe axiliaire chez les Cucurbitacées. I, Cas de la plantule de Bryone (*Bryonia dioica* Jacq.), *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *113* (1-2), 25-36.

GUERVIN (Cl.), 1961. — Contribution à l'étude caryologique des Mélianthacées et des Didiéréacées, *Rev. Cytol. Biol. Vég.*, *23*, 67-69.

GUILLARD (Ach.), 1857. — Note sur les vrilles des Cucurbitacées, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *4*, 142, 464, 750, 933, 938.

GUILLARD (Ach.), 1865. — La cyme des Cucurbitacées, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *12*, 431.

GUILLAUMIN (A.), 1937. — Révision des Cucurbitacées pour la Nouvelle Calédonie, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *84*, 98-100.

GUILLAUMIN (A.) et THIÉBAULT (E.), 1948. — Les plantes désertiques, *Ann. Sc. Nat.*, 11e série, *9*, 271-289.

GUILLAUMIN (A.) et KERAUDREN (M.), 1960. — Un nouveau *Xerosicyos* malgache, *Not. Syst.*, *16(1-2)*, 126-127.
——, 1961. — De nouvelles Cucurbitacées crassulescentes de Madagascar, *Cactus*, *71*, 123-125, 3 photos.

GUILLEMIN (J. B. A.), 1825. — Recherches microscopiques sur le pollen et considérations sur la génération des plantes, *Mém. Soc. Hist. Nat., Paris*, *2*, 1-24, 1 pl.

GUILLERMOND (A.) et MANGENOT (G.), 1946. — Précis de biologie végétale; 2e éd., Masson (589-594).

Source : MNHN, Paris

GUINOCHET (M.), 1955. — Logique et dynamique du peuplement végétal; Collection Evol. Sc., Paris, 143 p.

GUINOCHET (M.), et LEMÉE (G.), 1950. — Contribution à la connaissance des races biologiques de *Molinia coerulea L.*, *Rev. Gen. Biol.*, *57*, 565-592.

GULYAYEV (V. A.), 1963. — Comparative embryology of the *Cucurbitaceae* and its significance for the systematics of the family, *Bot. Zhur. SSSR. 48*, 80-84.

GUYOT (A. L.), 1950. — Origine des plantes cultivées, *Collection Que Sais-je?* Paris (18, 29).

HAGERUP (O.), 1928. — Vergleichende morphologische und systematische Studien über die Ranken und andere vegetative Organe der Cucurbitaceen und Passifloraceen, *Dansk. Bot. Arkiv*, *5*, 1-9.

——, 1930. — Vergleichende morphologische und systematische Studien über die Ranken und andere vegetative Organe der Cucurbitaceen und Passifloraceen, *Dansk. Bot. Arkiv.*, *6(8)*, 1-104.

HARMS (H.), 1897. — *Cyclantheropsis* Harms, eine neue Cucurbitaceen Gattung aus dem tropischen Afrika, *Bot. Jahrb.*, *23*, 167-171.

——, 1923. — *Cucurbitaceae africanae, Bot. Jahrb.*, *58*, 238-242.

HARMS (H.), 1933. — *Cucurbitaceae americanae novae, Notizbl. Bot. Gart. u. Museum Berlin, Dahlem, 2 (108)*, 769-776.

HARTWICH (C.), 1882. — Ueber die Samenschale der Coloquinte, *Arch. der Pharm.*, bd. 120.

HASSIB (M.), 1938. — *Cucurbitaceae* in Egypt, The Fouad Univer., 3, 172 p, 65 fig.

HAUDRICOURT (A. G.) et HÉDIN (L.), 1943. — L'homme et les plantes cultivées, Gallimard, 1-233.

HAUDRICOURT (A. G.), 1948. — L'origine des plantes cultivées malgaches, *Mém. Inst. Sc. Madag.*, série B, *1(2)*, 143-145.

HECKEL (E.), 1910. — Plantes utiles malgaches, *Ann. Inst. Col.*, 2e série, *8-1*,468 p.

HEDWIG (J.), 1793. — Sammlung seiner zerstreuten Abhandlungen und Beobachtungen über botanisch-ökonomische Gegenstände; Leipzig, 208 p., 5 pl.

HEGI (G.), 1915. — Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 6 (1), (311-328).

HEIMLICH (L. F.), 1927. — The development and anatomy of the staminate flower in Cucumber, *Amer. Journ. Bot.*, *14*, 227-235.

HEINE (H. H.), 1962. — *Echinocystis lobata* (Michx.) TORR. et Gray, ein bemerkenswerter Neophyt des Rhein-Neckar-Gebiets; *Weitere Nachträge zur Floristik und ergäzende Mitteilungen, Hessische floristische Briefe Jahrg. 11* (130), 37-47.

HENSLOW (G.), 1891. — On the vascular system of floral organs and their importance in the interpretation of the morphology of flowers, *Journ. Linn. Soc. Bot. London*, *28*, 151-197.

HERAIL (J.), 1885. — Recherches sur l'anatomie comparée des tiges de Dicotylédones, *Ann. Sc. Nat.*, 7e série, *2*, 204-314.

HOHNEL (Fr. de), 1876. — Morphologische Untersuchungen über die Samenschalen der Cucurbitaceen und einiger verwandter Familien, *Sitzungsher der Kais. Akad. der Wissenschaften*, *73*, 297-337.

HOLYROD (R.), 1924. — Morphology and physiologie of the axis in *Cucurbitaceae*, *Bot. Gaz.*, *78*, 1-44.

HOOKER (J. D.), 1861. — Phénomènes généraux de la variation dans le règne végétal, *Ann. Sc. Nat.*, 4e série, 16, 97.

HOOKER (W. J.), 1871. — *Cucurbitaceae*, in Oliver, Flora of Trop. Afr. 2, (521-569).

HUMBERT (H.), 1927. — La destruction d'une flore insulaire par le feu. Principaux aspects de la végétation à Madagascar, *Mém. Acad. Malg.*, *5*, 1-79, 41 pl.

Source : MNHN, Paris

——, 1935. — L'extinction des vestiges de certains types de végétation autochtone à Madagascar, *Arch. Mus. Nat. vol. Tricentenaire*, 6e série, *12*, 569-586, 4 pl.
——, 1939. — Un genre archaïque de Cucurbitacées de Madagascar, *C. R. Acad. Sc.*, *208*, 220-222.
——, 1944. — Les Cucurbitacées-Févillées de Madagascar, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *91(7-8)*, 166-171, 2 pl.
——, 1944. — Variation de la structure florale chez les Cucurbitacées primitives, *Bull. Mus.* 2e série, *16(6)*, 566-571, 1 pl.
——, 1951. — Les territoires phytogéographiques du Nord de Madagascar, *C. R. Somm. Soc. Biogéogr.*, *246*, 176-184.
——, 1954. — Les territoires phytogéographiques de Madagascar, Colloque sur les régions écologiques du globe, C.N.R.S., Paris, (195-204, 1 carte).
——, 1959. — Origine présumée et affinités de la flore malgache, *Mém. Inst. Sc. Madag.*, série B, *9*, 149-187.
——, 1961. — Histoire de l'exploration botanique à Madagascar, C. R. de la 4e Réunion Plénière de l'A.E.T.F.A.T., Lisbonne et Coimbra (127-144).
——, 1962-1963. — Composées, *in* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, 3 vol., 621 p., 114 pl.

Humboldt (A. de), 1808. — Tableaux de la nature, traduct. de Eyriés, 240 p.

Hutchinson (J.), 1926. — The Families of Flowering Plants, 1, Dicotyledons, 368 p., nb. fig.

Hutchinson (J.) et Dalziel (J. M.), 1928. — Tropical african plants, III, *Bull. Misc. Infirm., Kew*, 214-216.

Hy (M. F.), 1894. — Les inflorescences en botanique descriptive, *Rev. Gén. Bot.*, *6*, 385.

Imazu (T.) et Fujischita (N.), 1956. — Cucumbers, land and crops of Nepal, *Himalaya*, *2*, 213-228.

Ikuse (M.), 1956. — Pollens grains of Japan, Tokyo (39-50).

Index to Plants Chromosomes numbers, 1956-1965. — The University of North Carolina Press., Chapel Hill, North Carolina.

Jaccard (P.), 1914. — Anatomie des racines hypertendues, *Rev. Gén. Bot.*, *2 bis*, 359-372.

Jacobsen (H.), 1955. — Handbuch der sukkulenten Pflanzen; G. Fischer, Jena, 3 vol. 1121 p. nb. Photos.

Jacquin (Aîné), 1832. — Monographie complète du Melon, Paris; Rousselon, 97-128.

Jaeger (P.), 1957. — Les aspects actuels du problème de l'entomogamie, 1re partie, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *104* (3-4), 179-222; 2e partie, *ibid.*, *104* (5-6), 352-412.

Jean (M.), 1926. — Essai sur l'anatomie comparée du liber interne dans quelques familles de Dicotylédones; étude des plantules, *Le Botaniste*, série 17, 5-6, 1-130, 41 fig., 4 pl.

Jeannel (R.), 1953. — Madagascar et la Gondwana, *C. R. Soc. Biogéogr.*, *261*, 41-44.

Jeffrey (C.), 1961. — *Colocynthis* and *Citrullus*, *Taxon*, *10(6)*, 195-196.
——, 1962. — Notes on *Cucurbitaceae*, including a proposed new classification of the family, *Kew Bull. 15(3)*, 337-371, 3 fig.
——, 1962. — Notes on some species of *Fevillea* L., *Siolmatra Baill.*, and *Pseudosicydium* Harms (*Cucurbitaceae*) in the Amazon Basin, *Kew Bull.*, *16*, 199-202.
——, 1962. — The application of the generic names *Anguria* and *Elaterium* (*Cucurbitaceae*), *Kew Bull.*, *16* (2), 197-198.
——, 1963. — Corrections in *Cucurbitaceae*, *Kew Bull.*, *16(3)*, 483.
——, 1964. — A note on pollen morphology in *Cucurbitaceae*, *Kew Bull.*, *17* (3), 473-477.
——, 1964. — Key to the *Cucurbitaceae* of West Tropical Africa, with a guide to localities, of rare and little-known species, *Journ. of the West Afr. Sc. Ass.*, *9* (2), 79-97, 2 fig.
——, 1965. — Further notes on *Cucurbitaceae*, *Kew Bull.*, *19* (2), 215-223.
——, 1966. — Classification of the *Cucurbitaceae*, *Kew Bull.*, *20* (3), 417-426.
——, 1967. — *Cucurbitaceae*, in Fl. Trop. East Afr., 156 p., 26 fig.

Source : MNHN, Paris

JEFFREY (C) et KASHYAPA (K.), 1960. — The identity and nomenclature of *Thladiantha dubia* (Cucurb.), of the Flora of British India, *Kew Bull., 14* (*3*), 461-463.

JENKINS (J. P.), 1942. — Natural self-pollinisation in Cucumbers, Proc. *Amer. Soc. Hort. Sc., 40,* 411-412.

JOHRI (B.) et CHOWDHURY (C.), 1957. — A contribution to the embryology of *Citrullus Colocynthis* and *Melothria maderaspatana, New Phyt., 56,* 51-60.

JUDSON (J. E.), 1929. — The morphology and vascular anatomy of the pistillate flower of the Cucumber, *Amer. Journ. Bot., 16,* 69-86.

——, 1935. — The floral development of the staminate flower of the honey rock musk-melon, *Proc. W. Va. Acad. Sc., 8,* 93-98.

——, 1949. — The floral development of the pistillate flower of *Cucumis Melo, Proc. W. Va. Acad. Sc., 20,* 79-84.

JUEL (H. O.), 1915. — Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen, *Jb. Wiss. Bot.,* 56, 110-117.

JUMELLE (H.) et PERRIER de la BÂTHIE (H.), 1915. — Une Cucurbitacée peu connue de Madagascar, *C. R. Acad. Sc., 160,* 144-145.

——, 1915. — Nouvelles notes biologiques sur la Flore malgache, *Ann. Fac. Sc. Marseille, 23* (*2*), 23-30.

JUSSIEU (A. L. de), 1789. — *Genera Plantarum,* (393-399).

JUSSIEU (Ad. de), 1841. — Sur les tiges de diverses lianes et particulièrement celles de la tige des Malpighiacées, *Ann. Sc. Nat.,* 2e série, *15,* 234.

JUSSIEU (B. de), 1759. — *Ordines naturales in Ludovici XV, Horto Trianonensi dispositi Anno 1759,* publié en 1789, *in* A. L. de JUSSIEU, *Genera Plantarum,* 63-70.

KAMILOVA (F. N.) et MOKEEVA (E. A.), 1961. — Nature and structure of gourd tendrils, *Soveschaniego morfogenezu rast. Trud., 1*(*2*), 56-59.

KERAUDREN (M.), 1959. — Une sous-tribu malgache de Cucurbitacées nouvelle pour la science, *C. R. Acad. Sc., 248,* 3591-3593.

