

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 73 (1963)

**Artikel:** Contribution à la taxinomie des Ourateae Engl. (Ochnacées)  
**Autor:** Farron, Claude  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-51558>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 16.04.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Contribution à la taxinomie des *Ourateae* Engl. (*Ochnacées*)<sup>1</sup>

Par *Claude Farron*

Institut de botanique, Neuchâtel

Travail dédié au professeur R. Geigy  
à l'occasion de son sixantième anniversaire<sup>2</sup>

Manuscrit reçu le 31 janvier 1963

## Introduction et remerciements

La tribu des *Ourateae* Engl., compte environ 300 espèces, dont 120–140 en Afrique. Toutes celles qui constituent le genre *Ouratea* Aubl. *sensu lato*, admis par Gilg, et, à sa suite, par la grande majorité des botanistes, font actuellement l'objet d'une révision complète.

Bien que ce travail ne soit pas encore achevé, il nous a paru intéressant d'attirer l'attention dès maintenant sur de bons caractères différentiels, pratiquement négligés jusqu'à présent. Certains d'entre eux étaient pourtant connus par 27 travaux de van Tieghem, parus de 1901 à 1907. D'autres caractères sont mentionnés ici pour la première fois. Ils sont d'ordre morphologique, anatomique et blastogénique. La contribution de la palynologie ne peut encore être exposée ici, mais, complétant sur ce point les données d'Erdtman (1952) nous avons entrevu d'importantes différences qui paraissent confirmer certaines des séparations génériques que nous proposons plus bas. Enfin, nous publions en appendice nos principaux résultats cytologiques, nous réservant d'y revenir plus en détail ultérieurement.

Lors d'un séjour prolongé au Centre suisse de Recherches scientifiques (Adiopodoumé, Côte-d'Ivoire), de 1957 à 1958, nous avons pu récolter et observer une partie des espèces dont il sera question plus bas, et bénéficier de l'expérience africaine de plusieurs botanistes. Nos remerciements vont tout spécialement à M. le professeur G. Mangenot, alors directeur de l'IDERT. L'identification de nos récoltes avec celles des grands herbiers s'est trouvée grandement facilitée par l'accueil reçu à Paris (Muséum d'Histoire naturelle), Londres (Kew Gardens et British Museum),

---

<sup>1</sup> Travail subventionné par le Fonds national de la Recherche scientifique.

<sup>2</sup> Le manuscrit original du présent travail a été relié avec d'autres en un cahier qui fut offert au professeur Geigy le 20 décembre 1962.

Bruxelles (Jardin botanique de l'Etat) et Genève (Conservatoire botanique). Que MM. les directeurs de ces Institutions, qui ont bien voulu nous confier en prêt de nombreux échantillons d'herbier, veuillent trouver ici l'expression de toute notre gratitude.

Sans les encouragements et les conseils innombrables prodigués par notre Maître, M. le professeur Favarger, et sans la critique attentive à laquelle il a soumis tous nos résultats, nous n'aurions pu songer à entreprendre ni à poursuivre ce travail. Nous nous excusons de ne pouvoir remercier ici toutes les personnes qui se sont intéressées à nos travaux et qui nous ont rendu service d'une manière ou d'une autre.

### Observations personnelles

#### *L'embryon dans la graine mûre*

Il est surprenant de rencontrer une telle variabilité dans la structure de l'embryon des Ochnacées, alors que l'aspect général du fruit, au moins chez *Ouratea* et *Ochna*, est assez constant. Van Tieghem (1902*b*) a longuement décrit dix types différents de structure numérotés de I à X. Quelques mois plus tard, van Tieghem (1902*c*) ajoute encore aux précédents quatre types nouveaux d'embryons, sans les intégrer dans sa classification en chiffres romains, qu'il abandonne d'ailleurs dans sa monographie (van Tieghem, 1902*e*). Il n'a malheureusement publié aucun dessin de ses fort pertinentes observations. Si nous nous permettons ici de mettre l'accent sur des faits connus pour la plupart, c'est dans l'espoir qu'une fois illustrés, ils seront mieux utilisés pour distinguer les nombreuses espèces d'*Ouratea*. Perrier de la Bâthie (1941) s'est déjà engagé dans cette voie pour les Ochnées<sup>3</sup> de Madagascar, où l'on trouve, selon l'auteur, quatre types d'embryons.

Van Tieghem reconnaît ces types d'embryons sans présumer de leurs relations phylogéniques. Il se borne à dire que le type I (voir fig. 1), correspond au type le plus fréquent dans une graine exalbuminée issue d'un ovule anatrope dressé. Il mentionne (1902*c*) les variantes de ce type I, qu'il n'avait pas reconnues précédemment. Elles lui permirent de distinguer 22 «genres» d'Ouratées<sup>3</sup> dans la flore du Nouveau-Monde.

---

<sup>3</sup> Les tribus des Ochnées et des Ouratées, établies par van Tieghem, n'ont pas été reconnues par Gilg. Elles ont été reprises par Perrier de la Bâthie (op. cit.). La première comprend le genre *Ochna* L. *sensu stricto* (non représenté à Madagascar) et quatre genres voisins, *Ochnella* v. T., *Discladium* v. T., *Diporidium* v. T. et *Pleuroridgea* v. T. dont aucun n'est propre à la Grande-Ile. La seconde comprend le genre *Campylospermum* v. T., avec lequel Perrier de la Bâthie met en synonymie *Cercinia* v. T., *Campylocercum* v. T. et *Cercanthemum* v. T. Notons que cette dernière tribu couvre toutes les régions tropicales du globe et correspond à ce qu'on a coutume d'appeler *Ouratea*.

Si nous avons bien compris la pensée de van Tieghem, il englobe dans ce type tous les cas où les cotylédons se recourbent indépendamment l'un de l'autre, chacun formant un crochet ou un bourrelet vers l'extérieur de l'embryon [par exemple *Ouratea vaccinioides* (St. Hil. et Tul.) Engl., fig. 6 et 7]. Sans doute n'avait-il pas observé encore les nombreuses espèces d'*Ouratea* américains, où ces variantes se développent, lorsqu'il rédigea son travail préliminaire.

Les types III et IV sont peut-être de simples variations du type I.

Le type V, embryon recourbé vers l'intérieur, marque une autre courbure possible des cotylédons lorsqu'ils sont accombants. (Courbure simultanée des cotylédons dans le plan du raphé.)

Le type II est de nature assez différente, puisque les cotylédons sont incombants au raphé.

Si le type VI, embryon recourbé incombant, est bien défini, nous pensons en revanche que le type VII de van Tieghem n'est qu'un stade juvénile du type VI. Nous avons observé les deux structures côte à côte chez au moins trois espèces: *Ouratea elongata* (Oliv.) Engl., *Ouratea subcordata* (Stapf) Engl., *Ouratea glaberrima* (P.B.) Engl. Même si le fruit paraît mûr, il se peut fort bien que l'embryon ne le soit qu'imparfaitement.

Nous avons trouvé beaucoup d'intermédiaires entre les types VI et VIII. Ce dernier type représente les cas extrêmes d'hétérocotylie interne, avec incombance.

Aucun intermédiaire ne relie, dans l'état actuel de nos connaissances, les types VI et IX, ce dernier représentant un cas extrême d'hétérocotylie externe, avec incombance.

Le type X ne se rencontre que chez les *Ochna*.

Pour ne pas introduire de confusion, et étant donné que la numérotation de van Tieghem a été reproduite par Gilg (1925), nous proposons le maintien de cette classification, en y faisant les deux modifications suivantes: remplacement du type I, à supprimer pour éviter toute ambiguïté, par *Ia* lorsqu'il s'agit d'un embryon ayant des cotylédons droits, non recourbés, et de *Ib* lorsque chaque cotylédon forme un crochet à son extrémité. Le type VII, au sens de van Tieghem, est à supprimer, à notre avis, et à remplacer par un type *VIIa*, où l'hétérocotylie interne est prononcée, mais pas autant que dans le type VIII.

