

## ÉTUDE CRITIQUE DES GENRES VOYRIA ET LEIPHAIMOS (GENTIANACEÆ) ET RÉVISION DES VOYRIA D'AFRIQUE

par A. RAYNAL

Les Gentianacées saprophytes sans chlorophylle étaient encore inconnues en Afrique lorsque BAKER (2) décrivit, en 1894, deux espèces africaines de *Voyria*, *V. primuloides* et *V. platypetala*. Ce genre, jusqu'alors restreint à l'Amérique, y est assez diversifié, et présente, outre son adaptation biologique particulière, de nombreux caractères intéressants d'après lesquels furent établies plusieurs classifications. Le dernier travail d'ensemble sur ces plantes est dû à GILG (6). Dans sa classification des Gentianacées, il distingue dans ce groupe deux genres, *Voyria* et *Leiphaimos*, placés dans deux tribus distinctes (*Voyriæ* et *Leiphaimæ*). GILG place les plantes africaines dans le genre *Leiphaimos*, sous les combinaisons *L. primuloides* (Bak.) Gilg et *L. platypetala* (Bak.) Gilg.

Des spécimens récents, dont certains conservés en alcool, sont venus enrichir les collections africaines; il nous a paru nécessaire de revoir, à la lumière de ce matériel nouveau, la position systématique des plantes d'Afrique. Deux études distinctes s'imposaient : — 1<sup>o</sup> discussion de leur appartenance générique, impliquant la définition de la valeur et des limites des genres *Voyria* et *Leiphaimos*; — 2<sup>o</sup> discussion de la valeur systématique des deux espèces africaines.

Nous remercions particulièrement Messieurs les Directeurs des Herbiers de Kew et de Bruxelles, qui ont bien voulu prêter au Muséum de Paris de nombreux échantillons africains de *Voyria*. Monsieur N. HALLÉ a mis à notre disposition un abondant matériel, ses remarquables observations et ses excellents dessins, pris sur le vif, qui apportent beaucoup à la connaissance des *Voyria* africains; nous tenons à lui exprimer nos plus vifs remerciements. Que Madame VAN CAMPO, qui a bien voulu nous donner son avis à propos des pollens étudiés, accepte l'expression de notre gratitude. Monsieur ADAM nous a communiqué son matériel du Liberia conservé en alcool, et nous l'en remercions vivement.

### VALEUR DES GENRES VOYRIA ET LEIPHAIMOS

Quoique rares et d'observation délicate, ces plantes saprophytes furent étudiées en détail, plus peut-être que bien des genres tropicaux,

d'un point de vue tant taxinomique que cytologique et biologique; les plantes sans chlorophylle ont toujours particulièrement excité la curiosité des botanistes.

Ces nombreux travaux mirent en évidence des caractères exceptionnels pour la famille, et conduisirent leurs auteurs à des subdivisions taxinomiques d'importance très variable, puisqu'elles furent successivement sections, sous-genres, genres ou même tribus. En outre, les limites et les définitions de certaines de ces unités varièrent largement selon les auteurs. La création de deux tribus par GILG, d'après la morphologie du pollen, incitait à rechercher d'autres caractères corrélatifs, afin d'étayer cette subdivision majeure au sein de la famille, et de préciser la position systématique des plantes africaines.

Un bref historique permettra de passer en revue les définitions successives des *Voyria* et des *Leiphaimos*, après quoi nous étudierons de façon critique les caractères utilisés.

#### HISTORIQUE

1775. — AUBLET (1) crée le genre *Voyria*, pour deux Gentianacées nouvelles de Guyane, *V. cærulea* et *V. rosea*. Il reconnaît en outre l'appartenance à ce genre de *Gentiana aphylla* Jacquin (10)<sup>1</sup>.

1792. — LAMARCK (16) reprend les figures d'AUBLET, en ne leur apportant qu'une amélioration technique. POIRET (21, 22) ajoutera un peu plus tard deux espèces à celles d'AUBLET.

1831. — SCHLECHTENDAL & CHAMISSO (27) décrivent une plante nouvelle du Mexique, *Leiphaimos parasilica*, sans rien dire du genre *Voyria* Aubl.

1839. — GRISEBACH (7) fait la première synthèse de ce groupe; il fait apparaître la fragilité des limites entre les deux unités existantes: il réunit *Voyria* et *Leiphaimos*, mais conserve deux sections distinctes dans le genre *Voyria*. Les principaux caractères qu'il utilise pour distinguer ces sections donnent le tableau suivant:

— calice entouré d'un « calicule » de 3 bractées; capsule déhiscente de haut en bas:

— sect. II, *Lila* Schreber (= sect. *Voyria*).

Section typique, réduite aux deux seules espèces d'AUBLET.

— fleurs à l'aisselle de bractées réduites, sans calicule; capsule déhiscente seulement au milieu, non au sommet:

— sect. I, *Leiphaimos* (Gham. & Schlecht.) Griseb.

1840. — SPLITGERBER (29) décrit 4 nouvelles espèces, et donne des dessins précis. Il considère le genre *Voyria* au sens large, comme GRISE-

1. La plante de JACQUIN n'est pas celle que PLUMIER, dans son manuscrit, avait nommée *Helleborine aphyllus*, flore luteo comme l'écrivit AUBLET; cette dernière est une Orchidée (voir BURMANN (4), t. 183, fig. 2) ainsi que LAMARCK (15) l'a déjà noté.

BACH, mais propose une classification différente; il répartit les espèces en deux groupes qu'il ne nomme pas : I, à tige uniflore, II, à tige bi- ou multiflore.

1845. — GRISEBACH (8) modifie sa classification en fonction des espèces nouvellement connues. Il est amené à distinguer 4 sections dans le genre *Voyria*; fondamentalement, ce découpage est basé sur la combinaison de deux caractères, déhiscence de la capsule et allongement des filets staminaux :

— Capsule déhiscente de la base au sommet.

— Anthères subsessiles insérées près du sommet du tube de la corolle; calice entouré de bractéoles; rhizome tubéreux :

— sect. I, *Lila* Schr. (section typique).

Aux deux espèces d'AUBLET vient s'ajouter une troisième, *V. acuminata* Benth.

— Capsule déhiscente seulement au milieu.

— Anthères subsessiles insérées près du sommet du tube de la corolle; calice non entouré de bractéoles; racines fines :

— sect. II, *Leiphaimos* (Schlecht. & Cham.) Griseb.