——, 1959. — Sur la position systématique et les limites des *Calyptrosicyoinae, C. R. Acad. Sc., 249,* 1701-1702.

——, 1960. — A propos du *Cayaponia africana* (Hook. f.) Exell (Cucurbitacées) en République malgache, *Bull. Soc. Bot. Fr., 107*(*3*), 99-101.

——, 1960. — Une Cucurbitacée aphylle de Madagascar, *Seyrigia,* gen. nov., *Bull. Soc. Bot. Fr., 107* (*7-8*), 298-299.

——, 1960. — Sur la nomenclature d'une sous-tribu de Cucurbitacées, *Bull. Soc. Bot. Fr. 107*(*9*), 348-349.

——, 1960. — Le genre *Peponium* Naud. corr. Engler à Madagascar, *Not. Syst., 16* (1-2), 140-149, 1 pl.

——, 1960. — *Seyrigia,* genre de Cucurbitacées crassulescentes du Sud de Madagascar, *Not. Syst., 16* (3-4), 293-297, 1 pl.

——, 1961. — A propos des formations xérophiles du Sud de Madagascar, *C. R. Soc. Biogéogr., 327,* 84-85.

——, 1961. — Quelques aspects des formations xérophiles du Sud de la République malgache, *Bull. Soc. Bot. Fr., 108* (1-2), 73-79, 3 profils.

——, 1961. — Le genre *Kedrostis* Medik. (Cucurbitacées) à Madagascar, *Bull. Soc. Bot. Fr., 108* (5-6), 241-242.

——, 1962. — *Seyrigia Bosseri,* espèce nouvelle de Cucurbitacées malgache, *Bull. Soc. Bot. Fr., 109* (3-4), 101-102.

——, 1963. — *Zombitsia,* genre de Cucurbitacées endémique de Madagascar, *Adansonia,* nouvelle série, *3* (1), 167.

——, 1963. — Valeur du *Luffa variegata* Cogn. et description du *Lemurosicyos* gen. nov., *Bull. Soc. Bot. Fr., 110* (9), 403-404.

Source : MNHN, Paris

——, 1964. — Révision du genre *Zehneria* (*Melothria* pro parte, Cucurbitacées), à Madagascar, *Adansonia*, nouvelle série, *4* (2), 331-337.

——, 1964. — Une étonnante Cucurbitacée du jardin de Tsimbazaza (Madagascar) : *Xerosicyos pubescens*, sp. nov., *Bull. Soc. Bot. Fr., 111* (1-2), 180-182, 1 pl.

——, 1965. — *Ampelosicyos meridionalis* (*Cucurbitaceae*), espèce nouvelle d'un genre endémique de Madagascar, *Bull. Soc. Bot. Fr., 112* (1-2), 69-71, 1 pl.

——, 1965. — Présence du genre indonésien *Muellerargia* (*Cucurbitaceae*) à Madagascar, *Adansonia*, nouvelle série, *5* (3), 421-424, 1 pl.

——, 1965. — *Tricyclandra Leandrii* Keraudren, espèce malgache d'un genre nouveau de Cucurbitacées, *Bull. Soc. Bot. Fr., 112* (5-6), 220-226, 1 pl., 1 ph.

——, 1966. — Cucurbitacées, in H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Paris, 173 p., 36 pl.

——, 1967. — Types biologiques et types de succulence chez quelques végétaux dca fourrés du Sud-Ouest de Madagascar, coll. Morphol. Montpellier, 1965, Mém. Soc. Bot. Fr.

Khansaheb (N. J.), 1947. — On the comparative study of the anatomy of a few *Cucurbita* species with a special reference to the morphological nature of the tendril, Unpublished Msc. Thesis, Bombay University.

Khoshoo (T. N.), 1955. — Cytology of Indian species of *Citrullus, Curr. Sci., 24,* 377-378.

Kirkwood (J. E.), 1905. — The comparative embryology of the *Cucurbitaceae, Bull. N. Y. Bot. Gard., 3,* 313-402.

——, 1906. — The pollen tube in some species of the *Cucurbitaceae, Bull. Torr. Bot. Club, 33,* 327-341.

——, 1907. — Some features of pollen-formation in the *Cucurbitaceae, Bull. Torr. Bot. Club 34,* 5.

Koelreuter (J. G.), 1811. — *Dissertationis de antherarum pulvere continuatio, Sectio quarta. De figura antherarum pulveris, Mém. Acad. Sc. Petersb.,* 3.

Koller (D.), Poljakoff-Mayber (A.), Berg (A.) et Diskink (T.), 1963. — Germination-regulating mechanisms in *Citrullus Colocynthis, Amer. Journ. Bot., 50* (6), 597-603.

Kozhuchow (Z. A.), 1925. — Kariotypische Eigentumlichkeiten der kultivierten *Cucurbitaceae, Bull. Appl. Bot. Gen. and Pl. Breed., Leningrad, 14,* 89-92.

——, 1930. — Cariological investigations on the genus *Cucumis, Bull. Appl. Bot. Gen. and Pl. Breed., 23,* 357-365.

Knuth (P.), 1898. — Handbuch der Blütenbiologie; Leipzig (419-423).

Kroft (W. G.), 1958. — Eighteen years research, *T.N.O. Nieuws, 13* (7), 303-308.

Kurita (M.), 1939. — Geschlechtschromosomen bei *Trichosanthes multiloba* Miq. und Chromosomenzahlen bei einigen anderen Cucurbitaceen, *Bot. Mag., Tokio, 53,* 505-510.

Lacroix (A.), 1945-1946. — Les explorations botsniques et agro-botaniques de Perrier de la Bâthie et leurs résultats scientifiques et pratiques, *Rév. Bot. Appl.,* 362-370.

Lamarck (F.), 1786. — Encyclopédie méthodique, *2* (223).

Lamounette (M.), 1890. — Liber interne, *Ann. Sc. Nat.,* 7e série, *2,* 249-252.

——, 1890. — Recherches sur l'origine morphologique du liber interne, *Ann. Sc. Nat.,* 7e série, *2,* 206-237.

Leandri (J.), 1957. — Sur quelques témoins de la végétation primitive du versant occidental des hauts-plateaux malgaches (partie centrale), *Bull. Jard. Bot. Etat, Bruxelles, 27,* 209-216, 1 fig., 1 pl.

——, 1951. — Sur quelques traits de la végétation des plateaux calcaires dans l'ouest de Madagascar, *Webbia, 8,* 155-176, 5 fig.

Lebrun (J.), 1937. — Observations sur la morphologie et l'écologie des lianes de la forêt équatoriale du Congo, *Inst. Roy. Col. Belge Bull. Séances, 8,* 78-87.

——, 1947. — Les formes d'adaptation des végétaux, *in* Exploration du Parc national Albert, *Publ. Inst. Parcs Congo Belge, 1,* 398-460.

Source : MNHN, Paris

Leclerc du Sablon (A.), 1885. — Sur quelques formes singulières de Cucurbitacées, *Bull. Soc. Bot. Fr., 32,* 383-385.
——, 1887. — Recherches sur l'enroulement des vrilles, *Ann. Sc. Nat.,* 7e série, 5 1-50, 29 fig.

Lecomte (H.), 1889. — Contribution à l'étude des Angiospermes, *Ann. Sc. Nat.,* 7e série, *10,* 193-325.

Legris (P.), 1963. — La végétation de l'Inde, écologie et flore, *Trav. Lab. Forest., Toulouse, 5* (2), 596 p., 32 fig., 20 pl.

Leish (J. M.) et Snoad (B.), 1959. — Looking at chromosomes; Mac Millan, Londres, 87 p.

Lemaire (A.), 1886. — Recherches sur l'origine et le développement des racines latérales chez les Dicotylédones, *Ann. Sc. Nat.,* 7e série, *3,* 163-274.

Le Maout (E.) et Decaisne (J.), 1876. — Traité de botanique descriptive et analytique, Paris (495-498).

Lemée (A.), 1941. — Dictionnaire descriptif et synonymique des genres de plantes phanérogames, 7 (473-475).

Léon (I.), 1858. — Recherches nouvelles sur la cause du mouvement spiral des tiges volubiles, *Bull. Soc. Bot. Fr., 5,* 351-356, 610-614, 679-685.

Leredde (M. C.), 1963. — Angiospermes *in* P. Grassé : Précis de Botanique, Masson (787-789).

Lestiboudois (Th.), 1840. — Étude sur l'anatomie et la physiologie des végétaux, Lille, 292 p., 21 pl.
——, 1854. — Carpographie anatomique, *Ann. Sc. Nat.,* 4e série, *2,* 223-243.
——, 1855. — Carpographie anatomique, *Ann. Sc. Nat.,* 4e série, *3,* 47-72.
——, 1855. — Carpographie anatomique, *Ann. Sc. Nat.,* 4e série, *3,* 223-253.
——, 1857. — De la vrille des Cucurbitacées, *Bull. Soc. Bot. Fr., 4,* 744-757, 781-788.
——, 1857. — De la vrille des Cucurbitacées, *C. R. Acad. Sc., 44,* 78.
——, 1868. — De la vrille des Cucurbitacées, *C. R. Acad. Sc., 67,* 368.

Lewis (H.), 1959. — Documented chromosome numbers of plants, *Madrono, 15,* 49-52.

Lidford (B. I.), 1896. — Zur Biologie des Pollens, *Pringsh. Jahrb. f. w. Bot.,* bd. 29.

Link (D. H. F.), 1824. — *Elementa philosophiæ botanicae, 1,* (165).

Linné (C.), 1737. — *Genera plantarum,* 1re éd. (295-298).
——, 1753. — Species Plantarum, 1re éd. 2 (1432-1439).

Lotar (H. A.), 1881. — Essai sur l'anatomie comparée des organes végétatifs et des téguments séminaux des Cucurbitacées; Danel, Lille, 1-122.

Luerssen (Ch.), 1868-1870. — Zur Controverse über die Einzelligkeit oder Mehrzelligkeit des Pollens der Onagrarieen, Cucurbitaceen und Corylaceen, Grundzüge der Botanik, Leipzig, Pringsheim, Jahrb. Botan. 7,34-60.

Lundegardh (H.), 1914. — Zur Kenntnis der heterotypichen Kernteilung, *Arch. Zellforsch., 13,* 145-157.

Maccia (F.) et Pacucci (G.), 1961. — Sul numero cromosomica del *Cucumis* coltivato nelle Puglie con il nome di « carosello », *Caryologia, 14,* 151-153.

Machado de Campos (S.), 1962. — Pollen grains of plants of the Cerrado (4), *Rev. Brasil Biol., 22* (3), 307-315.

Mackay (J. W.), 1930. — Chromosomes numbers in the *Cucurbitaceae, Bot. Mag., 89,* 416-417.
——, 1931. — Chromosomes studies in the *Cucurbitaceae, Univ. Calif. Publ. in Bot., 16,* 339-350.

Maclean (D. M.), 1947. — Stamen morphology in the flowers of the musk melon, *Journ. Agr. Res., 74,* 49-54.

Majundar (G. P.), 1926. — Tendrils of *Cucurbita*-its morphological nature, *Proc. Ind. Sc. Congr.,* 211.

Source : MNHN, Paris

MANGENOT (G.), 1954. — Étude sur les forêts des plaines et des plateaux de la Côte d'Ivoire, Not. Bot. et Itin. commentés, 8e Congr. Intern. Bot., Paris Sedes, 1-56.

MANGENOT (S. et G.), 1958. — Deuxième liste des nombres chromosomiques nouveaux chez diverses dicotylédones et monocotylédones d'Afrique Occidentale, *Bull. Jard. Bot. Etat, Bruxelles, 28* (4), 306-329.

——, 1962. — Enquête sur les nombres chromosomiques dans une collection d'espèces tropicales, *Rev. Cytol. et de Biol. Vég., 25* (3-4), 411-447.

MANSFELD (R.), 1959. — Die Kulturpflanze, Beih. 2 (417-432).

MANTEUFFEL (A.), 1926. — Untersuchungen ueber den Bau und Verlauf der Leitbündel in *Cucurbita Pepo, Beih. Bot. Zentrbl. 43*, 153-166.

MARTICORENA (C.), 1963. — Material para una monografia de la morfologia del polen de *Cucurbitaceae, Grana Palyn., 4* (1) 78-91.

MARTINET (M. J.), 1872. — Organes de sécrétion des végétaux, *Ann. Sc. Nat.*, 5e série, *14*, 91-232.

MARTINEZ (M.), 1958. — La flora del estado de Mexico (28).

MARTINEZ CROVETTO (R.), 1955. — Sobre una nueva delimitation de la tribu *Cyclanthereae* (*Cucurbitaceae*), *Bol. Soc.* Arg. Bot. *5* (4), 212-218.

——, 1949. — Las especies argentinas del genero *Melothria* (*Cucurbitaceae*), *Darwiniana, 8*, 496.

——, 1950. — Una nueva especie de *Melothria* (*Cucurbitaceae*) de la flora argentina, *Bol. Soc. Arg., 3* (2), 98.