Une prise de position définitive ne pourra intervenir qu'après l'examen d'un nombre beaucoup plus grand d'embryons.

Le type Ia n'a été reconnu par van Tieghem que chez des *Ouratea* américains. Nous l'avons retrouvé chez deux espèces africaines, *Ouratea morsonii* Hutch. et Dalz. et *Ouratea mildbraedii* Gilg<sup>4</sup> (fig. 8).

Les types II, III et IV de van Tieghem sont représentés chez des *Ochna*, ou des *Ouratea* américains, mais chez aucun *Ouratea* africain.

Le type V (campylosperme accombant) (fig. 9 et 10) se rencontre chez un certain nombre d'espèces d'Afrique centrale ou orientale, à Madagascar et en Asie.

Les types suivants (VI à IX) sont tous à cotylédons incombants au raphé. Ils diffèrent entre eux par la taille relative des cotylédons, qui peut varier dans d'énormes proportions. La forme générale de l'embryon et des cotylédons permet d'estimer entre ces derniers un rapport de taille, suffisant dans la pratique. Il nous a cependant paru intéressant de peser séparément ces organes dans environ 25 échantillons, afin d'assurer à la discussion de nos résultats une base plus solide.

Ces pesées, effectuées sur des embryons de graines mûres, ont permis d'établir le rapport

$$\frac{\text{Poids du cotylédon externe}}{\text{Poids du cotylédon interne}} \quad \text{ou} \quad \frac{e}{i}$$

L'isocotylie parfaite, illustrée par le type VI de van Tieghem (fig. 11), avec un rapport  $e/i$  de 1, est rarement réalisée. On peut cependant assimiler à l'isocotylie des cas où le rapport  $e/i$  est légèrement inférieur à 0,5 ou dépasse un peu la valeur de 2.

Il est utile ici de rappeler les termes de van Tieghem (1902*b*, 1902*e*) pour désigner ces structures. Il nommait *cotyle* le plus grand des deux cotylédons, *cotylette* le plus petit; l'*hétérocotylie interne* (types VII*a* et VIII) désigne une structure à cotylette interne, et il parlait d'*hétérocotylie externe* (type IX) lorsqu'il se trouvait en présence d'une cotylette externe.

Les pesées montrent que les types VI à VIII sont reliés par une série continue d'intermédiaires. Nous avons trouvé des rapports  $e/i$  s'échelonnant entre 0,4 et 45. *Grosso modo*, ils se groupent autour des valeurs de 1 (0,4–2,3): type VI; de 5 (2,5–8): type VII*a*; de 25 (12–45): type VIII (fig. 11–14). Dans ce dernier cas extrême, il n'est pas rare de voir la cotylette disparaître entièrement sous la cotyle.

Notons encore que la radicule est parfaitement développée dans tous ces types, et qu'elle se voit très bien si l'on déchire la mince testa de la graine.

---

<sup>4</sup> Nous conservons pour l'instant à ces taxa les noms sous lesquels ils sont connus actuellement. (Voir p. 211.)

Nous ne connaissons pas de transition entre l'isocotylie et l'hétérocotylie externe (type IX de van Tieghem, fig. 1, 15 et 16). C'est la structure qui diffère le plus profondément de celle d'un embryon normalement dicotylé. La cotylète externe est réduite à une mince languette, ne dépassant guère 3 mm de longueur, et logée dans un étroit sillon de la cotyle. Le poids de ces très petits organes ne dépasse guère 0,1 ou 0,2 mg, ce qui rend les pesées assez délicates. Les rapports e/i sont évidemment très faibles (0,0017 dans un cas). La gemmule de ces embryons est à peine développée, et la radicule paraît manquer complètement.

A la suite de van Tieghem, nous avons observé cette structure dans de très nombreuses espèces, morphologiquement apparentées. Dans ce groupe de taxa, il semble bien que le type IX soit constant, malgré qu'il donne l'impression d'un embryon monocotylé. Il passerait pour un cas tératologique s'il était moins fréquent.

On ne peut pas manquer d'être frappé par deux faits généraux, mis en lumière par les précédentes recherches :

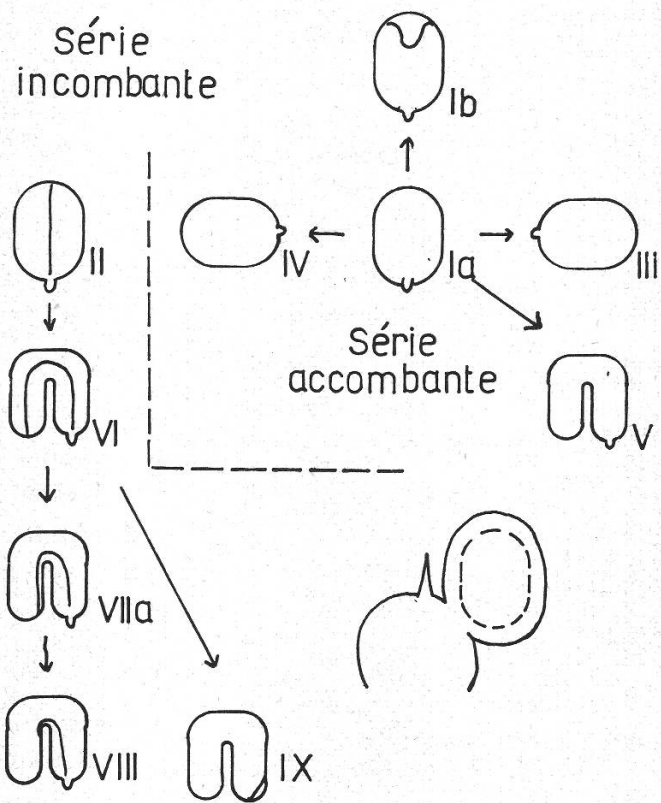
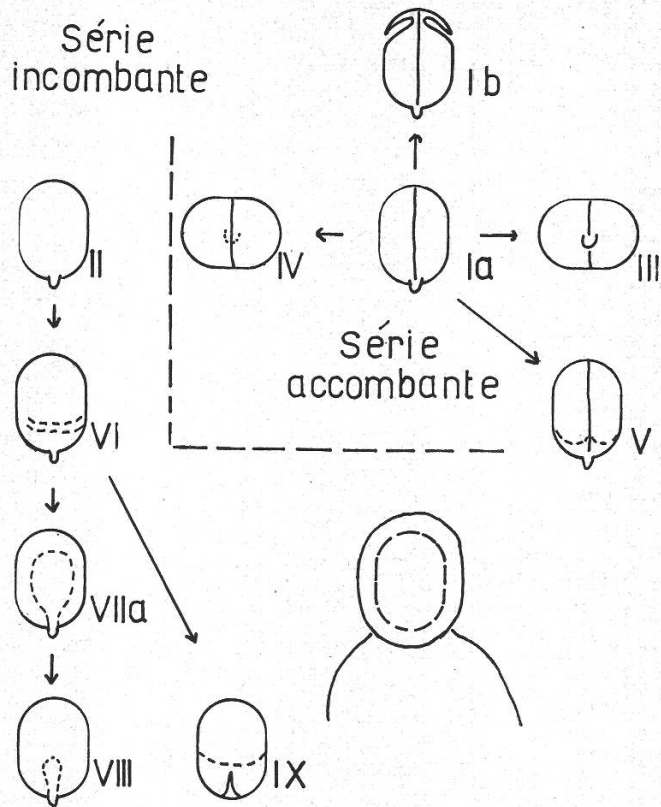
a) *La présence de deux séries d'embryons, les uns à cotylédons accombants au raphé, les autres à cotylédons incombants au raphé.* Van Tieghem (1902b, c, d, e), dans les diverses clés de genres qu'il propose, tient compte de ce caractère. Il subordonne cependant, dans la hiérarchie qu'il établit, la position des cotylédons à leur taille relative, qui détermine l'isocotylie ou l'hétérocotylie. Nous pensons au contraire, que malgré certains cas limites et exceptions, l'accombance et l'incombance sont des différences plus importantes: elles sont qualitatives, alors que le rapport de taille des cotylédons est un caractère quantitatif. L'estimation de l'isocotylie dans un embryon incombant est parfois délicate. D'une espèce à l'autre, le passage à l'hétérocotylie peut être très graduel dans certains cas. Sa relative fixité spécifique en fait d'ailleurs un bon caractère systématique. Nous proposons donc de séparer tout d'abord les espèces à cotylédons accombants de celles où les cotylédons sont incombants.