8 espèces, bien différentes les unes des autres.

— Anthères portées par des filets allongés, insérés au milieu du tube; anthères libres; corolle hypocratériforme :

— sect. III, *Leianthostemon* Griseb.

Une seule espèce, *V. corymbosa* Splitg.

— Capsule inconnue; filets staminaux allongés, insérés au milieu du tube de la corolle; anthères connées; corolle clavée :

— sect. IV, *Pneumonanthopsis* Griseb.

Une seule espèce, *V. clavata* Splitg.

Ce découpage aboutit à isoler dans des sections à part quelques espèces qui se distinguent, plus ou moins bien d'ailleurs, d'un noyau assez hétérogène, *Leiphaimos*.

1848. — MIQUEL (17) décrit plusieurs espèces qu'il rattache aux sections de GRISEBACH (8), et crée une nouvelle section, sect. V, *Voyriella* Miq., pour une plante nettement distincte des autres, *Voyria parviflora* Miq.

1851. — MIQUEL (18) éclate le genre *Voyria* en 6 genres; ils correspondent aux 5 sections de 1848, auxquelles il ajoute le genre *Disadena* Miq. La classification des Gentianacées saprophytes américaines s'établit alors comme suit :

— *Voyriella* (Miq.) Miq. = *Voyria* sect. V, *Voyriella* Miq. (17).

Une espèce, *V. parviflora* (Miq.) Miq.

— *Leianthostemon* (Griseb.) Miq. = *Voyria* sect. III, *Leianthostemon* Griseb. (8).

2 espèces.

— *Leiphaimos* Schlecht. & Cham.

Ce genre conserve la définition que GRISEBACH avait donnée à sa section II, *Leiphaimos* (8). Pour la première fois, son aspect un peu hétérogène est mis en évidence : MIQUEL y distingue des groupes selon la forme des grains, subglobuleuses ou fusiformes. 8 espèces.

— *Disadena* Miq.

Genre nouveau, créé pour une plante portant des glandes planes sur l'ovaire; ces organes n'ont alors été observés que chez une seule espèce, *D. flavescens* (Griseb.) Miq.; bien qu'ayant vu les deux glandes, GRISEBACH (8) ne leur avait accordé aucune importance taxinomique, et plaçait cette espèce dans sa section II, *Leiphaimos*, dont elle a tous les autres caractères.

— *Pneumonanthopsis* (Griseb.) Miq.  $\equiv$  *Voyria* sect. IV, *Pneumonanthopsis* Griseb. (8).

2 espèces.

— *Voyria* Aublet.

Identique à la section I, *Lila* (Schr.) Griseb., le genre *Voyria* s. str. est toujours défini par les caractères donnés par GRISEBACH, et ne contient que 3 espèces.

1865. — PROGEL (23) reconstitue le grand genre *Voyria*, ne conservant des genres de MIQUEL que *Voyriella*. Il revient à la conception de GRISEBACH, et distingue 6 sections basées d'une part sur les caractères utilisés jusqu'ici, d'autre part sur un caractère encore inconnu, le stipe de l'ovaire; ces sections s'organisent ainsi :

— Capsule déhiscence seulement au milieu, non au sommet (capsule inconnue, sect. V).

— Filets staminaux allongés, filiformes; ovaire sans glandes.

— Corolle hypocratérimorphe, anthères appendiculées.

— sect. I, *Leianthostemon* Griseb.

3 espèces.

— Corolle clavée, anthères obtuses à la base; capsule inconnue

— sect. V, *Pneumanthopsis* Griseb.

(Variante graphique de *Pneumonanthopsis*); 1 espèce.

— Filets staminaux nuls ou à peu près.

— Ovaire sans glandes.

— Ovaire longuement stipité.

— sect. II, *Rhopalopsis* Progel.

Section nouvelle, créée pour *V. obconica* Prog.

— Ovaire sessile.

— sect. III, *Leiphaimos* (Schlecht. & Cham.) Griseb.

Ce groupe contient maintenant 10 espèces.

— Ovaire portant deux glandes.

— sect. IV, *Disadena* Miq.

PROGEL observe ces glandes dans 3 espèces et non plus une seule.

— Capsule déhiscente jusqu'au sommet; corolle infundibuliforme ou hypocratériforme; anthères subsessiles; ovaire sans glandes.

— sect. VI, *Lila* (Schr.) Griseb. (= sect. *Voyria*).

Section typique, conservant la définition fixée par GRISEBACH.

Ce découpage demeure artificiel : toutes les sections sont faiblement séparées du groupe central *Leiphaimos* qui réunit lui-même des plantes fort dissemblables.

1894. — BAKER (2) décrit deux espèces africaines, qu'il place dans le genre *Voyria* sans envisager ni leurs affinités, ni leur position dans les sections existantes.

1895. — GILG (6) établit une nouvelle classification des Gentianacées, basée surtout sur le pollen. Il distingue deux tribus, les *Voyriæ* à grain de pollen allongé-courbé, et les *Leiphaimæ* à grain de pollen ovoïde; à part cette différence de forme, ces deux groupes de pollens ont en commun des caractères qui les distinguent nettement de ceux des autres Gentianacées : petite taille, exine très peu ornée, intine à peine discernable, pores peu nombreux, sans sillons.

Les *Voyriæ* ne contiennent que le genre *Voyria*, défini comme par les auteurs précédents, et réduit aux deux espèces d'AUBLET.

Dans les *Leiphaimæ*, se placent deux genres, *Voyriella*, toujours réduit à la seule espèce typique, et *Leiphaimos*, réunissant toutes les autres espèces, et constitué de 5 sections définies comme elles l'étaient par PROGEL (23).

En somme, GILG reprend la classification de PROGEL en y apportant une seule modification profonde : le genre *Voyria* s. str. est séparé du reste, et placé dans une tribu distincte.

Les auteurs suivants s'en tiendront à la conception de GILG, que leurs études aient porté sur l'anatomie ou la cytologie, comme PERROT (20), GUÉRIN (9), ou OEHLER (19), sur la palynologie, comme ERDTMANN (5), ou sur la taxinomie, comme JONKER (13).

#### CARACTÈRES UTILISÉS POUR DÉFINIR LES UNITÉS SUPRA-SPECIFIQUES

Chaque caractère sera envisagé séparément; nous essayerons de mettre sa valeur taxinomique en évidence en fonction des observations morphologiques et palynologiques que nous avons pu faire. Nous avons étudié plus particulièrement 6 espèces choisies pour représenter les éléments génériques qui nous concernent :

— *Voyria cærulea* Aubl., espèce-type du genre (*Leprieur* s. n., mal 1838, Guyane).