——, 1954. — Sur les organes femelles de quelques espèces du genre *Apodanthera* (Cucurbitacées), *Not. Syst. 15* (1), 40-43.

——, 1954. — Synopsis des Cucurbitacées de l'Uruguay, *Not. Syst., 15* (1), 47-62.

MARTONNE (E. de), CHEVALIER (A.), CUENOT (L.), 1950. — Biogéographie, *in* de Martonne (E.), Traité de géographie physique, *3*, 3e éd., (1061-1538).

MATIYENKO (B. T.), 1957. — Sur la nature morphologique et anstomique de la fleur et du fruit des Cucurbitacées, *Trav. Bot. Inst. Komarov, sér. 7, 4*, 288-322.

——, 1960. — Sur la morphologie des chromoplastes du fruit dans quelques Cucurbitacées cultivées, *Journ. Bot. de l'Acad. Sc. U.R.S.S., 45* (10), 1446-1461.

——, 1961. — Anatomie du fruit de *Luffa cylindrica* (L.), Roem, *Bot. Zh. U.R.S.S. 46* (8), 1161, 5 fig.

MATTEI (G. E.) et RIPPA (G.), 1902. — Sul cirro delle *Cucurbitaceae, Bol. Orto Bot. Napoli, 1*, 331-322.

MATTHIOLUS (P. A.), 1569. — Commentaires de Dioscoride, Venise (365-370).

MEEUSE (A. D. J.), 1958. — The possible origin of *Cucumis Anguria, Blumea 5* (4), 196-205, 4 pl.

——, 1961. — The conservation of *Citrullus, Taxon, 10* (1), 29.

——, 1962. — The *Cucurbitaceae* of Southern Africa, *Bothalia 8* (1), 1-111.

MENDIA (C. de), 1939. — Subsidios para o estudo dos granulos de polen da flora melifera, Lisbon, thesis.

MENEZES (B. de), 1955. — Contribution to the Caryology of *Luffa, Dusenia 6*, 49-54.

METCALFE (C. R.) et CHALK (R.), 1950. — Anatomy of the Dicotyledons, Oxford Univ. Press, I (683-691).

MIÈGE (J.), 1960. — Troisième liste de nombres chromosomiques d'espèces d'Afrique Occidentale, *Ann. Fac. Sc. Univers. Dakar, 5*, 79.

——, 1960. — Nombres chromosomiques de plantes d'Afrique Occidentale, *Rev. Cytol. et Biol. Vég., 21* (4), 376.

——, 1962. — Quatrième liste de nombres chromosomiques d'espèces d'Afrique Occidentale, *Rév. Cytol. et Biol. Vég. 24* (3-4), 153.

Source . MNHN, Paris

MILLER (W. L.), 1929. — Staminate flower of *Echinocystis lobata*, *Bot. Gaz.*, *88*, 262-284.

MILLOT (J.), 1953. — Faune malgache, continent de Gondwana et méthodes de raisonnement de la biogéographie classique, *C. R. Soc. Biogéogr.*, *261*, 38-40.

MIRBEL (C. F.), 1815. — Éléments de Physiologie végétale et de Botanique, Paris (716).

——, 1835. — Compléments des observations... Mém. *Acad. Sc. Paris*, *13*, 394-409, pl.

MOHL (H.), 1827. — Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlinzgpflanzen, Tubingen, 7-152.

——, 1835. — Sur la structure et les formes des grains de pollen, *Ann. Sc. Nat.*, 2e série, *3*, 304-346.

MOISEEYEVA (M. N.), 1960. — Root formation of the scion of herbacous plants and its significance for the grafted components, *Ukr. Bot. Journ.*, *17* (3), 19-28.

MONTAGNAC (R.), 1958. — Les plantes grasses de Madagascar, notes sur les Didiéréacées, *Cactus*, *13* (61), 73-80.

MÜLLER (E. G. O.), 1885. — Untersuchungen über die Ranken der Cucurbitaceen, *Beitr. zur Biol. Pflanzen*, *4*, 97-145, 3 pl.

——, 1886. — Die Ranken der Cucurbitaceen, Breslau, *Schles. Ges. Jber.*, 165-167.

——, 1887. — Untersuchungen über die Ranken der Cucurbitaceen, *Beiträge zur Biol. Pflanzen, Cohns*, *4*, 97-144.

MÜLLER (E. G. O.) et PAX (F.), 1889. — *Cucurbitaceae*, in Engler und Prantl, Pflanzenfamilien, *4* (5), (1-39).

NAEGELI (K.), 1841. — Zur Entewickelungsgeschichte des Pollens bei den Phanerogamen, *Schweizer Gesell. Verhand*, 85-89.

NAIR (P. K. K.), 1960. — Pollens grains of cultivated plants, *Journ. Ind. Bot. Soc.*, *39*, 373-381.

NAITHANI (S. P.) et DAS (P.), 1947. — Somatic chromosome numbers in some cultivated *Cucurbitaceae*, *Curr. Sc.*, *16*, 188-189.

NAUDIN (Ch.), 1855. — Organographie végétale : observations relatives à la nature des vrilles et à la structure de la fleur chez les Cucurbitacées, *Ann. Sc. Nat. Paris*, 4e série, *4*, 5-19

——, 1856. — Nouvelles recherches sur les caractères spécifiques et les variétés des plantes du genre *Cucurbita*, *Ann. Sc. Nat.*, 4e série, *6*, 1-74.

——, 1859. — Revue des Cucurbitacées cultivées au Muséeum en 1859, *Ann. Sc. Nat. Paris*, 4e série, *12*, 79-164.

——, 1861. — Espèces et variétés nouvelles de Cucurbitacées cultivées au Muséeum en 1860, *Ann. Sc. Nat. Paris*, 4e série, *16*, 154-199.

——, 1866. — De l'hybridité considérée comme cause de variabilité des végétaux, *Ann. Sc. Nat. Paris*, 5e série, *3*, 153.

——, 1866. — Cucurbitacées nouvelles cultivées au Muséeum en 1863, 1864, 1865, *Ann. Sc. Nat. Paris*, 5e série, *5*, 5-43.

——, 1866. — Tableau synoptique des Cucurbitacées décrites dans les Annales des Sciences naturelles de 1856 à 1866, *Ann. Sc. Nat. Paris*, 5e série, *6*, 26.

NAVASHIN (M.), 1934. — Die Methodik der zytologischen Untersuchungen für züchterische Zwecke. *Zeits. Zücht. A*, *19*, 366-413.

NEITSCH (E.), 1923. — Die morphologische Natur der Ranken der Cucurbitaceen, *Fedde Rep. Sp. Nov. Beih. 18*, 1-50.

NEMIROVICH-DANCHENKO (E. N.), 1966. — On the problem of the origin of nectaries in *Cucurbitaceae Juss.*, *Bot. Zhur. U.R.S.S.*, *51* (3), 431-435, 5 fig.

NETTO (L.), 1863. — Sur la structure anormale des tiges de lianes, *Ann. Sc. Nat. Paris*, 4e série, *20*, 167.

NICOLI (R. M.), RUSSO (A.), SABATIER (G.), 1964. — Quelques réflexions sur l'origine des Cucurbitales à propos de leur répartition géographique, *Le Monde des Plantes*, *344*, 10.

NITSCH (J. P.), KURTZ (E. B.), LIVERMAN (J. L.), WENT (F. W.), 1952. — The development of sex expression in Cucurbit flowers, *Amer. Journ. Bot.*, *39*, 32-43.

NOHDEN (A.), 1799. — Einige Bemerkungen über die Art, wie die Exkretion des Befruchtungs-Stoffs aus dem Blumenstaube der Pflanzen geschieht.-*Schrader's Journ. Bot.* Gottingen.

Source : MNHN, Paris

NOZERAN (R.), 1952. — L'inflorescence et l'appareil de fixation des Passifloracées, *Rec. Tx. Lab. Bot. Univ.*, Montpellier, Bot. 5, 54-62, 5 fig.

——, 1955. — Contribution à l'étude de quelques structures florales (essai de morphologie florale comparée), *Ann. Sc. Nat. Bot.* 11e série, *16* (1), 1-224, 279 fig.

OBATON (M.), 1960. — Les lianes ligneuses à structure anormale dans les forêts denses d'Afrique occidentale, *Ann. Sc. Nat. Bot.* 12e série, *1*, 1-220, 162 fig.

ORNDUFF (R.), 1967. — Index to plant chromosome numbers for 1965, Regnum Vegetabile, 50, 97-98.

PALACKY (J.), 1906. — Catalogue des plantes de Madagascar : Prague; *4*, 45-46.

PALM (L. H.), 1827. — Ueber das Winden der Pflanzen, 1-101.

PANGALO (K. I.), 1928. — Studien über die Systematik und Geographie der Melonen, Leningrad.

——, 1936. — On the diversity of sex expression in plants as illustrated by *Cucurbitaceae*, *C. R. Acad. Sc. U.R.S.S.*, *2* (3), 83-85.

PASSMORE (S. F.), 1930. — Microsporogenesis in the *Cucurbitaceae*, *Bot. Gaz.*, *90*, 213-223.

PAYER (J. B.), 1845. — Note sur les vrilles des Cucurbitacées, *Ann. Sc. Nat. Paris*, 3e série, *3*, 163-164.

——, 1857. — Traité d'organogénie de la fleur, Paris, (440-447), 2 pl.

PELLISSIER (F.), 1939. — Sur la différenciation vasculaire dans les feuilles de *Cucurbita Pepo*, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *86*, 187-190.

——, 1939. — Étude de l'ontogénie du système ligneux des diverses phylles et de leur agencement dans la tige de *Cucurbita Pepo*, Paris, thèse, 266 p.

——, 1940. — La constance des faisceaux dans le genre *Cucurbita*, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *87*, 23-27.

PENHALLOW (D. P.), 1886. — Tendril movements in *Cucurbita maxima* and *C. Pepo*, *Am. Journ. Sc. and Arts sér. 3*, *31*, 46-57, 100-114, 178-189.

PENZIG (O.), 1882. — Sulla presenza dei cistoliti in alcune *Cucurbitaceae*, *Atti del R. Inst. Veneto*, 197-211.

PERNET (R.), 1957. — Les plantes médicinales malgaches, catalogue de nos connaissances chimiques et pharmacologiques, *Mém. Inst. Sc. Madagascar, B, 8*, 47-49.

PERRIER de la BÂTHIE, 1921. — La végétation malgache, *Ann. Mus. Col. Marseille*, 3e série, *9*, 1-268.

——, 1932. — Les plantes introduites à Madagascar; *Rev. Bot. Appl. et d'Agric. Trop.*, *12*, 121-131.

——, 1936. — Biogéographie de Madagascar; Soc. Ed. Géogr. Mar. et Col., Paris, 1-156, 40 pl.

PETIT (L.), 1886. — Sur l'importance taxonomique du pétiole, *C. R. Acad. Sc.*, *26* (10), 767-769.

PERROT (E.), 1943-1944. — Matières premières du règne végétal; Paris, Masson 2, (2050-2059).

PHILLIPS (E. P.), 1951. — The genera of South African Flowering Plants, ed. 2, *Bot. Surv. of South Afr.*, *25*, 743-751.

PITARD (J.), 1901. — Faisceaux libériens tertiaires des tiges des Cucurbitacées, *Soc. Linn. Bordeaux*, *56*, 54-58.

PLANTEFOL (L.), 1948. — Fondement d'une théorie florale nouvelle, l'ontogénie de la fleur, *Ann. Sc. Nat. Biol. Vég.*, 11e série, *9*, 35-186.

——, 1946-1948. — La théorie des hélices foliaires multiples, Masson et Cie, Paris, *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11e série, *7*, 158-229, *8*, 79-154.

——, 1950. — Cours de botanique et de biologie végétale, *2*, ed. 3.

POISSON (H.), 1912. — Recherches sur la flore méridionale de Madagascar, Thèse, Paris, Challamel, 224 p., 16 pl.

Source : MNHN, Paris

POLLENDER (A.), 1867. — Ueber das Entstehen und die Bildung der kreisrunden Offnungen in der äusseren Haut des Blûtenstaubes nacbgewiesen an dem Bau des Blütenstaubes der Cucurbitaceen und Onagrarien, Bonn.

PONS (A.), 1956. — Application de la métbode de diagramme de dispersion à l'analyse pollinique, *Natur. Monspel. Bot.*, *8*, 177-188, fig.

——, 1958. — Le pollen, *coll.* « *Que Sais-je* »? Paris, Presses Universitaires de France.

POTTER (M. C.), 1889. — Thickness of the stem of Cucurbitaceae, *Proceed. Cambridge Phil. Soc.*, *7* (1), 14-16, 2 pl.

PRISZTER (S.), 1958. — *Echinocystis lobata* in Mittel-Donau-Becken, *Bauhinia*, *1* (2), 136-143.

PUECH (G.), 1912. — Étude anatomique de quelques espèces d'Asclépiadacées aphylles de l'Ouest de Madagascar, *Rev. Gén. Bot.*, 24, 298-312, 329-343, 4 fig.