b) *L'évidence avec laquelle certaines structures dérivent l'une de l'autre, reliées qu'elles sont par une série continue d'intermédiaires.* Ne serait-il pas

#### Figure 1

Schéma théorique groupant les différents types d'embryon d'*Ouratea* (sensu lato)

Le tableau d'en haut montre les embryons, tous orientés pareillement dans un plan tangentiel à la fleur ou à son diagramme. Le tableau d'en bas reproduit les mêmes structures tournées de 90°, donc dans un plan radial de la fleur. Les pointillés sur les dessins d'embryon indiquent les limites non visibles en surface des cotylédons. Les flèches indiquent les filiations les plus probables. Nous avons placé sur une même ligne horizontale les structures que l'on peut considérer comme correspondantes. A droite de chaque tableau figure la position d'un méricarpe mûr sur le tore correspondant à celle des embryons



possible, dès lors, d'établir la filiation des types d'embryons à partir de deux types primitifs orthospermés, l'un accombant (type Ia), l'autre incombant (type II) ? Nous l'avons tenté, faisant toutefois les plus grandes réserves quant à l'extrapolation du schéma que nous proposons. Nous précisons bien qu'il n'est valable que pour le genre *Ouratea sensu lato*<sup>5</sup>.

Les critères tirés de la morphologie de l'embryon ne prennent de valeur taxinomique que s'ils sont corroborés par d'autres, complètement indépendants des premiers.

En essayant de confronter ceux-ci avec des caractères tirés d'autres organes, dont nous parlerons plus bas, nous avons constaté ce qui suit :

#### a) Série accombante

L'orthospermie (type Ia) qui n'avait jamais été observée chez des *Ouratea* africains, existe chez les *Ouratea morsonii* et *Ouratea mildbraedii*. Ce caractère distinctif, associé à d'autres, (videte infra) nous a incité à fonder pour ces espèces le genre nouveau *Idertia*.

Le type V (accombant campylosperme) semble être une spécialité malgache et asiatique, à quelques exceptions africaines près. Les espèces qui le présentent formaient le genre *Campylospermum* v.T., que Perrier de la Bâthie (loc. cit.) a restauré récemment pour la flore malgache, en y incorporant trois autres genres de van Tieghem qui tombent ainsi en synonymie. Nous devons convenir que les caractères du genre *Campylospermum* ne sautent pas aux yeux. Nous n'avons pas encore sur ce point un avis définitif.

#### b) Série incombante

L'isocotylie plus ou moins parfaite (type VI) a été observée par nous chez les espèces affines suivantes: *Ouratea subcordata* (Stapf) Engl., *Ouratea elongata* (Oliv.) Engl., que l'on trouve d'ailleurs déjà voisines dans les flores. *Ouratea schoenleiniana* Hutch. et Dalz. fait également partie de ce groupe d'espèces, bien que ses inflorescences terminales l'en éloignent dans certaines clés de détermination (Gilg, 1903). L'embryon y est du même type que dans *Ouratea subcordata* et *Ouratea elongata*. Il en est de même dans *Ouratea squamosa* (DC.) Engl. et *Ouratea glaberrima* (P.B.) Engl., que le caractère de l'embryon permet de ranger dans le voisinage d'*Ouratea schoenleiniana*. Ces trois dernières espèces semblent former (avec peut-être d'autres encore) une série écophylétique au sens d'Aubréville (1949).

---

<sup>5</sup> Comme nous l'avons dit plus haut (p. 197) Perrier de la Bâthie (loc. cit.) a donné des schémas d'embryons pour la tribu des Ochnées avec 4 cas très différents, ce qui laisse supposer que dans le genre *Ochna sensu lato* il existe aussi une série accombante (cotyles latérales) et une série incombante (cotyles antéro-postérieures).

Quant à l'hétérocotylie interne (types VIIa et VIII), ce n'est certes pas un hasard si nous l'avons rencontrée dans un groupe d'espèces dont van Tieghem avait fait son genre *Rhabdophyllum*. [*Rhabdophyllum calophyllum* (Hook. f.) v. T., *Rhabdophyllum arnoldianum* (de Wild. et Dur.) v. T., par exemple.]

Les espèces à embryon hétérocotylé externe (type IX) se laissent également grouper de façon naturelle. Subjectivement, nous les aurions réunies d'après leur aspect général, et nous cherchons encore d'autres caractères objectifs avant de nous prononcer sur la valeur taxinomique du groupe ainsi délimité, qui comprend *Ouratea flava* (Schum. et Thonn.) Hutch. et Dalz. ex Stapf, *Ouratea sulcata* (v. T.) Keay, *Ouratea densiflora* de Wild. et Th. Dur. par exemple.

En conclusion de ce chapitre, nous pouvons dire – conscients du fait que «character non facit genus» – que van Tieghem, par ses observations sur les embryons, a découvert le fil conducteur dans la systématique très «serrée» des *Ouratea*. Il en fit malheureusement un emploi abusif qui rendit son système générique complètement inutilisable pour qui n'avait pas sous les yeux les éléments mêmes qui permirent à l'auteur français de le constituer. Nous pensons que bientôt, entre un genre *Ouratea* monolithique, farouchement défendu par Gilg, mais que les faits remarquables rapportés plus haut devraient fissurer, et la poussière de genres fabriqués par l'auteur français sur des différences souvent minimes, un juste milieu fondé sur un large faisceau de caractères se dessinera naturellement et pourra être proposé aux botanistes.

### Caractères anatomiques

#### *La structure des stomates*

Nous ne pouvons songer ici à passer en revue les nombreux caractères anatomiques, découverts par Solereder (1899) et van Tieghem (1902e), mais nous nous contenterons de discuter un cas litigieux de la bibliographie, concernant le type des stomates.

Solereder (1899) écrit: «Charakteristisch ist der Spaltöffnungstypus; rechts und links von den Schliesszellen reiht sich eine dem Spalte parallele Nebenzelle an.» Parmi les espèces examinées par l'auteur allemand, il se trouve un *Ouratea* et un *Ochna*, qui auraient donc des stomates paracytiques.

Van Tieghem, peu après (1902e), signale que «dans la lame, l'épiderme... n'a le plus souvent de stomates que sur la face inférieure», (ce qui est parfaitement exact) et qu'«ils y sont dépourvus de cellules annexes, au sens vrai de ce mot». On aurait donc dans les Ochnacées, réduites prati-

quement par l'anatomiste français aux deux genres *Ouratea sensu lato* et *Ochna sensu lato*, des stomates anomocytiques, contrairement à l'observation précédente.

Que disent, récemment, Metcalfe et Chalk (1950), p. 333 ? «Stomata in the leaf are usually but not invariably confined on the lower surface, and are sometimes rubiaceous.» Ces auteurs sous-entendent donc qu'il existe une autre structure; ce serait le type anomocytique (ranunculaceous), d'après un tableau placé en fin de volume, où les auteurs se gardent bien d'ailleurs de mieux préciser les rapports de fréquence dans l'apparition des deux structures.