— *Voyria rosea* Aubl., espèce également décrite lors de la description du genre (*Leprieur s. n.*, mai 1838, Guyane).

— *Voyria aphylla* (Jacq.) Pers., espèce affine de la plante africaine et déjà reconnue comme congénère des précédentes par AUBLET (*Mosèn 3191*, Brésil ; *Glaziou 6641*, Brésil).

— *Voyria primuloides* Bak. (*Le Testu 5226*, Gabon ; *N. Hallé 4638*, Gabon ; *Adam 21656*, Libéria).

— *Leiphaimos parasitica* Schlecht. & Cham., espèce-type du genre (*Small & Mosier 5685*, Floride ; *Curtis 2251*, Floride).

— *Voyriella parviflora* (Miq.) Miq., espèce-type du genre (*Leprieur s. n.*, 1847, Guyane).

Le genre *Voyriella* ne fut étudié que pour confirmer son individualité, et pour acquérir une conception plus précise de la variation à l'intérieur de ce groupe très spécialisé. Ce genre se distingue parfaitement par son inflorescence, ses anthères à connectif élargi et prolongé, son stigmate bifide, (voir pl. 1) et son pollen : nous ne l'envisagerons donc qu'occasionnellement au cours de la discussion.

## 1. INFLORESCENCE.

L'inflorescence est toujours de nature cymeuse, mais souvent très appauvrie : chez les espèces à tige normalement multiflore, on trouve aisément des individus uniflores. Chez *Leiphaimos parasitica*, la cyme prend un aspect presque scorpioïde par développement d'une seule fleur à chaque nœud.

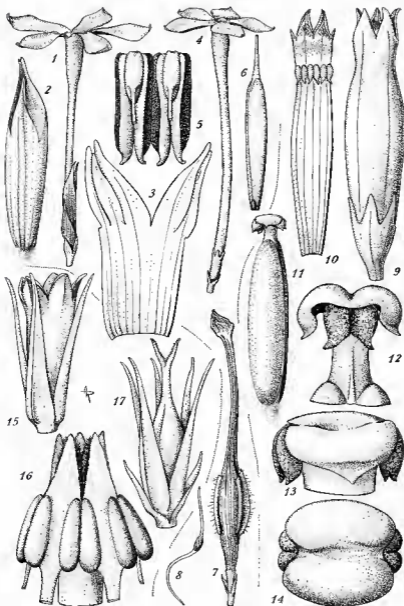
Le développement des bractées florales a été un caractère très utilisé. Depuis AUBLET (1), les *Voyria s. str.* ont été caractérisés par un calicule de grandes bractées spathacées cachant le calice. Cette définition n'est pas satisfaisante, et cela pour deux raisons :

a) l'image d'AUBLET (1, t. 83), fruste et assez inexacte, ne fait pas apparaître les différences séparant les deux espèces décrites : en réalité, seul *Voyria caerulea* porte des organes spathacés à la base de la corolle. Vu la rareté du matériel, les auteurs ultérieurs ne purent longtemps qu'utiliser la publication d'AUBLET.

b) le « calicule de bractées spathacées » n'est en fait qu'un calice de grande taille, un peu scarieux d'aspect, dont les lobes, papilleux sur les bords, restent collés en 2 (ou 3) lèvres irrégulières, sans pour cela qu'il y ait soudure de ces pièces (voir pl. 1, *Voyria caerulea*) ; lorsque la fleur vieillit, il arrive que les sépales se décollent plus ou moins les uns des autres. Entouré à la base d'une paire de bractéoles de taille variable, ce calice donne l'illusion d'un ensemble de pièces spathiforme ; son aspect zygomorphe étonnant n'est qu'une apparence.

## 2. TUBERCULE.

La racine des *Voyria* est décrite par AUBLET comme étant un gros tubercule charnu (1 : p. 209) ; d'après la figure (pl. 83, fig. 1), il semble qu'il ait appelé tubercule une masse de racines et de feuilles mortes



Pl. 1. — *Voyria caerulea* Aubl. (*Leprieur s. n.*): 1, fleur  $\times 1$ ; 2, calice  $\times 3$ ; 3, calice ouvert, montrant la disposition des sépales  $\times 3$ . — *Voyria rosea* Aubl. (*Leprieur s. n.*): 4, fleur  $\times 1$ ; 5, deux étamines détachées de la corolle, vue dorsale  $\times 10$ ; 6, ovaire  $\times 3$ . — *Voyria aphylla* (Jacq.) Pers. (*Moen 3191*): 7, capsule en déhiscence, entourée de la corolle persistante  $\times 3$ ; 8, graine  $\times 50$ . — *Leiphaimon parasitica* Schlecht. Cham.; 9, fleur  $\times 10$ ; 10, étamines à l'intérieur de la corolle  $\times 10$ ; 11, pistil  $\times 10$ ; 12, 13, 14, stigmates vus par la face intercarpellulaire, par la face carpellaire, et par-dessus  $\times 50$  (9 à 11, *Curtis 2251*; 12 à 14, *Small & Moser 5626*). — *Voyriella parviflora* (Miq.) Miq. (*Leprieur s. n.*): 15, fleur  $\times 10$ ; 16, anthères cohérentes autour des stigmates  $\times 50$ ; 17, capsule  $\times 10$ .  
 (Les pointillés séparent les figures des genres.)

enchevêtrées. Les auteurs plus récents parlèrent de « rhizome tubéreux », ce qui est le cas général chez les plantes saprophytes dont les racines et les tiges, noueuses, charnues, cassantes, croissent mêlées à la litière de feuilles mortes des sous-bois.

### 3. FRUIT ET GRAINES.

Dès 1839, GRISEBACH caractérisait les *Voyria* s. str. (« Lila ») par leur capsule entièrement déhiscente, celle des autres plantes du groupe ne s'ouvrant que partiellement, au milieu; AUBLET a, en effet, dessiné une capsule entièrement ouverte. Étant donnée la persistance de la corolle qui reste collée au sommet du fruit, la déhiscence est un peu difficile à observer; nous n'avons pu observer, ni dans l'herbier de Paris, ni sur les holotypes d'AUBLET, de capsule entièrement déhiscente. Ce caractère devra être vérifié.