PURI (G.), 1954. — Studies in floral anatomy-VII. On placentation in the *Cucurbitaceae*, *Phytomorphology*, *4* (1-2), 278-299.

QUANTIN (A.), 1950. — La nutation des vrilles de Passifloracées en présence de tuteurs, *Soc. Hist. Nat. Doubs*, *54*, 91-100.

RAPONTCHOMBO (G.), 1966. — Contribution à l'étude des appareils d'accrochage de lianes appartenant aux familles des Césalpiniées, Sapindacées, Bignoniacées, Passifloracées, *Mém. ronéotyp.*, 129 p., 19 pl.

RAUD (G.), 1963. — Organographie de la capsule de *Datura stramonium* L., *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *110* (5-6), 216-238.

RAUNKIAER (C.), 1905. — Types biologiques pour la géographie botanique, *Bull. Acad. Roy. Sc. L. Danemark*, *5*, 347-437.

RAVET (J.), 1952. — Notice sur la climatologie de Madagascar, *Mém. Inst. Sc. Madagascar*, *D. 4* (1), 1-36, 1 carte, 22 fig.

RAY (J.), 1704. — *Historiae plantarum*, *3* (331-339).

RENDLE (A. B.), 1952. — The classification of flowering plants; Cambridge, 2 (217-228).

RESENDE (F.), 1937. — Uber die Ubiquität der sat-Chromosomen Bei den Blütenpflanzen, *Planta*, *26*, 757-807.

RICHARD (A.), 1825. — Nouveaux éléments de botanique, 3e éd., 570 p., 7 pl.

RICHHARIA (R. H.) et GOOSH (P. M.), 1953. — Meiosis in *Momordica dioica* Roxb., *Curr. Sc.*, *22*, 17-18.

RILEY (H. P.), 1960. — Chromosomes of some plants of the Kruger National Park, *Teh. Journ. Sth. Afr. Bot.*, *26*, 37-44.

RIQUIER (J.) et MOUREAUX (C.), 1957. — Les sols malgaches, pédologie, C.R. 3e congrès de l'Ass. Sc. Pays de l'Océan Indien (P.I.O.S.A.), D, Tananarive.

ROBERTY (G.), 1954. — Notes sur la flore de l'Ouest africain, *Bull. I.F.A.N.*, *16* (3), 794-795.

ROBYNS (W.), 1947. — Flore des Spermatophytes du parc National Albert, 2 (387-400).

ROEMER (M. J.), 1846. — *Familiarum naturalium regni vegetabilis synopses monographieae;* 1 vol., 4 fasc., 118 p.

ROY (R. P.), 1962. — Cytogenetic investigations in *Cucurbitaceae*, *Proc. Ind. Sci. Cong.*, 335.

ROYER (Ch.), 1881. — Flore de la Côte-d'Or, avec déterminations par les parties souterraines, 1, Paris (223-226).

ROZE (D. H.), 1915. — A study of delayed germination in economic seeds, *Bot. Gaz.*, *59*, 425-444.

RUTTLE (M. L.), 1931. — Chromosome number in the genus *Cucurbita*, *Tech. Bull. N. Y. St. Agr. Exp. Sta.*, *186*, 1-12.

Source . MNHN, Paris

SAAD (I. S.), 1964. — Palynologie méditerranéenne et occidentale : pollen morphology of some Egyptian *Cucurbitaceae*, *Pollen et Spores, 6* (1), 113-124, 6 pl.

SABNIS (T. S.), 1919-1921. — The physiological anatomy of the plants of the Indian desert, *Jour. Ind. Bot. Soc., 1, 2.*

SAGERET (A.), 1826. — Variétés dans la famille des Cucurbitacées, *Ann. Sc. Nat. Paris,* 1re série, *8,* 294-309.

——, 1826. — Considérations sur la production des hydrides, des variantes et des variétés en général et sur celles de la famille des Cucurbitacées en particulier, *Ann. Sc. Nat. Paris,* 1re série, 8, 294-310.

——, 1826. — Projet de nomenclature pour cette famille (Cucurbitacées), *Ann. Sc. Nat., Paris,* 1re série, 8, 310-314.

SAINT-HILAIRE (A.), 1823. — Mémoires sur les Cucurbitacées, les Passifloracées et le nouveau groupe des Nandhirobées, Paris, 1-32.

SALMON (J.), 1946. — Recherches cytologiques sur la différenciation des tubes criblés chez les Angiospermes; Thèse, Paris, 1-240.

——, 1947. — Différenciation des vaisseaux dans la graine de *Cucurbita Pepo, Rev. Gén. Bot., 54,* 1-44, fig.

SAUNDERS (E. R.), 1922. — The leaf-skin theory of the stem, *Ann. Sc. Bot., 36,* 135-165.

SAUSSURE (Th. de), 1827. — De l'influence du déssèchement sur la germination de plusieurs graines alimentaires, *Ann. Sc. Nat. Bot., Paris,* 1re série, *10,* 68.

SAWHNEY (K. D.), 1919-1920. — The vascular connection and the structure of the tendrils in some *Cucurbitaceae, Journ. Indian Bot. Soc., 1,* 254-262.

SCALA (A. C.), 1927. — La propagacion de las semillas en la *Cyclanthera hystrix* Arn., *Rev. Chilena, 31,* 293-306.

SCHACHT (H.), 1860. — Ueber den Bau einiger Pollenkörner, *Jb. Wiss. Bot., 2,* 109-168.

SCHENCK (H.), 1893. — Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, Jena, 1-271, nbses fig.

SCHIMPER (A. F. W.), 1898. — Pflanzen-Geographie auf Physiologischer Grundlage, Iena, 1-877, nbses illustr. et cartes.

SCHLECHTENDAL (D. F. von), 1851. — Kritische Bemerkungen über die Gattung *Anguria, Linnaea, 24,* 701-791.

SCHLIEBEN (H. L.), 1934. — Plantes de H. J. Schlieben, Cucurbitacées nouvelles, *Notizbl. Bot. Gart.* (12), 1090.

SCHNEE (L.), 1939. — Ranken und Dornen, (in Linsbauer, *Handbuch der Pflanzenanatomie*), *9,* 24 p.

SCHNELL (R.), 1963. — Convergences hétéroplastiques, inductions morphogènes et caractères taxinomiques, *Adans. nouv. sér., 3* (3), 354-369.

SCHNELL (R.), CUSSET (G.), QUENUM (M.), 1963. — Contribution à l'étude des glandes extra florales chez quelques groupes de plantes tropicales, *Rev. Gén. Bot., 70,* 269-342.

SCHWEINFURTH (G.), 1868. — *Reliquiae Kotschyanae;* Berlin (44-45, 2 pl.).

SCOTT (D. H.) et BREBNER (G.), 1891. — Internal phloem in the root, *Ann. Bot., 5,* 273.

SCOTT (F. M.), 1953. — Survey of anatomy, ergastic substances and nuclear size in *Echino cystis macrocarpa* and *Cucurbita Pepo, Bot. Gaz., 104,* 394-408.

SELLING (O. H.), 1947. — Studies in Hawaiian Phanerogams, *Spec. Publ. Bishop. Mus., 38, Gothenburg,* 123-124.

SEMPERS (J. F.), 1918. — Germination of wild Cucumber seed, *Amer. Journ. Bot., 2* (24), 134-135.

SENSARMA (P.), 1955. — Tendrils of the *Cucurbitaceae :* their morphological nature on anatomical evidences, *Proc. Nat. Inst. of Sc. India, Part B, Biol. Sc., 4* (21), 162-169.

Source : MNHN, Paris

——, 1963. — On seedling anatomy of *Lagenaria vulgaris* Ser. and *Luffa acutangula* Roxb., *Sc. and Cult. India, 29* (3), 138-139, 1 fig.

Seringe (N. C.), 1825. — Mémoire sur la famille des Cucurbitacées, *Mém. Soc. Phys. Nat. Genève, 3*, 1-31.

——, 1828. — *Cucurbitaceae*, in De Candolle, *Prodr. Syst. Nat., 3*, 297-320.

Sharma (A. K.), 1956. — Fixation of plant chromosomes, *The Bot. Rev., 12* (10), 665-695.

Shifriss (O.), 1942. — Polyploids in the genus *Cucumis, Journ. Hered., 33*, 144-152.

Shimotsuma (Y.), 1961. — Chromosome numbers of *Citrullus* species, *Chrom. Infor. Serv., 2*, 14-16.

Simmonns (N. W.), 1954. — Chromosome behaviour in some tropical plants, *Heredity, 8* (1), 139-146.

Singh (B.), 1942. — The anatomy of the stem, lead and petiole of *Zanonia indica* L., *Journ. Indian Bot. Soc., 21*, 319-326.

——, 1953. — Studies on the structure and the development of seeds of *Cucurbitaceae, Phytomorphology, 3*, 224-239.

Singh (D.), 1955. — Développement de l'embryon chez le *Cucumis Melo, Journ. Ind. Bot. Soc., 34*, 72-78.

——, 1961. — Studies on endosperm and development of seeds in Cucurbitaceen and some of its related families, *Agra U.J. Res. Sc., 10* (2), 117-123.

——, 1961. — Development of embryo in the *Cucurbitaceae, Ind. Journ. Bot. Soc., 40* (4), 620-623.

——, 1963. — Studies of the persistent pollen tube of the *Cucurbitaceae, Indian Bot. Soc., 42* (2), 208-213.

Sinnott (E. W.) et Bailey (I. W.), 1914. — Investigation on the phylogeny of the Angiosperms. III. Nodal anatomy and morphology of the stipules, *Amer. Journ. Bot., 1*, 441-453.

Sinnott (E. W.) et Block (R.), 1943. — Development of the fibrous in the fruit of various races of *Luffa cylindrica, Bot. Gaz., 104*, 90-99.

Solereder (H.), 1908. — Systematische Anatomie der Dikotyledonen, Stuttgart (439-448).

Sornay (P. de), 1924. — Les Cucurbitacées tropicales, *Agr. Col., 10*, 78-84.

Souèges (R.), 1939. — Développement de l'embryon chez le *Bryonia dioica, C.R. Acad. Sc., 208*, 227.

Stocking (K. M.), 1955. — Some taxonomic and ecological considerations of the genus *Marah* (Cucurbitacée), *Madroño, Journ. Calf. Bot. Soc., 13* (3), 84-100; *13* (4), 113-137.

Strasburger (E.), 1910. — Uber geschlechtshestimmende Ursachen, *Jahrb. Wiss. Bot., 48*, 427-520.

Subramanyam (K.) et Raju (M. S. V.), 1953. — Circumscissile dehiscence in some Angiosperms, *Amer. Journ. Bot., 40* (8), 572-575.

Takaschina (S.), 1956. — Studies on differenciation of wild and cultivated *Cucurbitaceae, Saikyo U. Fac. Agric. Sc., 8*, 38-43.

Takhtajan (A.), 1959. — Essay on the evolutionary morphology of plants, Publ. of the Leningrad Univ., trad. Leduard Stebbins, Washington, *Am. Inst. Biol. Sc.*, 1-139.

Tassi (A.), 1844. — Nuove osservatore sui cirri delle Cucurbitacee, *Giorn. Bot. Italiano, 1* (2), 382-385.

——, 1857. — Notes sur les vrilles des Cucurbitacées, *Bull. Soc. Bot. Fr., 5* (4), 322.

Thieret (J. W.), 1963. — The correct name of the water melon, *Taxon, 12* (1), 36.

Thouars (A. du Petit), 1806. — Histoire des végétaux recueillis dans les Isles australes d'Afrique, Paris (68).

Source : MNHN, Paris

TISCHLER (G.), 1926. — Pflanzliche Chromosomen-Zahlen, *Tab. Biol.* Teil 1, 184; Teil 2, 94.
——, 1950. — Die Chromosomenzahlen der Gefässpflanzen Mitteleuropas.

TONDERA (F.), 1902. — Uber den sympodial Bau des Stengels von *Sicyos angulata*, *Sitzungsberichte Wiener Akad.*, *111* (1), 42-68.

——, 1903. — Das Gefässbündelsystem der Cucurbitaceen, *Sitzungsber. Wien Akad.*, *112* (1), 23-59, 5 pl.

TOURNEFORT (J. PITON DE), 1700. — *Institutiones Rei Herbariae*, *1*, 102-108.

TREVIRANUS (C.), FRESENIUS (G.) et al., 1842. — Protokolle der botanischen Section der zwanzigsten Versammlung deutscher und Aertzte zu Mainz (Sur la vrille des Cucurbitacées), *Flora*, *25* (43), 681-682.

TRINKGELD (R. von), 1923. — Beiträge zur Morphologie der Vegetations-organe der Cucurbitaceen, *Flora*, *116*, 270-295.

TROLL (W.), 1939. — Vergleichende morphologie der höheren Pflanzen, Berlin.