Il valait donc la peine d'examiner les stomates chez des représentants aussi variés que possible du genre *Ouratea sensu lato*. Nous avons observé surtout des lambeaux d'épidermes, mais également des coupes transversales de feuilles.

La structure paracytique (fig. 2 et 3) apparaît bien clairement dans toute une série d'espèces, d'ailleurs parentes. Dans toutes les autres, il a fallu les coupes transversales pour distinguer les véritables cellules stomatiques, qui, sur le plan superficiel, ne montrent pas un contour net. Cela peut expliquer l'erreur commise par van Tieghem (1902e), qui a dû prendre les cellules compagnes pour les véritables cellules stomatiques. Nous sommes donc en présence de deux structures paracytiques: la *structure paracytique normale* et une variante que nous appellerons ici *structure pseudoanomocytique*. Nous n'avons pas dépisté jusqu'à présent la véritable structure anomocytique, malgré l'examen de plus de 30 espèces.

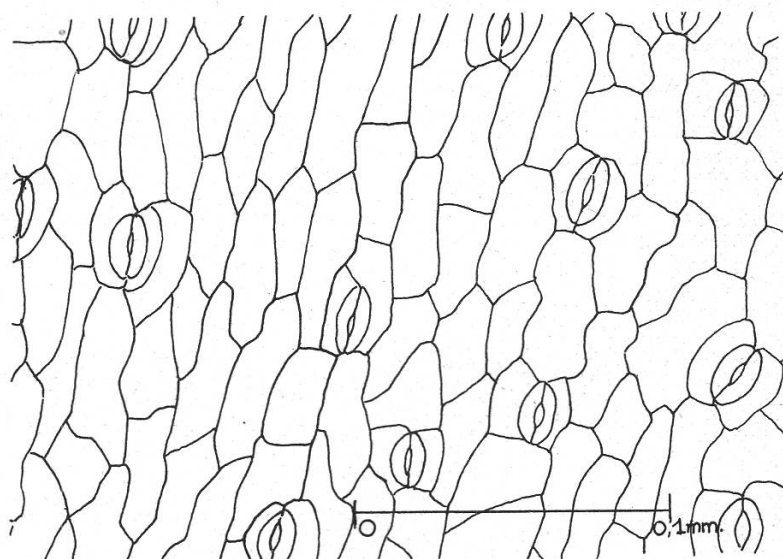


Figure 2

Vue générale de face d'un épiderme inférieur d'*Ouratea refracta* de Wild. [= *Rhabdophyllum refractum* (de Wild.) v. T.]. Congo de Léopoldville, Van Oye (BR). On voit les stomates de type paracytique normal, les ostioles parallèles entre elles, les contours cellulaires peu sinueux

Comparons maintenant ces deux structures plus en détail. De face, le stomate paracytique se présente ainsi: les cellules stomatiques apparaissent nettement sur le plan superficiel, les membranes ont un contour bien défini. Le stomate est flanqué, parallèlement à l'ostiole, de deux cellules compagnes, dont la longueur souvent inégale rend l'ensemble asymétrique. Une seule grande cellule compagne peut exceptionnellement entourer le stomate. Un examen plus général de l'épiderme inférieur montre en outre que les ostioles sont à peu près parallèles entre elles. Le contour des cellules épidermiques, en surface comme en profondeur, est peu sinueux (fig. 2).

De profil, la paroi cuticulaire de chaque cellule est fortement bombée. Le grand axe des cellules stomatiques, sur la coupe transversale, est perpendiculaire à la surface du limbe foliaire. La paroi dorsale est légèrement convexe. Un bourrelet, probablement dû à une forte gélification de la membrane dorsale, occupe pratiquement toute la partie profonde de la cellule stomatique.

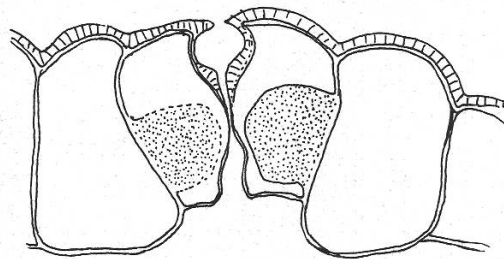


Figure 3

Vue détaillée d'un stomate d'*Ouratea affinis* (Hook. f.) Engl. [= *Rhabdophyllum affine* (Hook. f.) v. T.] Prov.: Côte-d'Ivoire, cultivé au Jardin botanique de Neuchâtel. Sur une coupe transversale, on remarque la cuticule bombée, l'épaississement gélifié de la membrane dorsale des cellules stomatiques et les cellules compagnes

Le stomate pseudoanomocytique se présente ainsi de face: les cellules stomatiques n'apparaissent pas avec une grande netteté sur le plan superficiel. Les membranes ont un contour flou, qui ne facilite pas l'observation. Les cellules compagnes ont leur plus grande longueur parallèle à l'ostiole, mais l'ensemble, parfois légèrement asymétrique, a souvent sa plus grande dimension dans un axe perpendiculaire à celui de l'ostiole. Celles-ci sont orientées dans tous les sens sur l'épiderme inférieur des feuilles. Le contour des cellules épidermiques et celui des cellules compagnes sur leurs parois extérieures au stomate est très sinueux, sur le plan superficiel de la cuticule tout au moins.

De profil, la face tangentielle de chaque cellule épidermique est droite. La surface de l'épiderme inférieur est donc plane. Dans les cellules stoma-

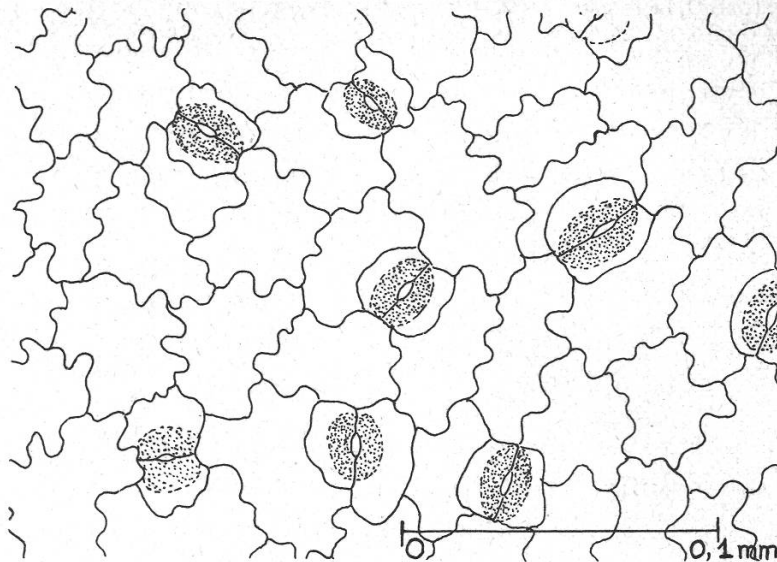


Figure 4

Vue générale de face d'un épiderme inférieur d'*Ouratea duparquetiana* (Baillon) Gilg. Côte-d'Ivoire, Favarger en 1949 (NEU). On voit les stomates de type pseudoanomocytique, les ostioles orientées en tous sens, les contours sinueux des cellules épidermiques. (Les cellules stomatiques ont été figurées par un pointillé)

tiques, les membranes sont gélifiées sur les faces ventrale et dorsale. La paroi dorsale est plane, mais orientée obliquement par rapport à la surface du limbe. Notons enfin que le grand axe de la cellule stomatique, sur la coupe transversale, se trouve dans un plan oblique par rapport au plan superficiel.

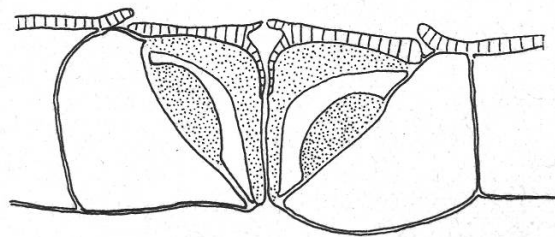


Figure 5

Vue détaillée d'un stomate d'*Ouratea glaberrima* (P.B.) Engl.  
Côte-d'Ivoire, Favarger en 1949, mat. alcool (NEU).