Les graines présentent une grande variation selon les espèces. Très petites, constituées de quelques cellules seulement (19: p. 700), elles sont unitégumentées<sup>1</sup>; le tégument est soit allongé aux deux extrémités, donnant une semence longuement fusiforme, soit appliqué sur la masse cellulaire ovoïde. Certaines espèces ont des graines courtement fusiformes, intermédiaires entre ces deux types (voir pl. 3). Il ne semble pas que ces différences d'aspect correspondent à des différences de structure.

### 4. ANDROCÉE.

Les filets staminaux, généralement très courts, sont allongés chez quelques espèces. Le niveau d'insertion des étamines est assez variable chez les Gentianacées pour que l'on se garde de lui accorder une trop grande importance taxinomique.

Les loges d'anthères sont soit appendiculées à la base, soit simplement apiculées, soit encore arrondies, selon les espèces.

Les anthères sont dites libres ou connées : ce caractère est parfois difficile à apprécier. Les anthères semblent toujours plus ou moins cohérentes entre elles, mais il arrive qu'elles se séparent lorsque la fleur fane. Cette cohérence est accrue par les sécrétions collantes des nombreuses zones à épiderme papilleux des organes floraux (voir pl. 3). En outre, les anthères sont souvent engrenées dans de petites fossettes du stigmate, formant une masse anthéro-stigmatique unique, sans qu'il y ait soudure des tissus.

Seul, l'androcée des *Voyriella* se distingue nettement des autres (voir pl. 1); il contribue, avec d'autres caractères, à l'individualité du genre.

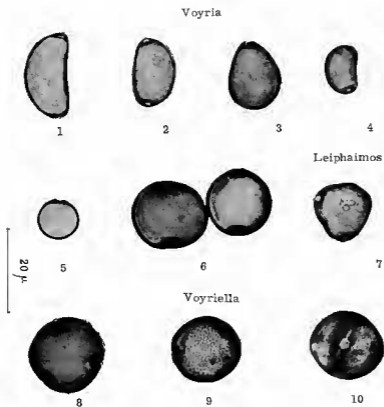
1. GUÉRIN (9) a montré que les graines de Gentianacées sont normalement unitégumentées.



5. GYNÉCÉE.

L'ovaire porte latéralement, chez de nombreuses espèces, deux petites glandes dont la nature ne semble pas exactement connue, et que nous nous proposons d'étudier prochainement. Leur présence ne peut être mise en corrélation avec aucun autre caractère.

L'ovaire, ou le fruit, peuvent être plus ou moins stipités, comme il arrive parfois dans la famille.



Pl. 2. — Grains de pollen des espèces choisies pour représenter les genres étudiés; toutes les photographies sont à la même échelle. *Voyria caerulea* Aubl. : 1, 2, coupe optique de grains de pollen biporés; 3, uniporé. — *Voyria aphylla* (Jacq.) Pers. : 4, coupe optique. — *Voyria primuloides* Bak. : 5, coupe optique. — *Voyria rosea* Aubl. : 6, coupe optique. — *Leiphaimos parasitica* Schlecht. & Cham. : 7, coupe optique d'un grain tripéré. — *Voyriella parviflora* (Miq.) Miq. : 8, coupe optique subéquatoriale; 9, surface d'un grain; 10, aperture.

## 6. POLLEN.

La classification de GILG repose sur la morphologie du pollen; il caractérise la tribu des *Voyriæ* par un pollen allongé-courbé, et celle des *Leiphaimæ* par un pollen ovoïde. Malheureusement, il n'indique pas sur quelles espèces ont porté ses observations.

Nous avons étudié le pollen de quelques espèces, parmi lesquelles les espèces-types des genres *Voyria*, *Leiphaimos*, et *Voyriella*. Nous avons bien retrouvé les formes extrêmes indiquées par GILG, mais il nous paraît impossible de maintenir ses distinctions; par exemple, *Voyria aphylla* (Jacq.) Pers., placé dans les *Leiphaimos* par GILG, a un pollen allongé qui se rapproche de celui de *V. cærulea* Aubl.

Tous ces pollens sont porés; le nombre moyen de pores peut servir à caractériser les espèces, mais il varie  $\pm$  à l'intérieur de chaque échantillon. Exine toujours mince, à surface à peine chagrinée ou presque lisse; intine très fine, presque invisible.

Description succincte des pollens des espèces étudiées plus spécialement; les prélèvements ont été faits sur les échantillons cités en tête de ce chapitre.

### — *Voyria cærulea* Aubl. (*Leprieur s. n.*).

Pollen ovoïde allongé, nettement bréviaxe, dissymétrique, 2-poré (3-poré dans 10 % des cas), ayant un pore à chaque extrémité; annulus saillant, d'un diamètre de 2,25  $\mu$  env.

Dimensions (extrêmes et moyennes de 20 mesures), en  $\mu$  :  
(16,5—) 20 (—22,5)  $\times$  (10,5—) 12,4 (—14,2)  $\mu$ .

### — *Voyria aphylla* (Jacq.) Pers. (*Glaziou 6641*).

Pollen ovoïde allongé, bréviaxe, dissymétrique, 2—poré (1—poré dans 10 % des cas env.), ayant un pore à chaque extrémité; annulus légèrement saillant, d'un diamètre de 2  $\mu$  env.

Dimensions :  
(12—) 13,9 (—15,7)  $\times$  (9—) 10,2 (—12)  $\mu$ .

### — *Voyria primuloides* Bak. (*N. Hallé 4038*).

Pollen sphérique, rarement un peu allongé, 1—poré; annulus saillant, d'un diamètre de 2  $\mu$  env.

Diamètre :  
(9,7—) 10,6 (—12)  $\mu$ .

### — *Voyria rosea* Aubl. (*Leprieur s.n.*).

Pollen globuleux, souvent légèrement aplati et alors faiblement longiaxe, 2—poré (très exceptionnellement 1— ou 3—poré); annulus très épais sur la face interne de l'exine, non saillant à l'extérieur, d'un diamètre de 4,5  $\mu$  env.

Dimensions :

(15—) 17,8 (—20,2) × (18—) 18,9 (—21)  $\mu$ .

— *Leiphaimos parasitica* Schlecht. & Cham. (*Curtiss 2251*).