TRONCHET (A.), 1935. — Observation vitale des ponctuations tactiles des vrilles de *Bryonia dioica* Jacq., *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1141-1143.
——, 1941. — Sur les propriétés des ponctuations tactiles des vrilles de *Cucurbita*, *Ann. Univ. Lyon*, *Sc. Nat. Sect. C*, *2*, 15 p.

TURALA (K.), 1958. — Endomitosis in the tapetal cells of *Cucurbita Pepo*, *Act. Biol. Cracovie*, *Ser. Bot.*, *1*, 24-34.

UMRATH (K.), 1934. — Uber die elektrischen Erscheinungen bei thigmischer Reizung der Ranken von *Cucumis Melo*, *Planta*, *23*, 47-50.

VAN CAMPO (M.), 1954. — Considérations générales sur les caractères des pollens et des spores et leur diagnose, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *101* (5-6), 250-281.
——, 1957-1959. — Palynologie africaine, *Bull. Inst. Fr. Afr. Noire*, *19*, *20*, *21*, *22*, 659-678, 753-760, 807-818, 1197-1199.

VAN STEENIS (C. G. G. J.), 1962. — The land-bridge theory in botany, *Blumea*, *11* (2), 235-372.
——, 1963. — Definition of the concept « inflorescence » with special reference to ligneous plant, *Flora Malesiana Bull.*, *18*, 1005-1007.

VAN TIEGHEM (Ph.), 1870-1871. — Recherches sur la symétrie des plantes vasculaires, *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 5e série, *13*, 5.
——, 1872. — Recherches au sujet d'un mémoire de Dutrochet sur la volubilité des tiges, *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 5e série, *16*, 357-360.
——, 1872. — Mémoire sur la racine, *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 5e série, *13*, 226.
——, 1882. — Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *29*, 282-283.
——, 1887. — Sur les racines doubles et les bourgeons doubles des Phanérogames, *Journ. Bot.*, *1*, 19-29.
——, 1903. — Sur l'androcée des Cucurbitacées, *Journ. Bot.*, 1-17.

VAN TIEGHEM (Ph.) et DOULIOT (H.), 1888. — Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires, *Ann. Sc. Nat.*, 7e série, *8*, 1-60.

VASIL (I. K.), 1960. — Studies on pollen germination of certain *Cucurbitaceae*, *Amer. Journ. Bot.*, *47*, 239-247.

VASILIENKO (I. T.), 1960. — On the seeds germination in *Cucurbitaceae*, *Bot. Journ. Moscou*, *54* (4), 564-566.

VELENOVSKY (J.), 1905. — Vergleichende Morphologie der Pflanzen; Prague, 1216 p., 9 pl.

VERDRIES (J. M.), 1724. — *Excerpta ex literis ad Cl. Wolfium*, *Acta Erud.*, 43, Lipsiae.

VIROT (R.), 1956. — La végétation canaque, *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, *B*, 7, 400 p., nbses fig., nbses photos.

Source : MNHN, Paris

VIRVILLE (A. DAVY DE), 1954. — Histoire de la Botanique en France; 8e Congrès Inter. Bot.. Paris, 394 p., nbses illust.

VUILLEMIN (P.), 1923. — Recherches sur les Cucurbitacées, *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 10e série (5), 5-19.

WARMING (E.), 1875. — Recherches sur la ramification des Phanérogames, *Mém. Soc. Roy. Copenhague*, 5e série, 10.

WARMING (E.), 1873. — Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome, *Bot. Abhandl., 2*, 1-90, 6 pl.

——, 1870. — Et par Ord om Cucurbitaceernes Slyngtraad, *Vidensk. Medd. fra natur. Forening i, Kobenhavn*, 458-467.

WEILING (F.), 1958. — Uber das Aufreten und die Bedeutung diploider Pflanzen mit Gigaspollen, *Flora, 140* (3), 340-352.

WELWITSCH (F.), 1871. — *Friderici Welwitschii Sertum angolense, Trans. Linn. Soc. Lond., 27*, 30-35, pl. 12.

WETTSTEIN (R.), 1935. — Handbuch der systematischen Botanik, 4e éd. suppl. (947).

WHITAKER (T. W.), 1930. — Chromosome numbers in cultivated Cucurbits, *Amer. Journ. Bot., 17*, 1033-1040.

——, 1933. — Cytological and Phylogenetic studies in the *Cucurbitaceae*, *Bot. Gaz., 94*, 780-790.

WHITAKER (T. W.) et CULTER (H. C.), 1965. — Cucurbits and cultures in the Americas, *Economic Botany, 19* (4), 344-349.

WHITAKER (T. W.) et DAVIS (G. N.), 1962. — Cucurbits. Botany, cultivation and utilization; Leonard Hill, Londres, 248 p., i II.

WIGHT (R.) et ARNOTT (G. A.), 1834. — *Prodromus Florae Peninsulae Indiae Orientalis, 1*, (340-351).

WILDEMAN (E. de), 1933. — Sur les crochets, crampons, grappins, épines, piquants dans le règne végétal, *Acad. Roy. Belge, Mémoires, 12* (5), 117 p.

WODEHOUSE (R. P.), 1928. — The phylogenetic value of pollen-grain characters, *Ann. Bot., 42*, 891-934, 3 pl.

——, 1935. — Pollen grains; New York et Londres, ed. Mc Graw-Hill, 574 p., 122 fig.

WORGITSKY (G.), 1887. — Vergleichende Anatomie der Ranken, *Flora, 70*, 2-11, 17-25, 33-46, 49-56, 65-74, 86-96.

WORSDELL (W. C.), 1915. — The origin and meaning of medulary (intraxylary) phloem in the stems of Dicotyledons : 1, *Cucurbitaceae*, *Ann. Bot., Londres, 29*, 567-590.

YASUDA (A.), 1903. — Comparative anatomy of the *Cucurbitaceae*, *Journ. of the College of Sc. Imp. Univ. Tokyo, 18*, 56, pl. 5.

ZACHARIAS (E.), 1884. — Uber Inhalt der Siebroehren von *Cucurbita Pepo*, *Bot. Zeit.*, 5.

ZANDER (E.), 1935-1951. — Beiträge zur Herkunftsbestimmung bei Honig, I-V, Pollengestaltung und Herkunftsbestimmung bei Blütenhonig I, Berlin et Leipzig.

ZIMMERMANN (A.), 1922. — Die Cucurbitaceen. Morpbologie, Anatomie, Biologie, Pathologie und Systematik, Jena, Heft I, 1-204, nbx dessins; Heft II, 1-204, nbx dessins.

B 31 OU MUSEUM D'HIST.

Source . MNHN, Paris

RECHERCHES

SUR LES

CUCURBITACÉES

DE

MADAGASCAR

PLANCHES

7 564016 6

BIBLIOTHÈQUE

Source : MNHN, Paris

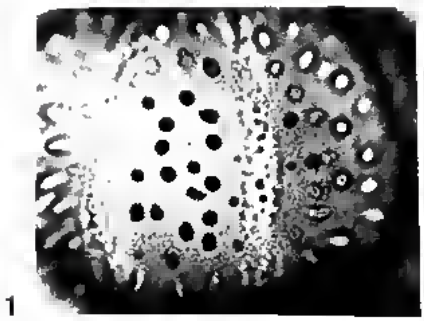
PLANCHE I. — Morphologie des grains de pollen

1. *Sechium edule*, vue méridienne; 2. *Benincasa hispida*, détail d'un pore et de l'exine 3. *Cayaponia africana* var. *malagascariensis*, détail d'un pore et des épines; 4. *Cucurbita maxima*, détail d'un pore et des épines; 5. *Zehneria Peneyana* (sous-genre *Pseudakedrostis*), exine et pores; 6. *Cucumis africanus*, ensemble d'un grain; 7. *Tricyclandra Leandrii*, ensemble d'un grain; 8. *Oreosyce africana*, coupe optique d'un grain; 9. *Trichosanthes Anguina*, détail de l'exine.

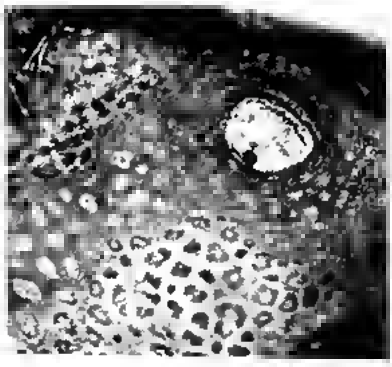
Ph. M. Keraudren, Lab. Palyn. des Hautes Études, Muséum, Paris.

(Tous les pollens sont grossis environ 800 fois).

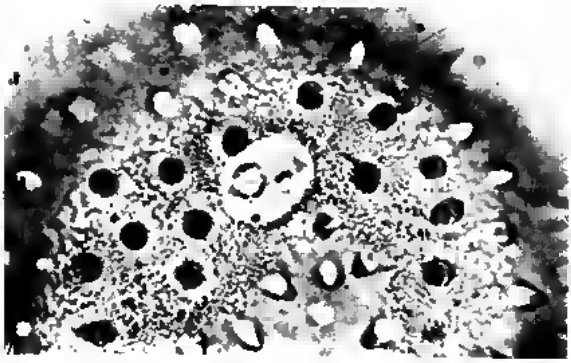
Source : MNHN, Paris



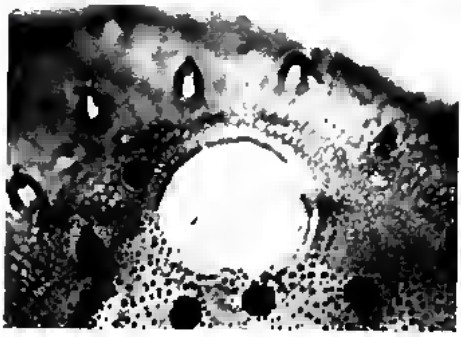
1



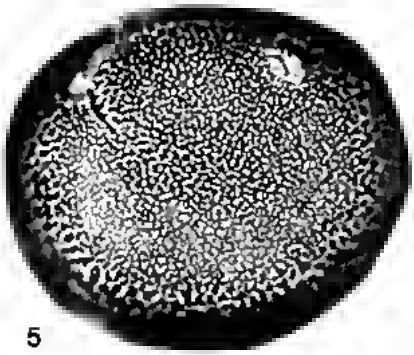
2



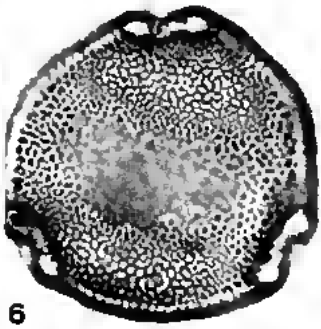
3



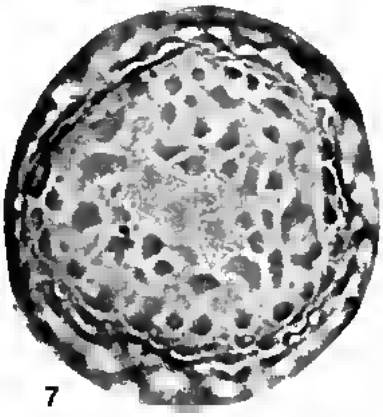
4



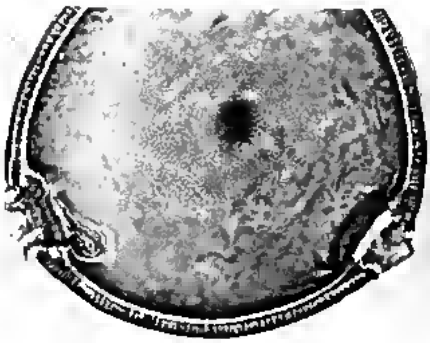
5



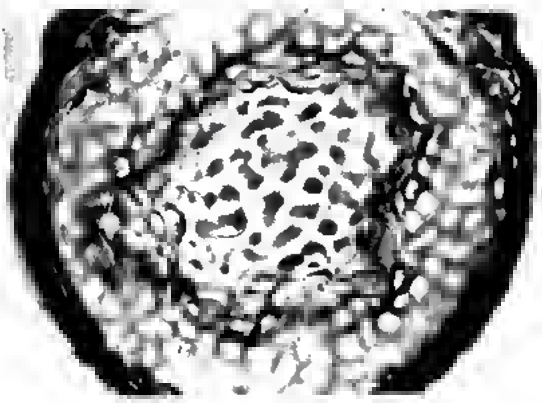
6



7



8



9

BIBL. DU MUSÉUM

Source : MNHN, Paris

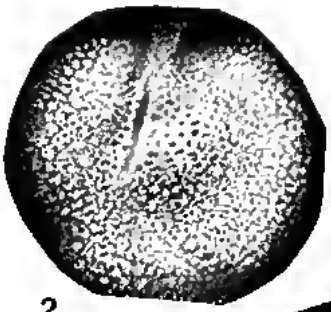
PLANCHE II. — Morphologie des grains de pollen

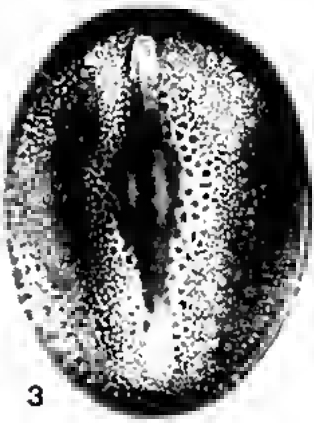
Corallocarpus Perrieri: 1. Coupe optique méridienne; 2. Vue polaire; *Corallocarpus Grevei*: 3. Pore et sillon en vue méridienne; 4. Vue polaire; 5. *Kedrostis Cogniauxii*, coupe optique méridienne; 6. *Kedrostis dissecta*, pore et sillon en vue méridienne; 7. *Kedrostis Perrieri*, coupe optique méridienne; 8. *Kedrostis Perrieri*, détail d'une aperture; 9. *Kedrostis lanuginosa*, détail de l'exine dans le mésocolpus; 10. *Kedrostis elongata*, vue polaire; 11. *Lagenaria sphaerica*, exine et triangle polaire; 12. *Lemurosicyos variegata*, vue polaire; 13. Colpus.