La coupe transversale montre la cuticule et sa charnière au niveau des cellules stomatiques, sa surface plane ainsi que celle des cellules épidermiques, l'épaississement gélifié dorso-ventral des cellules stomatiques et la forme des cellules compagnes.

Dernier fait digne de remarque : nous n'avons trouvé jusqu'à présent de stomates sur la face supérieure des feuilles que dans quelques espèces présentant la structure paracytique normale. Dans plus de 20 espèces à struc-

ture pseudoanomocytique, nous n'avons rencontré que des faces supérieures totalement dépourvues de stomates.

La structure paracytique normale caractérise les espèces réunies par van Tieghem dans le genre *Rhabdophyllum*, où l'on ne trouve pas la structure pseudoanomocytique. Cela nous paraît constituer une intéressante contribution de l'anatomie à la résolution d'un problème taxinomique.

### Caractères blastogéniques

Nous ne pouvons hélas présenter ici qu'un très maigre appoint à cette discipline si intéressante. Même au Centre suisse de Recherches scientifiques en Côte-d'Ivoire, où nous avons procédé sur beaucoup d'espèces à de nombreux essais de germination, en vue d'obtenir des pointes de racines pour nos études cytologiques, les résultats ont été décevants.

Van Tieghem (1903a) reconnaît une germination hypogée chez le *Diporidium purpureum* (DC.) Wendland (= *Ochna atropurpurea* DC.), cultivé dans les serres du Muséum à Paris. Martineau (1933) a observé la germination des *Lophira alata* Banks ex Gaertner et *Lophira lanceolata* v. T. ex Keay. Cet auteur a tiré de la longueur de l'hypocotyle un caractère distinctif intéressant, entre ces deux espèces si voisines, observations que nous pouvons confirmer.

Le petit nombre de nos résultats est cependant digne d'intérêt. En effet, Léonard (1957, 1962) a montré récemment toute l'importance taxinomique que présentait l'étude de la germination d'espèces africaines.

Nous avons observé qu'*Ouratea morsoni* Hutch. et Dalz. avait une germination hypogée (fig. 19 et 20). L'hypocotyle est très court. Les cotylédons, dépourvus de chlorophylle, restent attachés longtemps à la plantule. C'est un des arguments qui nous ont permis d'étayer le nouveau genre *Idertia*. Il est à prévoir que ce type de germination se retrouvera dans les espèces affines où les données blastogéniques manquent encore.

*Ouratea subcordata* (Stapf) Engl., en revanche, a une germination épigée (fig. 17 et 18), à cotylédons verts, chlorophylliens, portés par un hypocotyle de 2-3 cm de long.

*Ouratea affinis* (Hook. f.) Engl., dont nous avons obtenu en 1961 des graines fraîches du Ghana, grâce à l'extrême obligeance de M. J. B. Hall (Mfantsipim College, Cape Coast), que nous remercions ici sincèrement, a germé en serre à Neuchâtel. Nous avons pu observer les deux cotylédons verts, de taille légèrement inégale. La germination est aussi épigée.

Nous n'avons jamais réussi à faire germer une seule graine à embryon fortement hétérocotylé. Ces graines exigent peut-être des conditions spéciales. Même parmi les espèces à embryon isocotylé, la proportion de réussite est faible.

Nous ne saurions cependant trop remercier de très nombreuses personnes, (membres de l'AETFAT pour la plupart) que nous nous excusons de ne pouvoir toutes nommer ici, pour leurs envois de graines. Pour l'instant, nous n'avons pas eu plus de chance dans les serres européennes qu'en Afrique, mais de nouveaux envois de fruits frais d'*Ouratea* seront toujours les bienvenus.

#### *Conclusions taxinomiques des observations précédentes*

Comme nous l'avons fait pressentir à propos de chacun des caractères distinctifs envisagés, des séparations génériques doivent être proposées. Ces faits, regroupés ici, permettront d'aboutir à une classification plus naturelle de la tribu des *Ourateae*, au moins sur deux points où nos conclusions sont très nettes.

#### Restauration du genre *Rhabdophyllum* v. T.

La révision de toutes les espèces de la section *Calophyllae* Engl. s'est révélée très féconde. Engler (1893) écrit que cette section est caractérisée par le fait suivant : «Die zahlreichen Seitennerven von gleicher Stärke verlaufen einander parallel; hierher gehören die beiden afrikanischen Arten *Ouratea calophylla* (Hook. f.) Engl. und *Ouratea affinis* (Hook. f.) Engl.

Cette distinction, fondée sur un seul caractère, est d'un emploi très pratique, et sert encore aujourd'hui à distinguer ce groupe des *Reticulatae* Engl. De Wildeman (1928) pouvait écrire que cette distinction était basée «sur des caractères visibles et nets», et qu'il n'avait pas, «jusqu'à ce jour, observé de forme, à ce point de vue, difficile à classer».

Cependant, van Tieghem (1902*e*) a montré que ce seul caractère de la nervation des feuilles, si remarquable fût-il, ne devait pas masquer l'importance des autres caractères. Pour lui, la section *Calophyllae* se superpose au genre *Rhabdophyllum* v. T., à l'exclusion d'*Ouratea lecomtei* (1902*a*), que cet auteur a fait entrer, par la suite (1902*e, f*) dans le genre *Bisetaria* v. T.

Des très nombreux genres créés par l'anatomiste français, *Rhabdophyllum* est l'un des seuls qui mérite d'être rétabli, parce qu'il constitue un groupe homogène et naturel, caractérisé par :

1. *L'embryon incombant isocotylé ou hétérocotylé interne.* D'assez nombreuses dissections de méricarpes (une quarantaine, sur presque toutes les espèces) ne laissent aucun doute sur la fréquence de la disposition incom-

bante, bien que l'on trouve exceptionnellement chez ce groupe des embryons isocotylés accombants. Nous n'avons d'autre part jamais rencontré d'hétérocotylie interne ailleurs que dans ce genre. D'après van Tieghem (1902*b*) et Perrier de la Bâthie (1941), elle existerait chez certains *Ochna*.

Nous pensons que van Tieghem n'a pas examiné d'embryons dans des taxa tels que *Ouratea affinis* [= *Rhabdophyllum affine* (Hook.f.) v.T.], où l'on trouve l'isocotylie incombante, puisque cet auteur caractérise (1902*b, e*) le genre *Rhabdophyllum* par une hétérocotylie interne très prononcée, qui est celle d'*Ouratea calophylla* [= *Rhabdophyllum calophyllum* (Hook.f.) v.T.], mais qui ne représente pas le cas général. En effet, en examinant les diverses espèces de *Rhabdophyllum*, nous avons observé plusieurs termes de passage entre l'isocotylie et l'hétérocotylie.

2. *Les inflorescences axillaires.* Elles présentent une grande diversité d'aspect, parfois dans la même espèce. Ce fait a empêché jusqu'à présent d'avoir une vision claire des taxa naturels de ce genre. On peut y rencontrer des fleurs isolées, des racèmes, des corymbes, de richesse assez variable. Leur position, qui nous importe ici, est constamment latérale, axillaire d'une feuille ou d'une bractée. Certaines inflorescences peuvent paraître terminales, mais d'après nos observations, elles naissent à l'aisselle d'une bractée et l'axe se continue par un bourgeon végétatif.

3. *La nervation finement parallèle des feuilles.* Cette disposition est très caractéristique; elle serait exclusive du genre *Rhabdophyllum*, si elle ne se présentait pas chez *Ouratea lecomtei* v.T., dont la nervation secondaire des feuilles est absolument semblable à celle de certains *Rhabdophyllum*.