Pollen globuleux variant de légèrement bréviaxe à légèrement longiaxe, souvent subtriangulaire en section équatoriale, 3—poré (exceptionnellement 2— ou 4—poré); pores petits, d'un diamètre dépassant à peine 1  $\mu$ ; annulus très peu marqué, non saillant.

Dimensions :

(13,5—) 15,9 (—18) × (12—) 14,2 (—17,2)  $\mu$ .

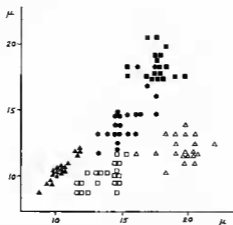


Fig. 3. — Dimensions des pollens des cinq espèces étudiées; en abscisses, grand axe équatorial; en ordonnées, axe polaire. Carrés noirs : *Voyria rosea*; carrés blancs : *V. aphylla*; triangles noirs : *V. primuloides*; points noirs : *Leiphaimos parasitica*.

On peut donc constater des distinctions quantitatives spécifiques de ces 5 pollens (fig. 1); cependant les nuages de points correspondant à d'autres espèces viendraient probablement recouper ceux-ci. Quoi qu'il en soit, aucune coupure importante n'apparaît; ces pollens sont très homogènes quant aux enveloppes, au type d'ouvertures, etc...

Seul, le pollen de *Voyriella*, non décrit ici, se distingue par son exine plus épaisse et plus fortement ornée, et par ses ouvertures : le pore est au centre d'un court sillon.

#### CONCLUSIONS

Les caractères utilisés pour subdiviser le complexe *Voyria* — *Leiphaimos* (*Voyriella* mis à part) ne font apparaître ni distinction majeure, ni corrélation entre plusieurs critères mineurs. Il est impossible de conserver la classification de GILG : ces plantes ne peuvent être séparées en tribus distinctes.

Parmi les espèces étudiées en détail, *Voyria caerulea*, *V. rosea*, *V. aphylla* (= *Leiphaimos aphyllus* (Jacq.) Gilg), *V. primuloides* (= *Leiphaimos primuloides* (Bak.) Gilg) sont congénériques de façon certaine. La conception générique de GILG doit également être abandonnée, et on doit revenir à une définition large du genre *Voyria*.

Nous hésitons cependant à reprendre l'opinion de GRISEBACH, pour qui *Leiphaimos* est synonyme de *Voyria*. Le *L. parasitica* nous paraît être un élément très marginal parmi les *Voyria*, en raison du port « burmannioïde » de son inflorescence et surtout de la structure particulière de son stigmate; ce dernier élément, jamais décrit jusqu'ici, nous semble digne d'intérêt. C'est pourquoi nous pensons pouvoir maintenir un genre *Leiphaimos* monospécifique, très proche du genre *Voyria*, auquel, à la rigueur, il pourrait être intégré.

Ce groupe d'espèces saprophytes constitue une tribu unique, les *Voyriæ*, comprenant 3 genres<sup>1</sup> :

### **Voyria** Aublet (1).

LAMARCK<sup>2</sup> : (16, 21, 22); GRISEBACH<sup>3</sup> : (7,8) (except. *V. mexicana* GRISEB.); (23); GILG (6).

= *Lila* SCHREBER (28).

— *Leianthostemon* (GRISEB.) MIQ. (18).

— *Pneumonanthis* (GRISEB.) MIQ. (18).

— *Disadena* MIQ. (18).

— *Leiphaimos* auct. : MIQUEL (18), GILG (6), JONKER (13, 14), p. p., non SCHLECHTENDAL & CHAMISSO (27).

Espèce-type : *Voyria caerulea* Aublet.

Fleurs terminales isolées ou inflorescences cymeuses ± denses. Sépales soudés sur une partie de leur longueur; corolle dépassant longuement le calice, persistant sur la capsule jusqu'à maturité complète. Stigmate entier, hémisphérique ou en entonnoir, jamais bilabié; il porte souvent 5 (ou 10) légers creux où se logent les anthères (ou les loges d'anthères). Pollen à exine mince, peu ornée; intine fine; pores peu nombreux.

Une quinzaine d'espèces.

Amérique tropicale méridionale et centrale, Antilles, Afrique tropicale.

### **Leiphaimos** Schlecht. & Cham. (27)

Espèce-type : *Leiphaimos parasitica* Schlecht. & Cham.

Inflorescences : cymes à entrenœuds développés, portant des fleurs

1. Pour chacun de ces genres, nous indiquons brièvement la bibliographie et la synonymie essentielles.

2. Sous la graphie « *Vohiria* ».

3. Sous la graphie « *Voyra* ».

dressées, subsessiles, isolées à chaque nœud. Sépales soudés sur une partie de leur longueur; corolle plus longue que le calice, très papilleuse-collante intérieurement restant collée sur la capsule au cours de la maturation. Stigmate étalé, émarginé, à deux lobes rabattus; entre les lobes stigmatiques, pendent, de chaque côté, deux corps d'aspect glanduleux, suspendus à la face inférieure du stigmate (voir pl. I). Ces 4 corps glanduleux et les deux lobes stigmatiques rabattus, papilleux et collants, sont insérés entre la corolle et les anthères auxquelles ils adhèrent. Pollen du même type que celui des *Voyria*.

Une seule espèce, d'Amérique centrale.

**Voyriella** (Miq.) Miquel (17)

PROGEL (23); GILG (6); JONKER (14).

Espèce-type : *Voyriella parviflora* (Miq.) Miq.

Inflorescence en cyme compacte globuleuse. Sépales libres; corolle ne dépassant pas le calice, très papilleuse-collante à l'intérieur, rapidement caduque après l'anthèse. Anthères à connectifs élargis et prolongés en pointes triangulaires, cohérentes avec les stigmates très papilleux auxquels elles collent. Deux branches stigmatiques. Pollen à enveloppes plus épaisses que dans les genres précédents, colpore.

Deux espèces; Amérique équatoriale.

#### LES VOYRIA D'AFRIQUE

En 1894, BAKER (2) créa deux noms spécifiques pour les deux seules récoltes africaines alors connues, et qu'il séparait selon la taille des fleurs et la longueur des lobes du calice (3). Les récoltes récentes, plus abondantes et moins localisées géographiquement, permettent de revoir la valeur de ces espèces. Nos plantes apparaissent d'une grande variabilité, non seulement d'une population à l'autre, mais encore à l'intérieur d'une même population, et nous conduisent à mettre en doute la distinction d'espèces.