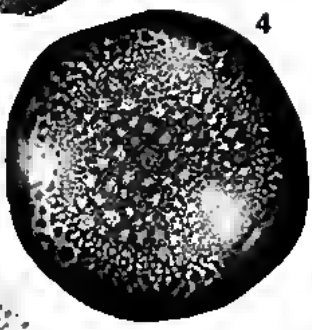
Phot. M. Keraudren.

Source : MNHN, Paris

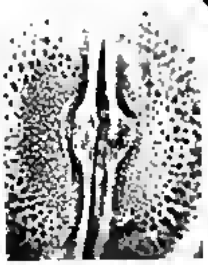
1

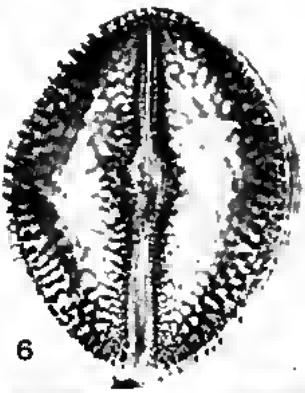

2

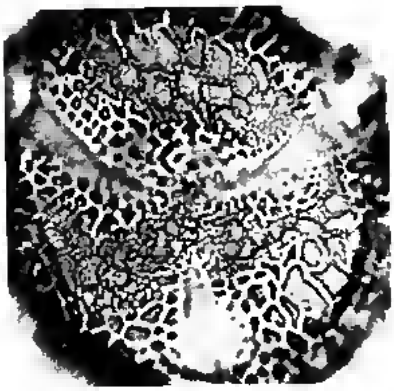

3

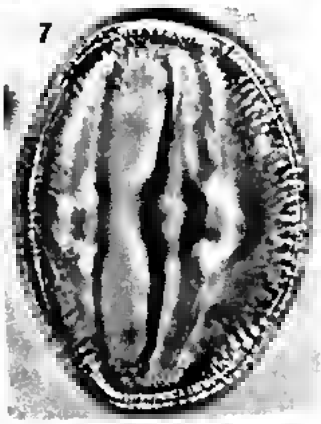

4

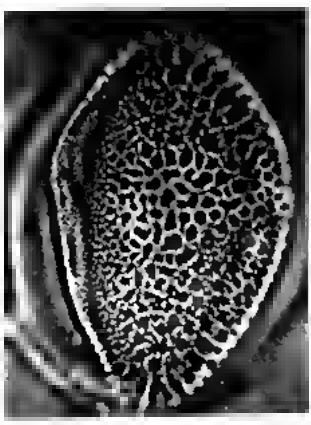
5

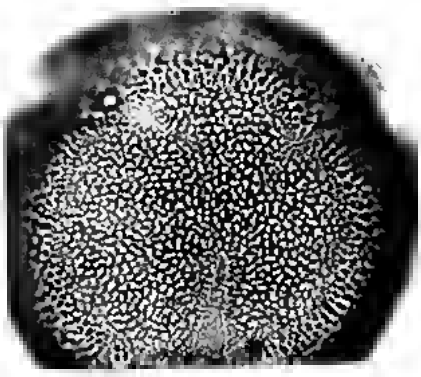

8

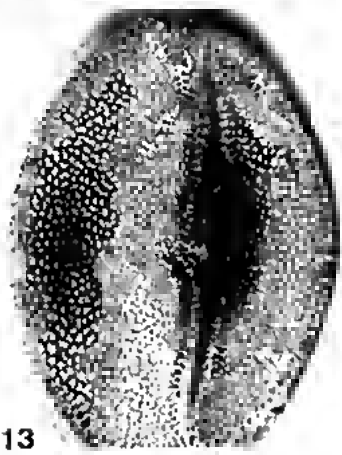

6

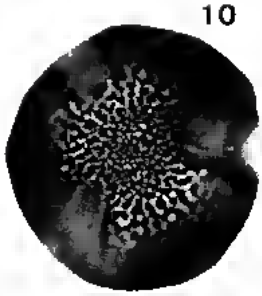

11


7


9


12


13


10

7 564016 6

14 A

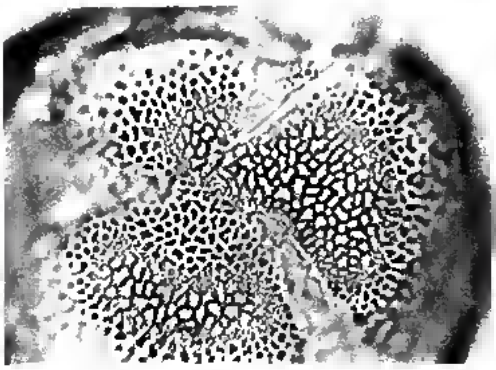
Source : MNHN, Paris

PLANCHE III. — Morphologie des grains de pollen

1. *Luffa cylindrica*, vue polaire; 2. *Telfairia pedata*, exine dans le mesocolpus; 3. *Telfairia pedata*, colpus; 4. *Zehneria Martinez-Crovettoi*, colpus; 5. *Zehneria Martinez-Crovettoi*, vue polaire; 6. *Zehneria Thwaitesii*, vue polaire; 7. *Zehneria maysorensis*, exine dans le mesocolpus; 8. *Zehneria madagascariensis*, coupe méridienne optique; 9. *Z. madagascariensis*, coupe optique équatoriale; 10. *Zehneria emirnensis*, coupe optique équatoriale; 11. *Zehneria Rutenbergiana*, exine dans le mesocolpus; 12. *Zehneria Rutenbergiana*, coupe optique équatoriale; 13. *Zehneria polycarpa*, colpus; 14. *Zehneria Perrieri*, coupe optique équatoriale; 15. *Z. Perrieri*, triangle polaire; 16. *Zombitsia lucorum*, colpus; 17. *Muellerargia Jeffreyana*, triangle polaire.

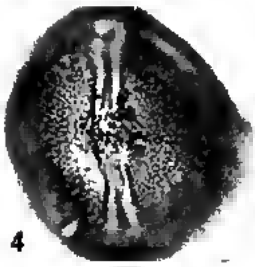
Phot. M. Keraudren.

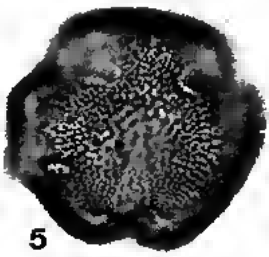
Source : MNHN, Paris

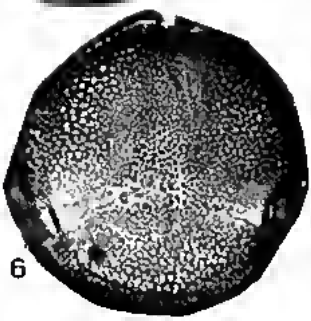

1

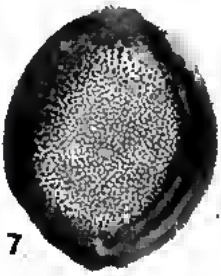
2

3


4

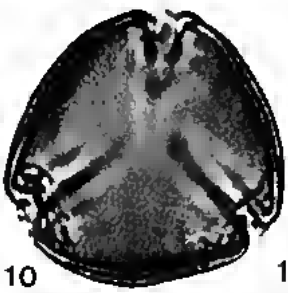

5

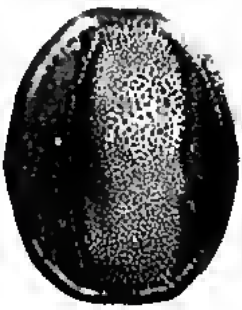

6

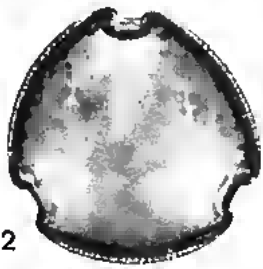

7

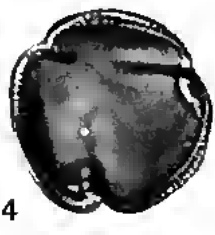
8

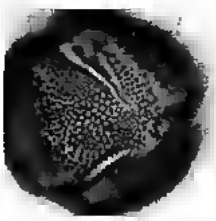
9

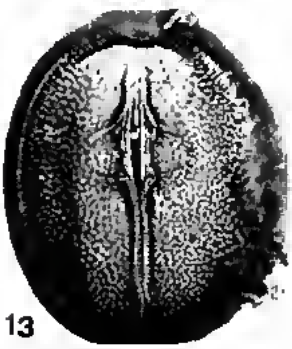

10

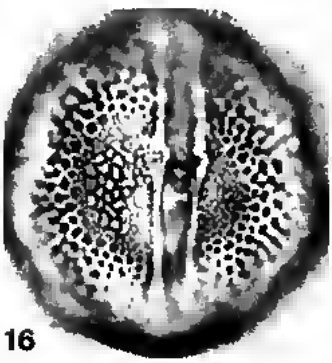

11

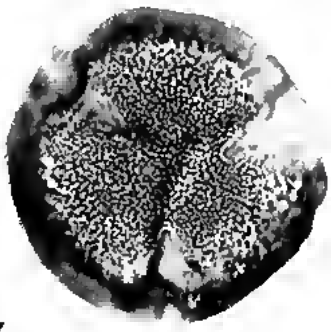

12


14


15


13


16


17

14 A

BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM

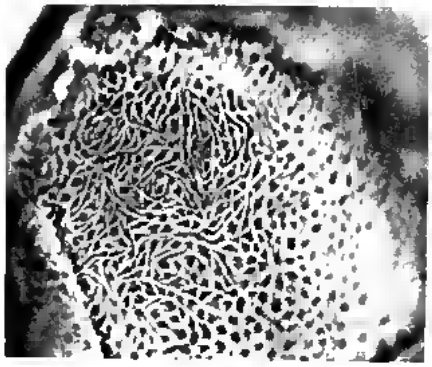
Source : MNHN, Paris

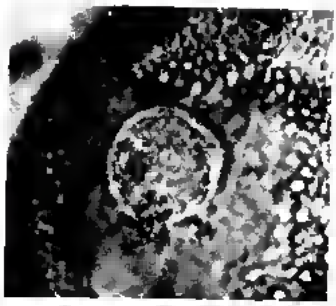
PLANCHE IV. — Morphologie des grains de pollen

1. *Ampelosicyos meridionalis*, détail de l'exine et ensemble d'un grain; 2. *Ampelosicyos Humblotii*, détail de l'exine; 3. *Ampelosicyos Humblotii*, pore; 4. *Peponium betsiliense*, détail de l'exine; 5. 6. *Peponium hirtellum*, détail de l'exine et d'un pore; 7. *Peponium Humbertii*, fragment d'un grain; 8. *Peponium Seyrigii*, détail d'un pore et de l'exine; 9. *Peponium Perrieri*, détail d'un pore et de l'exine; 10. *Peponium laceratum*, détail de l'exine; 11. *Peponium Poissonii*, détail de l'exine et d'un pore; 12. *P. Poissonii*, ensemble d'un grain; 13. *Peponium racemosum*, ensemble d'un grain; 14. *Peponium Grandidieri*, ensemble d'un grain. Phot. M. Keraudren.