4. *Les stomates paracytiques normaux.* Ils paraissent jusqu'à présent n'exister que dans ce genre, parmi la tribu des *Ourateae*. Après l'examen de plus de 30 espèces aussi diverses que possible dans l'ensemble de la tribu, auquel s'ajoute celui d'environ 15 préparations dans la douzaine d'espèces qui constituent le genre *Rhabdophyllum*, nous pouvons affirmer que la structure paracytique normale n'a jamais été observée que dans ce genre d'*Ourateae*, où elle semble constante.

Ces arguments nous paraissent suffisants pour proposer ici la restauration de *Rhabdophyllum* v.T., dont voici la synonymie.

*Rhabdophyllum* v.T. Ann. Sci. nat. sér. VIII Bot. XVI, p. 194 et 320 (1902).

= *Gomphia* Schreb. p.p. Gen. I, 291 (1789).

= *Ouratea* Aubl. Hist. pl. Gui. franç. I, 397 (1775).

sect. *Calophyllae* Engl. p.p. Bot. Jahrb. XVII, p. 79 (1893).

Les taxa du genre *Rhabdophyllum* v.T. seront délimités exactement dans un travail ultérieur.

*La position systématique de l'Ouratea lecomtei* v.T.

Cette espèce fut soigneusement décrite par son auteur (1902*a, e, f*), qui en a parfaitement reconnu l'originalité. Il observa la position accombante de l'embryon sur de très jeunes fruits; nous l'avons vérifiée sur des fruits mûrs (fig. 9 et 10). Il fonda le genre *Bisetaria* v.T. (1902*e*) sur le caractère saillant des deux stipules sétacées libres qui flanquent la base de chaque feuille, caractère dont il tire argument en faveur de l'idée d'un voisinage taxinomique avec des «genres» américains, où cette disposition des stipules est la règle. Il se rétracta par la suite (1903*b*), avec raison nous semble-t-il, lorsqu'il découvrit des stipules latérales et libres chez d'autres espèces africaines, par ailleurs assez différentes d'*Ouratea lecomtei*. Le problème des affinités d'*Ouratea lecomtei* reste ouvert, mais nous pensons que cette espèce endémique du Mayombé (Embouchure du Congo), ne mérite pas la création d'un genre autonome. Elle ne se rapproche des *Rhabdophyllum* que par la nervation des feuilles, ce qui nous paraît être le résultat d'une convergence. Rappelons, que sur la base de ce caractère, Gilg (1903, 1925), avait inclus cette espèce dans la section *Calophyllae*.

Cette espèce entrerait assez bien dans le genre *Campylospermum* v.T. au sens de Perrier de la Bâthie (1941) (voir p. 197), en tout cas, elle nous paraît plus proche de *Campylospermum* que de *Rhabdophyllum*, et ceci pour les raisons suivantes :

1. L'embryon, isocotylé accombant, semble de règle chez les *Campylospermum*.

2. Les inflorescences spiciformes qui, par leur position subterminale, rappellent celles des espèces asiatiques et malgaches, chez lesquelles il n'est pas toujours aisé de distinguer le rameau végétatif de l'inflorescence proprement dite.

3. La forme des pétales (onguiculée à sommet fortement élargi) est celle de la plupart des *Ourateae* africaines, mais diffère assez sensiblement de celle des *Rhabdophyllum*, où l'on rencontre des pétales de forme rhomboïdale.

4. Les stomates sont de structure pseudoanomocytique; or, ceux-ci ne se rencontrent pas chez les *Rhabdophyllum*.

Au cas où dans la suite de nos études, nous serions amené à partager les vues de Perrier de la Bâthie, à savoir la restauration du genre *Campylospermum* v.T., il faudrait à notre sens y incorporer le genre *Bisetaria* v.T., peut-être avec le statut d'une section.

### Le genre nouveau *Idertia*<sup>6</sup>

Nous avons dépisté trois espèces africaines dont les caractères nous paraissent assez particuliers pour qu'elles méritent d'être groupées dans un genre nouveau. Nous le décrivons ci-dessous en indiquant les combinaisons nouvelles que cette modification nécessite.

Comme nous l'avons dit plus haut (p. 199), l'embryon de la graine mûre est tout à fait droit, et accombant au raphé. Les deux cotylédons sont de taille égale, la radicule bien développée (fig. 8). Ce fait, retrouvé chez deux espèces, *Ouratea morsonii* Hutch. et Dalz. et *Ouratea mildbraedii* Gilg, n'avait jamais été signalé en Afrique.

Aurait-il fallu rattacher ces espèces aux *Ouratea* américains, où ce caractère est très fréquent ? Nous ne le pensons pas. Elles en diffèrent par les caractères suivants: le calice fructifère porte des sépales fortement accrus, persistants, qui entourent un tore fructifère trapu (alors que les espèces du Nouveau-Monde ont toujours des sépales caducs sous un tore de forme différente (fig. 6). Les inflorescences axillaires, en très courts racèmes pauciflores, isolent ce groupe de la plupart des autres *Ourateae*. Notons cependant que cette disposition est très fréquente chez le genre *Ochna*, totalement absent d'Amérique. Les feuilles portent des sétules persistantes, qui prolongent le plus souvent les nervures secondaires. C'est un autre trait original de ce genre (fig. 20). Enfin, nous avons déjà parlé de la germination hypogée de l'*Ouratea morsonii*.

Signalons qu'une troisième espèce, *Ouratea axillaris* (Oliv.) Engl., se rattache au nouveau genre par les caractères de ses feuilles et de ses inflorescences. Le fruit demeure inconnu: on peut présumer qu'il renferme des embryons «orthospermés», du type Ia. En outre, le pollen de cette espèce correspond à celui d'*Ouratea morsonii*. Il diffère notablement de celui des autres *Ourateae* africaines d'une part, de celui des *Ouratea* américains d'autre part.

Une dernière remarque concerne la chorologie de ces espèces. Le genre possède une aire très disjointe: *Ouratea morsonii*, la mieux connue des trois, semble assez fréquente de la Sierre Leone à la Côte-d'Ivoire. *Ouratea axillaris* n'est connu jusqu'à présent qu'en de rares points du Cameroun et du Gabon. *Ouratea mildbraedii* enfin, n'a été récolté au Congo de Léopoldville que deux fois et une fois en Uganda.

Conjointement aux caractères d'embryon droit et accombant, de racèmes pauciflores rappelant ceux des *Ochna*, l'aire disjointe plaide pour l'ancienneté de ce genre, dont voici la description:

---

<sup>6</sup> Genre dédié à la Station de l'IDERT, abréviation désignant l'institut d'Enseignement et de Recherches Tropicales, à Adiopodoumé, Côte-d'Ivoire.

*Idertia* gen. nov. differt ab *Ourateis gerontogeis foliis setas persistentes ferentibus; floribus in axilla foliorum bractearumve sitis in racemis parvis vel solitariis; embryone accumbente rapheo, cotyledonibus rectis; germinatione seminis hypogea.*

*Habitat in Africa tropicali occidentali centralique.*

*Typus Idertia axillaris* (Oliv.) comb. nov.

*Idertia axillaris* (Oliv.) comb. nov.

= *Gomphia axillaris* Oliv. p.p. Fl. Trop. Afr. 1, 322 (1868).

= *Ouratea axillaris* (Oliv.) Engl. p.p. Bot. Jahrb. 17, 79 (1893).

= *Exomicrum axillare* (Oliv.) v.T. p.p. Ann. sci. nat. 8<sup>e</sup> Sér., Bot., Tome XVI, p. 341 (1902).

*Idertia morsonii* (Hutch. et Dalz.) comb. nov.

= *Gomphia axillaris* Oliv. p.p. Fl. Trop. Afr. 1, 322 (1868).