Les dimensions de la corolle données par BAKER (3 : p. 569) correspondent à des formes extrêmes; nous avons constaté qu'elles sont reliées par toute une chaîne d'intermédiaires que l'on rencontre souvent à l'intérieur d'un même échantillon, à condition qu'il contienne un nombre suffisant d'individus. Ainsi, par exemple, dans la riche récolte *Louis 16161*, le diamètre de la corolle varie de 5 à 17 mm.

La longueur des dents du calice est également variable. BAKER (3 : p. 569-570) indique : lobes du calice beaucoup plus longs que le tube (*V. primuloides*) ou égaux au tube (*V. platypetala*). De nombreuses mesures, portant sur tous les échantillons étudiés, nous ont montré que les lobes représentent 45 à 68 % de la longueur du calice, et que ce rapport, très variable à l'intérieur d'un même échantillon, ne peut donner lieu à aucune séparation.

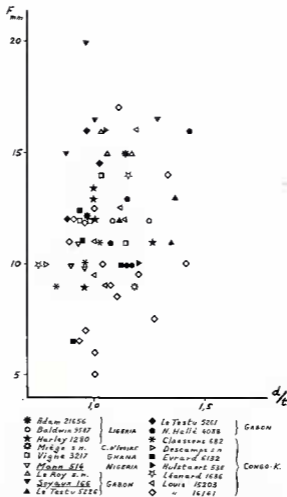


Fig. 4. — Révision des caractères utilisés par BAKER pour distinguer deux *Voyria* en Afrique : en abscisses,  $d/t$  : rapport longueur des dents du calice/longueur du tube ; en ordonnées F : diamètre de la corolle. Les échantillons-types des deux taxa sont soulignés.

La structure des fleurs est très homogène et, hormis des variations de taille, aucun autre caractère distinctif ne nous est apparu.

En conclusion, nous ne pouvons maintenir de distinction spécifique au sein des *Voyria* africains, et nous mettons en synonymie les deux espèces de BAKER.

Étant donnée la simultanéité de publication des deux espèces, aucune règle de priorité ne peut s'appliquer, et nous devons choisir arbitrairement le nom à conserver. L'usage n'a pas favorisé l'un plus que l'autre : les

deux noms ont été également utilisés, l'un (*platypetala*) pour les plantes d'Afrique occidentale, l'autre (*primuloides*) pour celles d'Afrique centrale. La Flora of W. Trop. Afr. (30) utilise le nom de *V. platypetala*, mais la seule illustration publiée à ce jour (6 : p. 103) porte le nom de *Leiphaimos primuloides*.

L'argument qui guide notre choix est la considération des types : celui de *V. primuloides* est un échantillon meilleur, plus abondant et mieux distribué dans les herbiers que celui de *V. platypetala*.

### **Voyria primuloides Baker**

- Kew Bull. 1894 : 26 (1894).  
= *Leiphaimos primuloides* (BAK.) GILG in ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. 4, 2 : 104 (1895).  
— *Voyria platypetala* BAKER, Kew Bull. 1894 : 26 (1894), **syn. nov.**  
— *Leiphaimos platypetala* (BAK.) GILG in ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. 4, 2 : 104 (1895).

Type : *Soyaux 166*, Gabon, in ditone Munda, Sibange Farm; in silvis, parce; 15 janvier 1881 (holo-, K!; iso-, P!).

#### AUTRES ÉCHANTILLONS, ET RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE :

LIBERIA : *J. G. Adam 2166*, Mont Nimba, forêt en pente, sous des *Amanoa bracteosa*, alt. 1100 m. P!; *J.T. Baldwin Jr. 9687*, Central Prov., Sanokwele District, Bobei Mountain, 29 septembre 1947, K!; *W.J. Harley 1280*, Bill Mountain, 6 décembre 1942, K!

COTE D'IVOIRE : *J. Miège s. n.*, frontière de Guinée, août 1964, BR!

GHANA : *C. Vigne 3217*, Ankasa Riv. For. Res. alt. 300', december 1933; Saprophyte 1-2' high, on forest floor; K!

NIGERIA : *G. Mann 614*, Nun River, 9. 1860, K!, holotype de *V. platypetala* Bak.

GABON : *N. Hallé 4038*, Bélinga, mines de fer, alt. 900-950 m, 23 juin 1966, Gentianacée saprophytique, terreau de feuilles mortes, au pied d'un rocher vertical et ± surplombant; P!; *Mgr. A. Le Roy s. n.*, plante trouvée dans les forêts du Haut-Komo, autour des troncs pourris, sur terre, fl. en janv.-févr., 1896; P!; *G. Le Testu 3226*, Mont Moukhysma près Kembélé, 22 février 1925, fleurs blanches, aucune feuille, P!; *3261*, entre Pounga et Pity, 27 février 1925, fleurs blanches, sans feuilles; P!; *H. Soyaux 166*, type.

CONGO-KINSHASA : *J. Claessens 682*, Village-Congo, 1910, BR!; *Descamps s. n.*, Lualaba, avril 1891, BR!; *C. Evrard 6132*, Bokuma, Mission catholique, 14 avril 1959, forêt marécageuse, holoparasite sur racines, fleurs blanches à long tube, BR!; *R. Germain 4603*, Yangambi, rivière Mbutu, 13 octobre 1948, sous-bois, forêt rivulaire, héli-parasite à fleurs blanc légèrement bleuté, BR!; *R. P. Hulstaert 536*, Bokuma, 25 novembre 1941, bloemstengel zonder bladeren; koort en laag; ?Parasiet??; bloem wit 5 lobben, gamopetale, keik rozig, BR!; *Jespersen s. n.*, rivière Ilié, affluent de la Lomo, affluent de la Lomela rivière; mai 1910; sans chlorophylle, doit être assez rare, toutefois il me semble l'avoir vu auparavant, BR!; *J. Léonard 1636*, Yambaw, rivière Lotole (env. Yangambi), 28 janvier 1948, forêt rivulaire ± marécageuse; herbe parasite sur racines de *Dichostemma glaucescens* Pierre, BR!; *J. Louis 15263*, 15 km au nord-est de Yambao (autre transcription pour Yambaw), alt. ± 470 m, 18 juin 1939, forêt primitive marécageuse de la Lombo; herbe parasite sur racines affleurant au niveau de la litière, au pied d'un *Enlandrophragma palustre*; ovaire supère orange, long tube rétréci au sommet, fleur pentamères blanches, les lobes étalés en étoile, BR!; *16161*, 2,5 km au NE du km 18 de la route Yangambi-Yakusu, et à ± 6 km au nord du

fleuve, alt.  $\pm$  470 m, 4 octobre 1939; sous-bois, forêt primitive marécageuse des sources de la Bakalanga (affluent de la Lokombe); petite plante parasite incolore, dépassant la litière de quelques cm seulement, fleur terminale blanc de neige, ovaire diaphane, orange; remarque : le feuillage radicaire est tellement dense et la plante tellement cassante, qu'il est pratiquement impossible de démêler sur quelle racine elle est fixée; au pied d'un arbre, j'ai pu cependant établir que cette plante était fixée sur racines de *Calcasia scandens*; ailleurs, elle parasitait certainement d'autres espèces; BR!