Source : MNHN, Paris

1

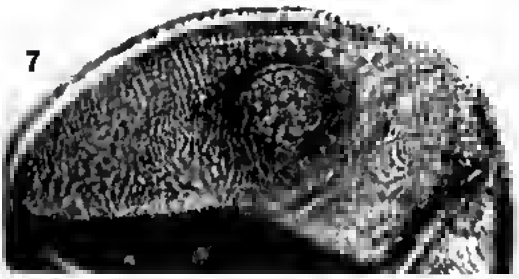

2


3

4

5

6

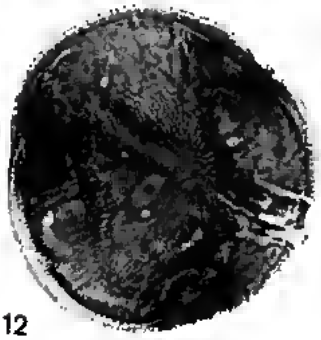

7

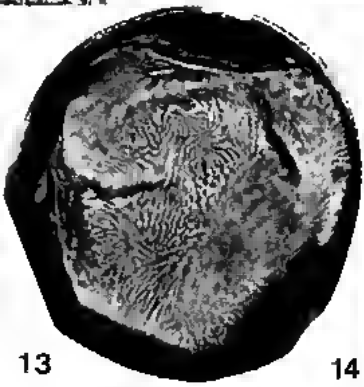
8

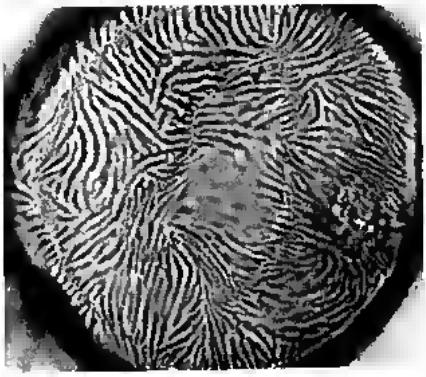
9

10

11


12


13

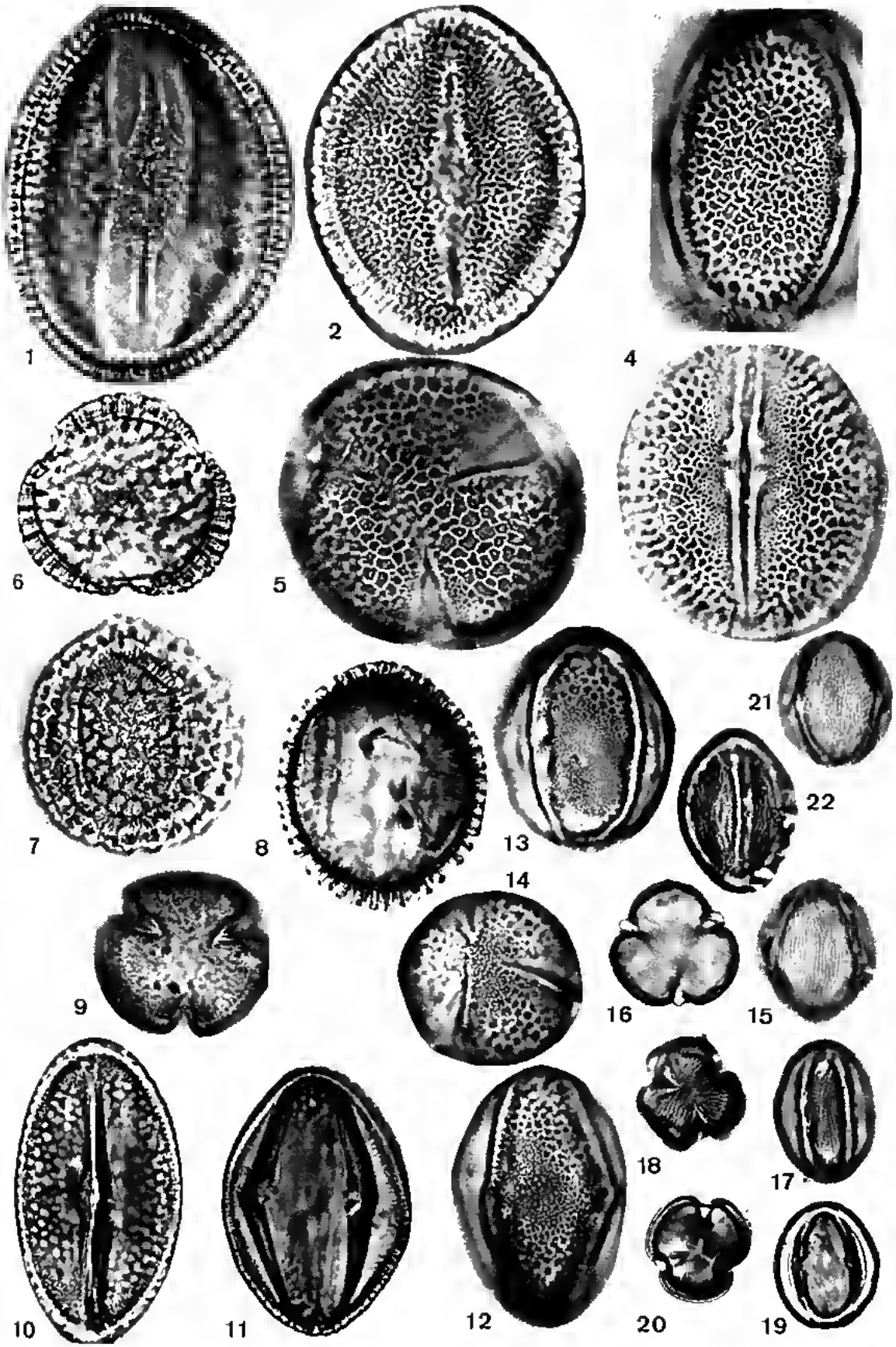

14

Source : MNHN, Paris

PLANCHE V. — Morphologie des grains de pollen

1. *Momordica Charantia*, coupe optique méridienne; 2. *M. Charantia*, exine; 3. *Raphidiocystis brachypoda*, détail de l'exine dans le mesocolpus; 4. *R. brachypoda*, aperture; 5. *R. brachypoda*, vue polaire; 6. *Trochomeriopsis diversifolia*, coupe optique équatoriale; 7. *T. diversifolia*, détail de l'exine dans le mesocolpus; 8. *T. diversifolia*, coupe optique méridienne; 9. *Seyrigia Bosseri*, vue polaire; 10. *Seyrigia Bosseri*, aperture; 11. *Seyrigia gracilis*, coupe optique méridienne; 12. *S. gracilis*, détail de l'exine dans le mesocolpus; 13. *Seyrigia multiflora*, détail de l'exine dans le mesocolpus; 14. *S. multiflora*, vue polaire; 15. *Xerosicyos pubescens*, détail de l'exine; 16. *X. pubescens*, coupe optique équatoriale; 17. *X. Perrieri*, exine dans le mesocolpus; 18. *X. Perrieri*, vue polaire; 19. 20. *X. Danguyi*, aperture et coupe optique équatoriale; 21. *Zygosicyos tripartitus*, exine dans le mesocolpus; 22. *Z. Tripartitus*, aperture. Phot. M. Keraudren.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI. — Zombitsia lucorum

1. Fleur ♂ épanouie et boutons; 2. Jeune bouton ♀; 3. Fruits. (Photos M. Keraudren, forêt du Zombitsy, sud de Madagascar 1962).

Source : MNHN, Paris

1

2

3

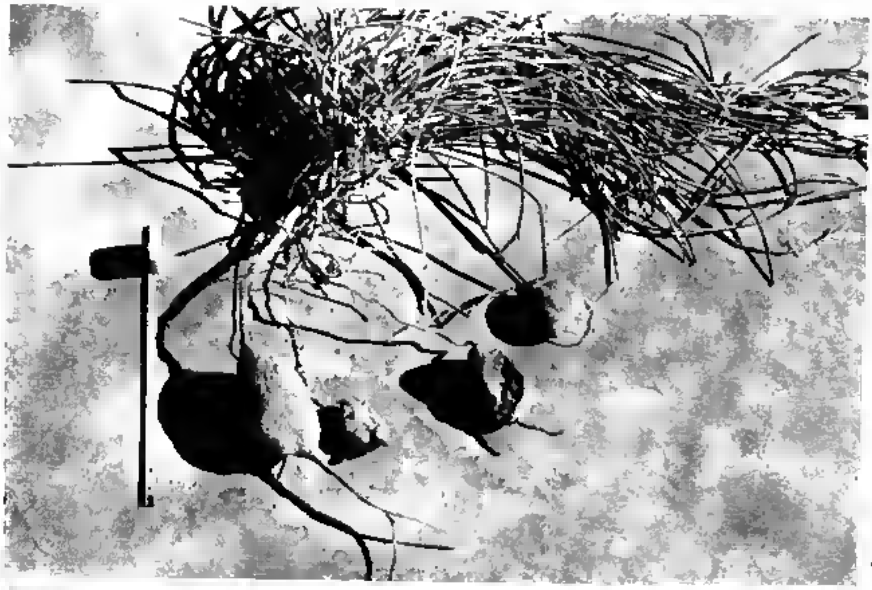
Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII. — Appareils souterrains

1. *Seyrigia Humbertii*;
2. *Peponium kirtellum*;
3. *Seyrigia Bosseri*.

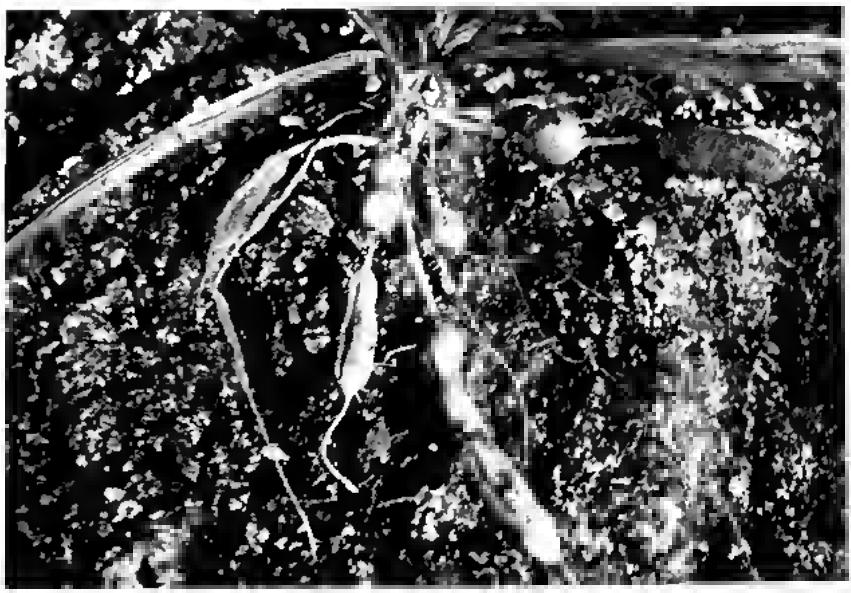
(Photos M. Keraudren).

Source : MNHN, Paris



1

2



3

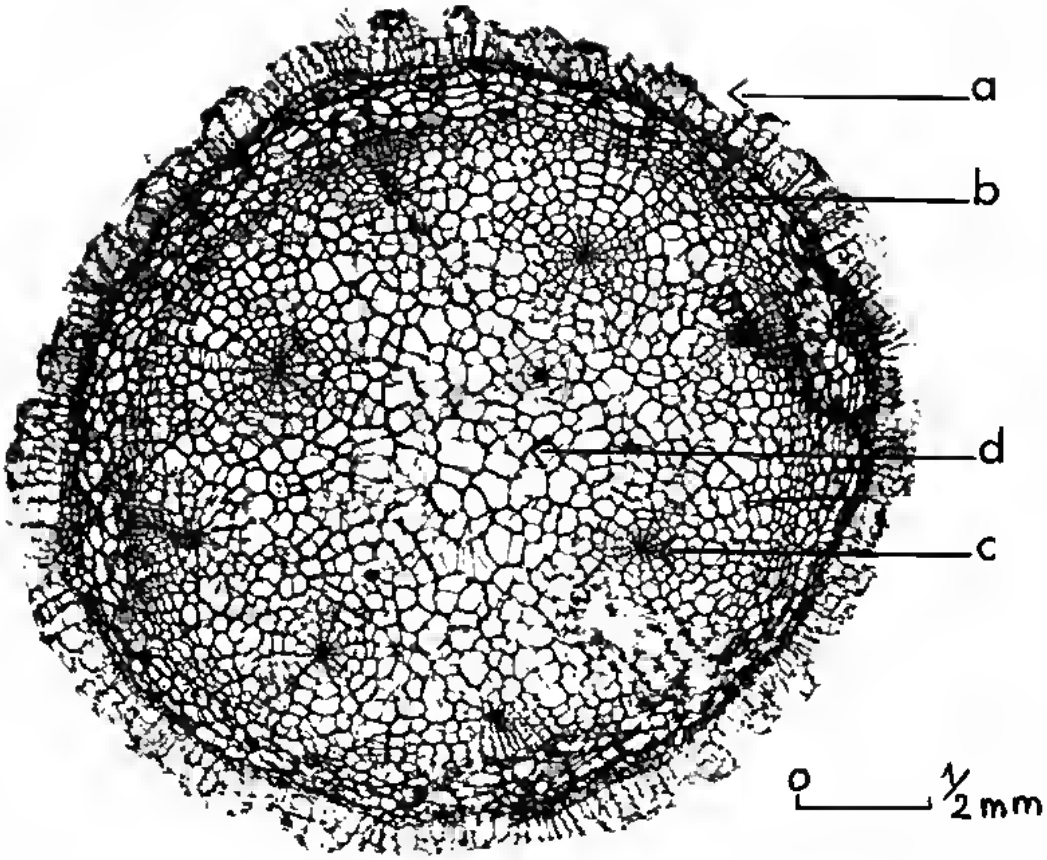
Source : MNHN, Paris

PLANCHE VIII. — Photographies de coupes transversales dans des jeunes organes souterrains de :