= *Ouratea axillaris* (Oliv.) Engl. p.p. Bot. Jahrb. 17, 79 (1893).

= *Exomicrum axillare* (Oliv.) v.T. p.p. Ann. sci. nat. 8<sup>e</sup> Sér., Bot., Tome XVI, p. 341 (1902).

= *Ouratea morsonii* Hutch. et Dalz. Kew Bull., p. 217 (1928).

*Idertia mildbraedii* (Gilg) comb. nov.

= *Ouratea mildbraedii* Gilg in Wiss. Ergebn. Deutsch. Zentralafr. Exp. 1907-1908, p. 559.

### *Nombres chromosomiques*

Nous avons déjà constaté il y a plusieurs années (Farron, 1957) l'unité caryologique des *Ouratea sensu lato*. Elle est encore confirmée par les nombres chromosomiques de sept autres espèces, qui ont  $n = 12$  sans exception. Les comptages proviennent presque tous de métaphases hétérotypiques, dépistées dans des boutons floraux, fixés par nous en Côte-d'Ivoire, en 1957-1958.

Il s'agit des espèces suivantes :

*Rhabdophyllum calophyllum* (Hook.f.) v.T.

Forêt d'Yapo.

Mét. I  $n = 12$

*Idertia morsonii* (Hutch. et Dalz.) comb. nov.

Arboretum du Banco.

Mét. I  $n = 12$

*Ouratea flava* (Schum. et Thonn.) Hutch. et Dalz.

Adiopodoumé.

Mit. poll  $n = 12$

<i>Ouratea aff. turnerae</i> (Hook. f.) Hutch. et Dalz. Arboretum du Banco.	Mét. I	n = 12
<i>Ouratea sulcata</i> (v. T.) Keay Forêt d'Yapo.	Mét. I	n = 12
<i>Ouratea aff. congesta</i> (Oliv.) Engl. ex Gilg Arboretum du Banco, n° 668.	Mét. II	n = 12
<i>Ouratea squamosa</i> (DC.) Engl. Forêt d'Yo, près Touba.	Mét. I	n = 12
<i>Ouratea glaberrima</i> (P. B.) Engl. ex Gilg Rocher de Brafouédi.	Mét. I	n = 12

(Confirmation du nombre trouvé en 1957 pour cette espèce.)

Les échantillons de référence sont déposés dans l'herbier de l'Institut de botanique à Neuchâtel.

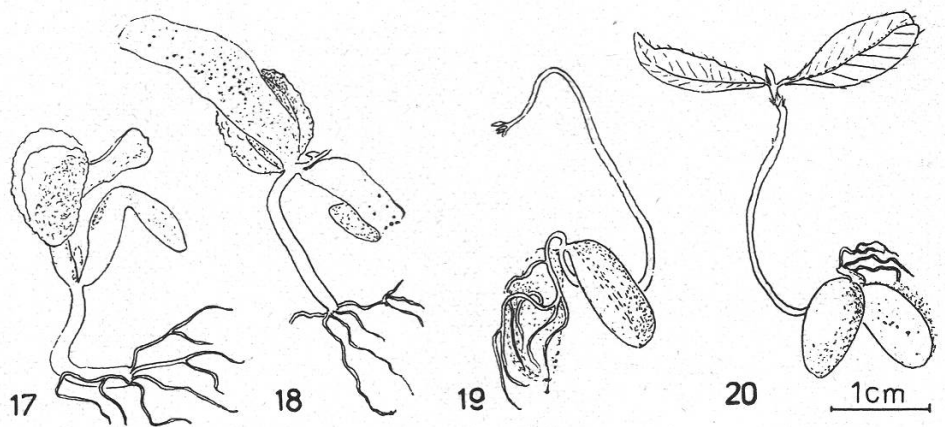
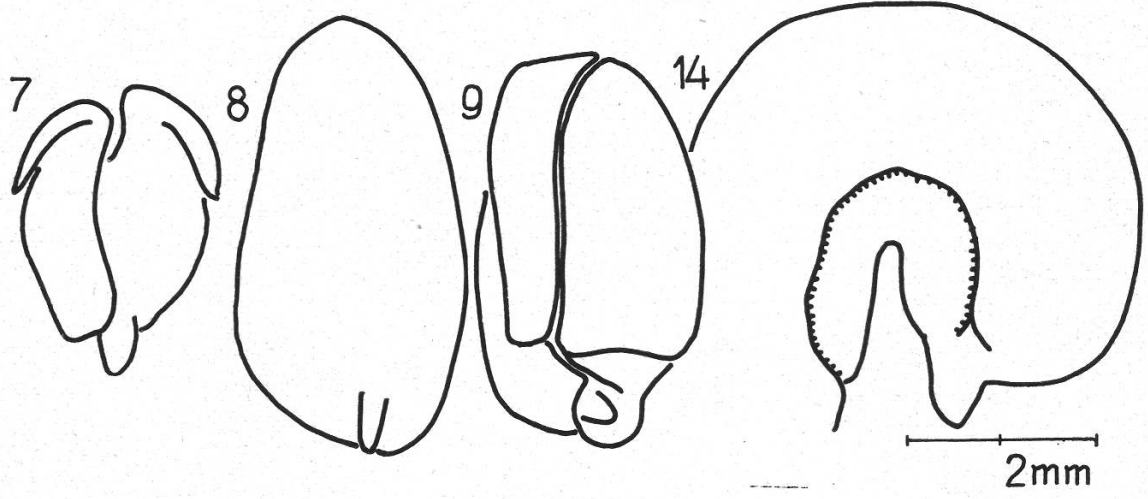
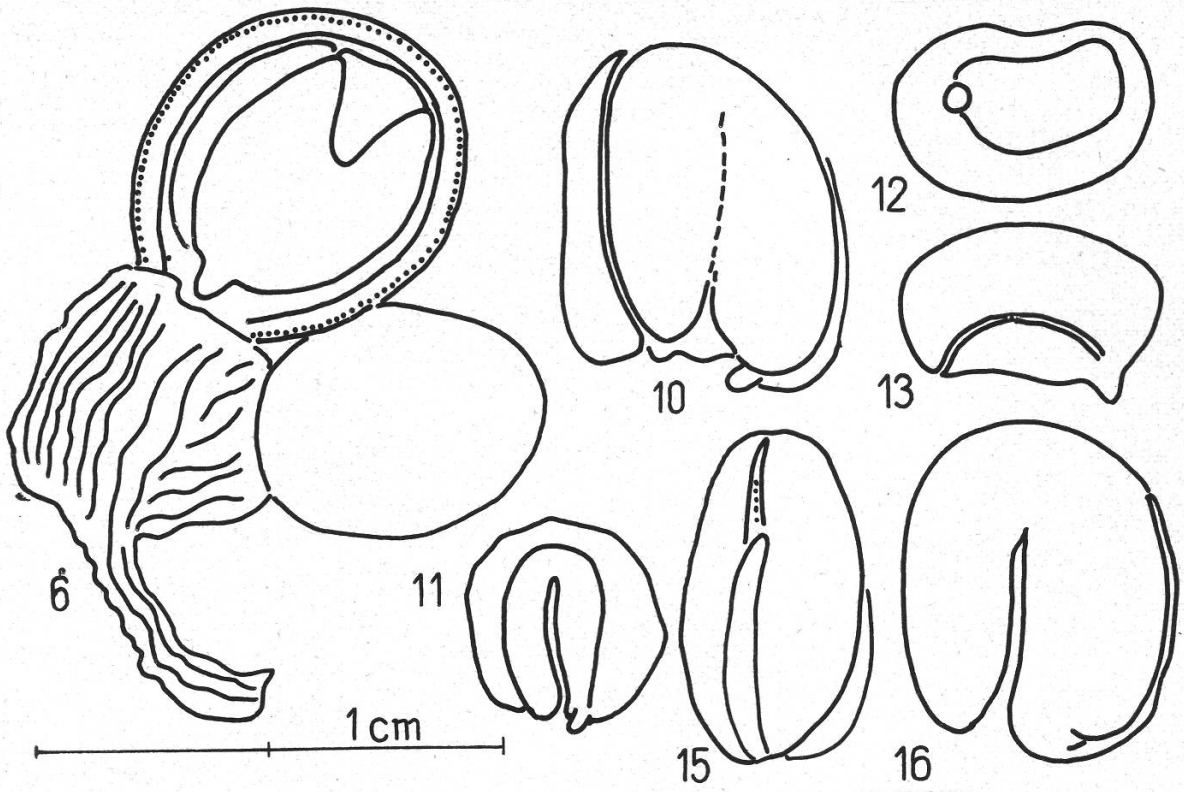


Figure 6

Fruit d'*Ouratea vaccinioides* (St. Hil. et Tul.) Engl. Brésil, Ule 3605 (HBG)  
Exemple d'embryon du type Ib.

Figure 7

Embryon isolé du précédent.

Figure 8

Cotylédon droit d'embryon orthospermé de *Idertia morsonii* (Hutch. et Dalz.) comb. nov.  
(= *Ou. morsonii* Hutch. et Dalz.). Côte-d'Ivoire, réc. Favarger (Ech. alcool, NEU). Exemple  
d'embryon du type Ia.

Figure 9

Embryon d'*Ouratea lecomtei* v. T. Mayumbe (Hombert 11) (BR)  
Exemple d'embryon du type V. Vue de face.

Figure 10

Même embryon vu de profil.

Figure 11

Embryon d'*Ouratea glaberrima* (P. B.) Engl. ex Gilg  
Côte-d'Ivoire, réc. Farron (Ech. alcool, NEU). Exemple d'embryon du type VI.

Figure 12

Embryon de *Rhabdophyllum arnoldianum* (de Wild. et Dur.) v. T. Congo de Léopoldville,  
Claessens 361 (BR). Exemple d'embryon du type VIIa. Vue de face.

Figure 13

Vue de profil de l'embryon précédent.

Figure 14

Coupe sagittale à travers un embryon de *Rhabdophyllum calophyllum* (Oliv.) v. T. Congo de  
Léopoldville, Michelson 126 (BR). Exemple d'embryon du type VIII. L'agrandissement est  
le double de celui des autres figures.

Figure 15

Embryon d'*Ouratea sulcata* (v. T.) Keay. Côte-d'Ivoire, Farron (NEU). Exemple d'embryon  
du type IX. Vue tangentielle, montrant la cotylette saillante hors de son sillon.

Figure 16

Le même embryon vu de profil.

Figures 17 et 18

Germination épigée d'*Ouratea subcordata* (Stapf) Engl.  
Côte-d'Ivoire, récoltées et mises à germer par l'auteur.

Figures 19 et 20

Germination hypogée de *Idertia morsonii* (Hutch. et Dalz.) comb. nov.  
Côte-d'Ivoire, récoltées et mises à germer par l'auteur.

### Résumé

L'étude morphologique, anatomique, blastogénique et cytologique d'une partie des *Ourateae* africaines nous a permis d'observer:

1. des graines contenant un type d'embryon orthospermé;
2. deux types de stomates paracytiques, que nous nommons type paracytique normal et type pseudoanomocytique;
3. deux types de germination: hypogée et épigée;
4. sept nouveaux nombres chromosomiques.

La combinaison de ces caractères avec ceux qui sont habituellement utilisés dans les flores, nous a conduit à restaurer le genre *Rhabdophyllum* v.T. et à ériger un nouveau genre *Idertia*.

### Zusammenfassung

Die morphologischen, anatomischen, blastogenischen und zytologischen Studien eines Teiles der afrikanischen *Ourateae* erlauben uns folgende Beobachtungen:

1. Samen mit «orthospermen» Embryo;
2. zwei Typen von parazytischen Spaltöffnungen, die wir normalen parazytischen Typ und pseudoanomozytischen Typ nennen;
3. zwei Keimungstypen: hypogäisch und epigäisch;
4. sieben neue Chromosomenzahlen.

Die Vereinigung dieser Merkmale mit den üblichen der Floren führt uns zur Wiederherstellung der Gattung *Rhabdophyllum* v.T. und zum Aufbau der neuen Gattung *Idertia*.

### Summary

The morphological, anatomical, blastogenical and cytological study of a part of the African species *Ourateae* allowed us to observe:

1. seeds with one type of «orthospermae» embryo;
2. two types of paracytic stomata, called paracytic normal type and pseudoanomocytic type;
3. two types of germination: hypogeous and epigeous;
4. seven new chromosome numbers.

The combination of these characters, with those regularly used in the flora, lead us to the restoration of the genus *Rhabdophyllum* v.T. and to the description of a new genus *Idertia*.

## Bibliographie

- Aubréville A. 1949. Contribution à la Paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale, Paris.
- Engler A. 1893. *Ochnaceae africanae*. Engl. bot. Jahrb. XVII, 75–82.
- Erdtman G. 1952. Pollen Morphology and Plant taxonomy. Upsala.
- Farron C. 1957. Première contribution à la cytologie des *Ouratea* d'Afrique occidentale française. Bull. Soc. bot. suisse T. 67, 26–32.
- Gilg E. 1895. *Ochnaceae*, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam., 3. Teil, Abt. 6, 131–153.
- 1903. *Ochnaceae africanae*. Engl. bot. Jahrb. XXXIII, 231–275.
- 1904. Beiträge zur Kenntnis der Ochnaceae. Festschr. Ascherson, 97–117.
- 1925. *Ochnaceae*, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam., 2. Aufl., Bd. 21, 53–87.
- Hutchinson J., Dalziel J. M. 1927. Flora of West tropical Africa, Vol. 1, part. I, 189–195.
- 1954. 2nd Ed. Vol. 1, part. I, 221–232.
- Léonard J. 1957. Genera des *Cynometreae* et des *Amherstieae* africaines. Bruxelles.
- 1962. Comptes rendus. IV<sup>e</sup> Réunion AETFAT, Lisbonne. 251–263.
- Martineau M. 1933. Note sur les *Lophira* de forêt et de savane. Rev. bot. appl. XIII, 467–469.
- Metcalfe C. R., Chalk L. 1950. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford.
- Perrier de la Bâthie H. 1941. Révision des Ochnacées de la région malgache. Notulae systematic. X, 3–38.
- Solereder H. 1899. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart.
- van Tieghem P. 1902a. Sur deux Ochnacées nouvelles, intéressantes par leur habitat géographique. Bull. du Muséum, VIII, 47–52.
- 1902b. L'embryon des Ochnacées et son emploi dans la définition des genres. Ibid., 208–218.
- 1902c. Quelques genres nouveaux d'Ochnacées. Ibid., 371–381.
- 1902d. Encore quelques genres nouveaux d'Ochnacées. Ibid., 543–549.
- 1902e. Sur les Ochnacées. Ann. sc. nat. Sér. 8, Bot., t. XVI, 161–416.
- 1902f. Sétouraté, Bisétaire et Campylosperme, trois genres nouveaux d'Ochnacées. J. de bot., Paris. T. XVI, 33–47.
- 1902g. Constitution nouvelle de la famille des Ochnacées. Ibid., 181–212.
- 1903a. Sur la germination des Ochnacées. Bull. Mus. Hist. nat., Paris. Vol. IX, 286–287.
- 1903b. Nouvelles observations sur les Ochnacées. Ann. sc. nat. Sér. 8, Bot., t. XVIII, 1–60.
- 1907. Supplément aux Ochnacées. Ann. sc. nat. Sér. 9, t. V, 158–192.
- de Wildeman E. 1928. Ochnacées. *Plantae bequaertianae* IV, 426–535.