Bien que toujours rare, la plante occupe une aire assez étendue, correspondant à celle de la forêt dense humide.

#### COMPLÉMENTS DE DESCRIPTION :

Petite plante ténue, entièrement blanche, fragile, cassante, croissant dans la litière de feuilles en décomposition, sous forêt. Les racines et les tiges circulent entre les feuilles mortes, et, souvent, le sommet de la corolle seul émerge.

*Racines* rousses, horizontales, divergentes aux ramifications, cylindriques, charnues, épaisses de 0,5-1 mm, hérissées de poils bruns longs de 1 mm.

La *tige*, longue de quelques centimètres, non ramifiée, épaisse de 0,5-1,5 mm, est cylindrique. Elle porte des feuilles opposées, réduites, triangulaires-lancéolées, dressées le long de la tige, longues de 1,5-6 mm. Les entrenœuds tendent à s'allonger vers le sommet des tiges, et varient d'un individu à l'autre; dans une même population (*N. Hallé 4038*) ils mesurent 2-5 mm sur certaines tiges, 3-18 sur d'autres.

La *fleur*, unique, est remarquablement grande pour une plante si ténue. Calice tubulaire sur la moitié de sa longueur (en moyenne), légèrement teinté d'ocre-orangé; sépales carénés. La face interne du calice porte, à la base, 5 écailles émarginées, alternant avec les sépales.

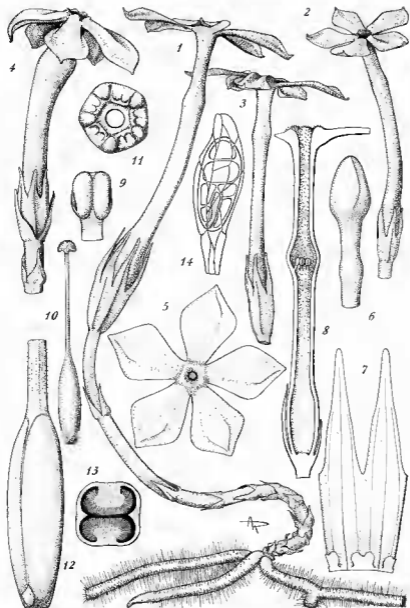
Corolle longuement tubuleuse à lobes étalés en roue, blanche, teintée d'orangé à la base et de jaune pâle à la gorge. Tube long de 15 - 30 mm, large de 2 mm env., élargi à la base, et aux 2/3 ou 3/4 de sa hauteur en une ampoule contenant les étamines et le stigmate. Tube extérieurement lisse, finement 10-nervé et 10-côtelé jusqu'à l'insertion des étamines, 10-sillonné au-dessus; intérieurement très papilleux, sauf dans le quart inférieur.

Lobes de la corolle imbriqués en un bouton obtus, puis largement étalés, blanc de lait, lancéolés-rhombiques, apiculés, charnus et papilleux à la face interne, vers la gorge. Gorge charnue, renflée en un anneau jaune 5-mammellonné, papilleux.

*Étamines* à filets très courts. Anthères pressées les unes contre les autres, légèrement cohérentes entre elles mais non soudées.

*Ovaire* uniloculaire, ovoïde, jaunâtre, portant 2 petites glandes planes au bas des sutures placentaires, long de 7 mm env. à l'anthèse; style long de 10 mm en général, anguleux, papilleux. Stigmate capité large de 1,8 mm; face supérieure hémisphérique très papilleuse; face inférieure légèrement retombante à la manière d'un parapluie, portant 5 bosses qui s'insèrent entre les étamines et la corolle, et entre lesquelles





Pl. 5. — *Voyria primuloides* Bak. : 1, plante entière  $\times 3$ ; 2, autre fleur du même échantillon  $\times 3$ ; 3 et 4, deux fleurs d'un autre échantillon  $\times 3$ ; 5, corolle vue de dessus  $\times 3$ ; 6, corolle en bouton  $\times 3$ ; 7, fragment du calice, face interne,  $\times 10$ ; 8, coupe longitudinale de fleur, pistil enlevé,  $\times 3$ ; 9, étamine après déhiscence  $\times 20$ ; 10, pistil  $\times 3$ ; 11, stigmate vu par dessous, montrant les fossettes staminales et les bosses interstaminales  $\times 10$ ; 12, ovaire  $\times 10$ ; 13, coupe transversale d'ovaire  $\times 10$ ; 14, graue (l'embryon et son suspenseur sont grisés)  $\times 200$ . (1, 2, 5 à 8, 10 à 13, N. Hallé 4658; 3, 4, 9, Adam 21656; 14, Le Testu 5228. — 1 part., 5, 6, 8, 10, 11, 13, d'après des dessins faits in vivo par N. HALLÉ.)

sont emprisonnées les anthères. Entre deux bosses, le stigmate porte 2 fossettes correspondant aux deux loges de l'anthère.

Il y a coaptation parfaite entre les loges d'anthère et le stigmate, l'ensemble formant une masse unique dont les éléments sont difficiles à dissocier, mais où aucune soudure proprement dite n'intervient.

La corolle reste sur le fruit au cours de la maturation; la déhiscence de la capsule semble ne pas avoir encore été observée.

Les *graines* sont extrêmement nombreuses dans chaque capsule. Leur structure est très semblable à celle que décrivent JOHOW (11) et OEHLER (19) : à l'intérieur d'un tégument unique prolongé, aux deux extrémités, en appendices courts, s'observe un groupe de quelques grosses cellules (albumen) entourant un embryon minuscule, qui n'est encore constitué que de quelques cellules. Cette graine ressemble tout à fait à celle de plantes taxinomiquement très éloignées, mais possédant la même biologie saprophytique : des Burmanniacées et des Orchidées; JOHOW (11 : p. 442), à propos de plantes américaines, avait déjà remarqué cette extraordinaire convergence.

On sait encore bien peu de choses sur l'écologie et la biologie de *V. primuloides*. Elle croit sous les forêts sombres, dans les feuilles mortes, près des troncs pourris, entre des racines enchevêtrées, là où la litière d'humus végétal est épaisse et riche, et où l'eau ne séjourne pas. Les forêts en pente, à une altitude de 800-1 000 m env. semblent les plus favorables, mais certains échantillons proviennent d'altitudes beaucoup plus faibles. Sa répartition géographique montre qu'elle est limitée aux régions très humides.

Ces grandes lignes de l'écologie des *Voyria* avaient déjà été esquissées par SPLITGERBER (29) puis, plus précisément, par SANDWICH (2), au sujet de plantes d'Amérique équatoriale, ainsi que par JOHOW (11 : p. 417) pour divers saprophytes des Antilles : notre plante africaine a donc les exigences normales des saprophytes des forêts tropicales. Cette remarque est appuyée par le fait qu'on trouve souvent plusieurs espèces de saprophytes, très rares par ailleurs, réunis sur une surface très limitée; les herbiers montrent souvent des fragments de *Gymnosiphon* ou de *Burmannia* mêlés aux échantillons de *Voyria*.

De la biologie de *V. primuloides*, on ne sait presque rien. Les conditions et la durée de son cycle végétatif sont inconnues, de même que la nature des mycorrhizes qui lui sont certainement nécessaires.

Sa biologie florale pose également des problèmes. On est frappé par la complexité de la fleur : à elle seule, c'est l'essentiel de la plante. Les épidermes papilleux, glanduleux, sont très développés, les sécrétions collantes sont abondantes, et on pourrait penser que des Insectes jouent un rôle dans la fécondation. Cependant, les étamines engagées sous le stigmate auquel elles adhèrent indiquent une autogamie; en effet, OEHLER (19 : pp. 694-700) a mis en évidence un tel phénomène chez les *Voyria* et *Voyriella* américains : les grains de pollen germent à l'intérieur des anthères, et gagnent directement les papilles stigmatiques. L'abon-

dance des sécrétions sucrées dans la fleur favorise probablement cette germination sur place; la différenciation glandulaire très poussée à l'intérieur de la fleur favoriserait un type d'autogamie extrêmement évolué.

BIBLIOGRAPHIE

1. AUBLET, F. — Histoire des Plantes de la Guiane Française 1 : 208, t. 83 (1775).
2. BAKER, J. G. — Diagnoses africanæ 1, *Gentianaceæ*, Kew Bull. 1894 : 26 (1894).
3. — *Gentianææ*, in THISELTON-DYER, Fl. Trop. Afr. 4, 1 : 569-570 (1903).
4. BURMANN, J. — Plantarum americanarum fasciculi X continentis plantas quas olim Carolus Plumierius... : 178, t. 183, fig. 2 (1758).
5. ERDTMANN, G. — Pollen morphology and plant taxonomy : 185 (1952).
6. GILG, E. — *Gentianaceæ*, in ENGLER & PRANTL, Naturl. Pflanzenf. 4, 2 : 102-105 (1895).
7. GRISEBACH, A. — Genera et Species Gentianeærum : 206-209 (1839).
8. — *Gentianaceæ*, in A. DE CANDOLLE, Prodr. 9 : 83-86 (1845).
9. GUÉRIN, P. — Recherches sur le développement et la structure anatomique du tégument séminal des Gentianacées, Journ. de Bot. 18 : 52 (1904).
10. JACQUIN, N. J. — Enumeratio systematica plantarum quas in insulis Caribæis vicinaque Americæ continentæ... : 17 (1760).
11. JOHOW, F. — Die Chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens, biologisch-morphologisch dargestellt, Jarb. Wissensch. Bot. 16 : 415-449 (1885).
12. — Die Chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen, 1. c. 20 : 475-525 (1889).
13. JONKER, F. P. — Ueber einige *Gentianaceæ* aus Surinam, Meded. Bot. Mus. Herb. Ultr. n° 30, in Rec. Trav. Bot. Néerl. 33 : 252-253 (1936).
14. — *Gentianaceæ*, in PULLE, Fl. Surin. 4, 1 : 414-427 (1936).
15. LAMARCK, J. B. — Encyclopédie méthodique, Botanique 2 : 642 (1786).
16. — Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature, Botanique 1 : t. 109 (1792).
17. MIQUEL, G. — *Vogriæ* Species quasdam Surinamenses recenset, Tijdschr. Wis. en Nat. Wetensch. 2 : 122-125 (1849).
18. — Stirpes Surinamenses selectæ : 146-151 (1850).
19. OEHLER, E. — Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen an einigen saprophytischen Gentianaceen, Pflanzl. Arch. Wissensch. Bot. 3 : 641-733 (1927).
20. PERROT, E. — Anatomie comparée des Gentianacées, Thèse, Paris : 258-260 (1899).
21. POIRET, J. L. — in LAMARCK, Encycl. méthod., Bot. 8 : 770-772 (1808).
22. — 1. c., Suppl. 5, 1 : 494 (1817).
23. PROGE, A. — *Gentianaceæ*, in MARTIUS, Fl. Brasil. 6, 1 : 219-226 (1865).
24. PULLE, A. — Rec. Trav. Bot. Néerl. 6 : 285 (1909).
25. SANDWICH, N. Y. — Contributions to the Flora of Tropical America V, Kew Bull. 1931 : 54-58 (1931).
26. — Contributions to the Flora of Tropical America LXX, 1. c. 17 : 261-262 (1963).
27. SCHLECHTENDAL, D. & CHAMISSO, A. — Plantarum mexicanarum a cel. viris Schiede et Deppe collectarum recensio brevis, Linnæa 6 : 387 (1831).
28. SCHREBER, J. C. D. — Linnæi Genera Plantarum, ed. 8 : 795 (1791).
29. SPLITGERBER, F. L. — Observations de *Vogria*, Tijdschr. Nat. Gesch. en Physiol. 7 : 129-139 (1849).
30. TAYLOR, P. — *Gentianaceæ*, in HUTCHINSON & DALZIEL, Flora of W. Trop. Afr. ed. 2, 2 : 302 (1963).