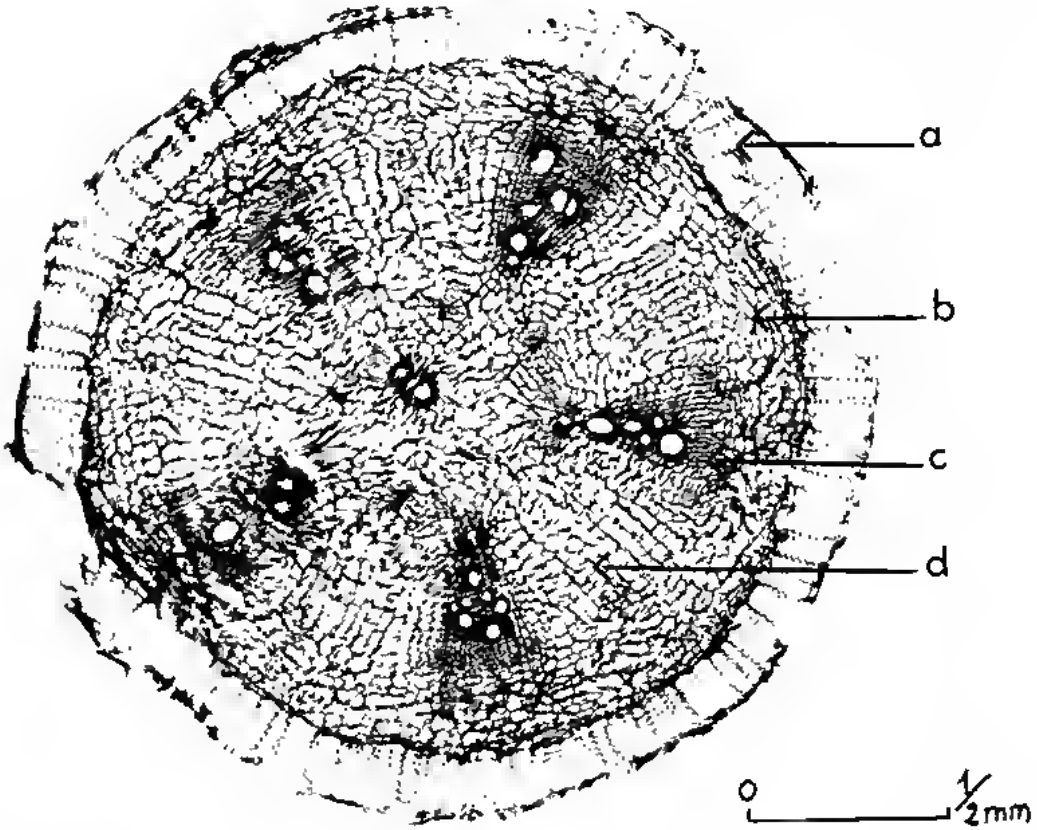
1. *Seyrigia multiflora ;*
2. *Corallocarpus Grevei.*

a. Assise subérifiée;
b. Parenchyme;
c. Faisceau cribro-vasculaire;
d. Tissu de réserve avec grains d'amidon.
(Photos M. Keraudren).

Source : MNHN, Paris



1



2

Source : MNHN, Paris

Planche IX

1. Rameaux stériles du *Xerosicyos Danguyi* grimpant sur une Euphorbe crassulescente.
2. Feuilles et fleurs ♂ du *Xerosicyos Perrieri*.
3. Appareil végétatif du *Seyrigia Bosseri*.
4. Rameaux grêles, entrelacés du *Seyrigia gracilis* parmi lesquels on distingue des petites fleurs et deux fruits fusiformes. (Photos M. Keraudren, sud de Madagascar 1962).

Source : MNHN, Paris

1

2

3

4

Source : MNHN, Paris

Planche X

1. Fruits et feuilles du *Xerosicyos Danguyi* ;
2. Fruits du *Seyrigia Bosseri* ;
3. Fruits du *Trochomeriopsis diversifolia* et feuilles du *Xerosicyos Danguyi* ;
4. Fruits du *Corallocarpus Grevei* sur rameau de légumineuse. (Photos M. Keraudren, Sud de Madagascar 1962).

Source : MNHN, Paris

1

2

3

4

Source : MNHN, Paris

Planche X

Quelques plantules de Cucurbitacées sur lesquelles on remarque les cotylédons et les premières feuilles sans que les vrilles apparaissent sur les jeunes tiges.

1, *Seyrigia multiflora* ; 2. *Seyrigia Bosseri* ; 3. *Lemurosicyos variegata* ; 4. *Trochomeriopsis diversifolia*. (Photos M. Keraudren, Grandes Serres du Muséum).

Source : MNHN, Paris

1

2

3

4

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XII. — Types de végétation sur calcaires

1. Piste de Tuléar à Saint-Augustin, près de Sarondrano, végétation xérophile à Euphorbes crassulescentes et *Moringa Drouhardii* Jumelle, dans lesquels grimpent des rameaux du *Xerosicyos Danguyi* Humbert. (Photo M. Keraudren, 1960).

2. « La Table », environs de Tuléar, *Xerosicyos Danguyi* Humbert sur *Euphorbia fihereneusis* Poisson. (Photo M. Keraudren, 1960.)

Source : MNHN, Paris

1

2

© MNHN, Paris

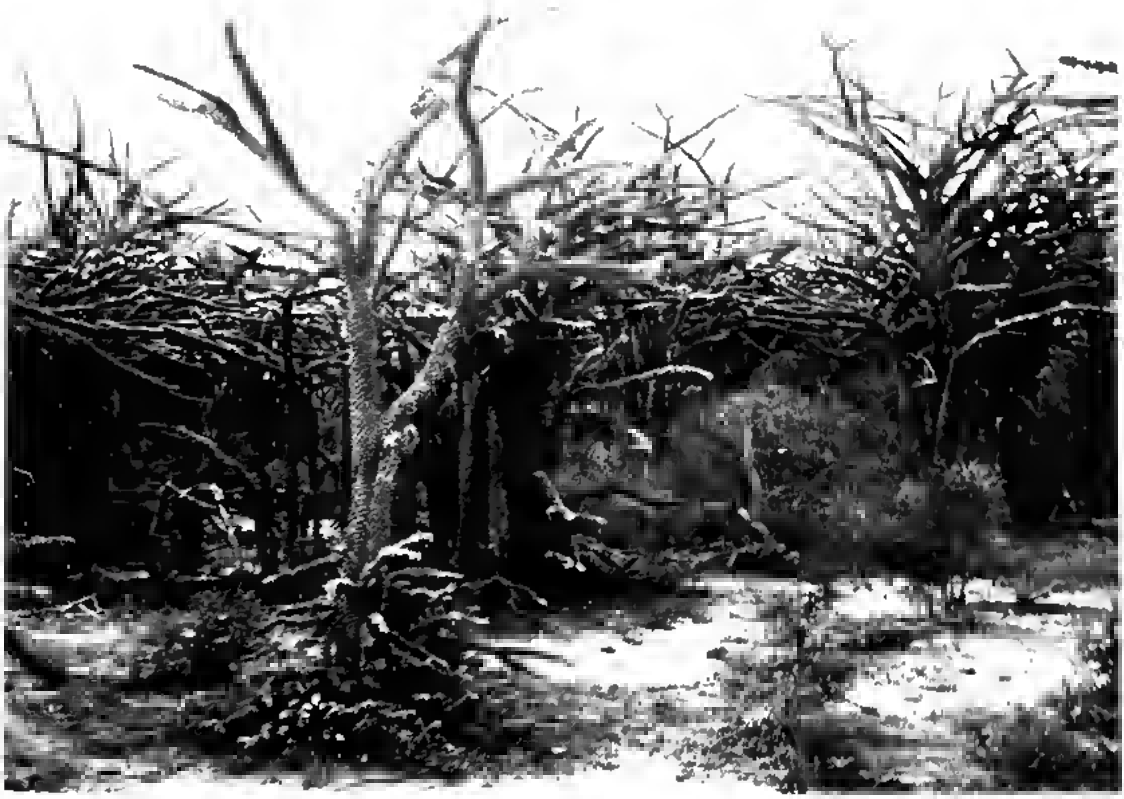
PLANCHE XIII. — Types de végétation sur sables

1. Delta du Fiherenana, environs de Tuléar, végétation xérophile à *Didierea madagascariensis* H. Bn. (Didiéréacées) sur lesquels grimpent les tiges du *Seyrigia gracilis*.

2. Bas Mandrare, près d'Anarafaly, îlots de végétation xérophile à *Didierea Trollii* Rauh (Didiéréacées). [Photos M. Kerandren, sud de Madagascar, 1962].

Source : MNHN, Paris

1



2

BIBLIOTHÈQUE DU MUSÉUM
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

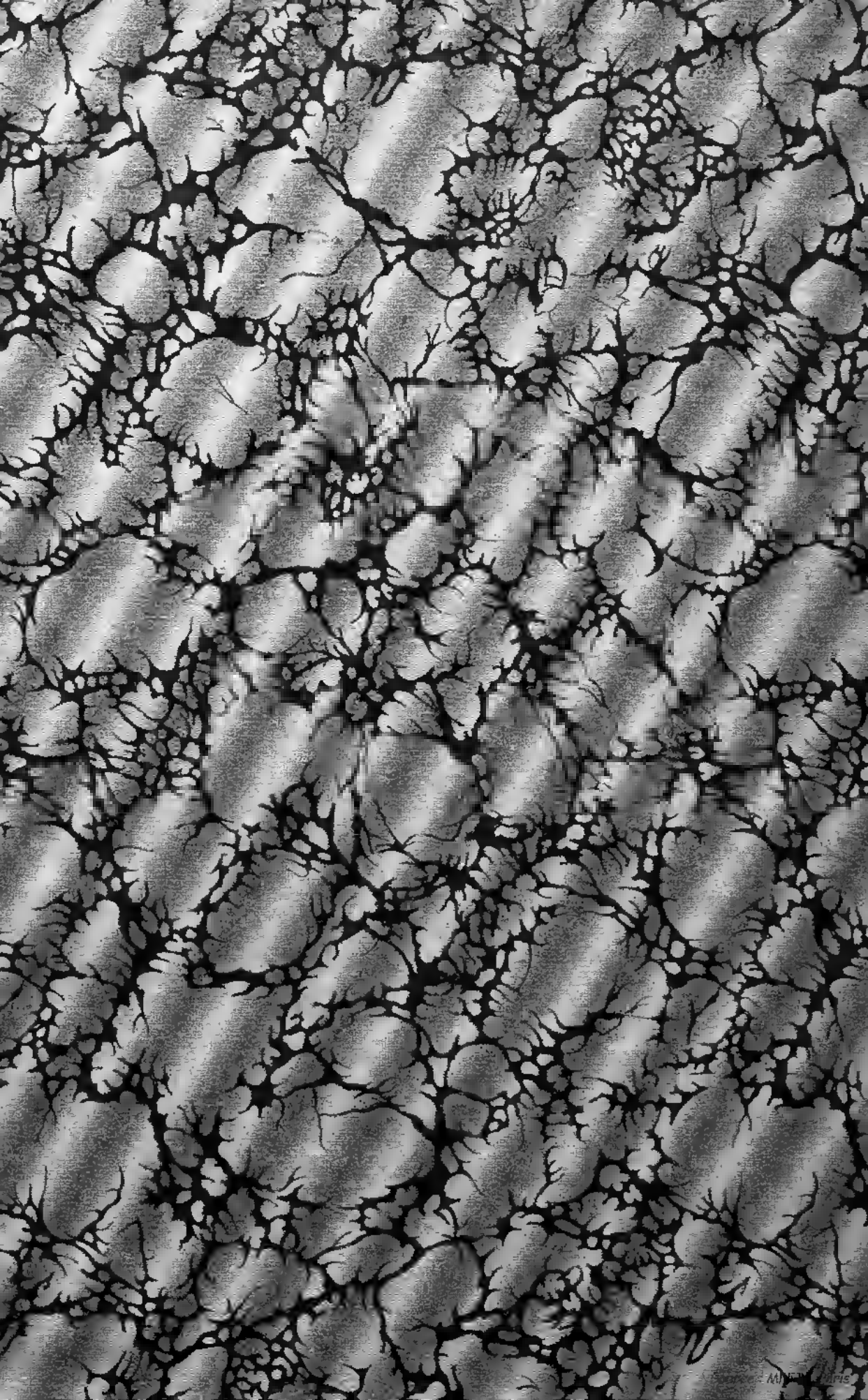
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris