

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

**botanique
biologie et écologie
végétales
phytochimie**

4^e SERIE T. 2 1980 N° 3

Septembre 1980

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeurs : Prs E.-R. BRYGOO et M. VACHON.

Comité de rédaction : MM. et Mmes M.-L. BAUCHOT, E.-R. BRYGOO, J. DORST, P. DUPÉRIER, C. DUPUIS, J. FABRIÈS, J.-C. FISCHER, N. HALLÉ, J.-L. HAMEL, S. JOVET, R. LAFFITTE, Y. LAISSUS, C. LÉVI, D. MOLHO, C. MONNIOT, M. VACHON.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La 1^{re} série (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La 2^{re} série (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La 3^{re} série (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (n^{os} 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, n^{os} 1 à 356 ; Sciences de la Terre, n^{os} 1 à 70 ; Botanique, n^{os} 1 à 35 ; Écologie générale, n^{os} 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, n^{os} 1 à 19.

La 4^{re} série débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales — B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie — C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

- pour les échanges, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.
- pour les abonnements et achats au numéro, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
- pour tout ce qui concerne la rédaction, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1980

ABONNEMENT GÉNÉRAL : 640 F.

SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 490 F.

SECTION B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie : 100 F.

SECTION C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 130 F.

SOMMAIRE

G. PARADIS. — Un cas particulier de zones dénudées dans les mangroves d'Afrique de l'Ouest : celles dues à l'extraction de sel.....	227
M. NIGAUD. — Relations entre la structure exinique, la morphologie tectale du pollen, les conditions climatiques et écologiques chez certaines espèces du genre <i>Peucedanum</i> L. (Umbelliferae).....	263
J.-P. REDURON. — La morphologie florale des espèces françaises de <i>Peucedanum</i> (Umbelliferae) en liaison avec leur écologie et leur palynologie.....	279

Un cas particulier de zones dénudées dans les mangroves d'Afrique de l'Ouest : celles dues à l'extraction de sel

par Guilhan PARADIS *

Résumé. — En climat à longue saison sèche, les mangroves présentent des zones nues dues aux remontées de sel par capillarité. Mais au Bénin, en climat subéquatorial sec, les zones nues sont de création anthropique pour l'extraction de terre salée, en vue de la fabrication de sel. En beaucoup de pays d'Afrique occidentale cette extraction se pratique aujourd'hui et a été importante au cours des siècles depuis le Moyen Age. Il est probable que c'est elle qui, en climat relativement humide (Sierra Leone, Ghana, Guinée), a provoqué la formation des zones nues. En climat plus sec (Casamance, Gambie), cette extraction a pu favoriser l'agrandissement des zones nues.

Abstract. — *A special case of denuded areas in the mangrove swamps of West Africa : those due to salt extraction.* — In climate with a long dry season, the mangrove swamps exhibit bare flats due to raising of salt by capillarity. But in Bénin, in a dry subequatorial climate, the bare zones are of human creation, because of the extraction of salty soil to make salt. In many countries of West Africa this extraction is done today and has been great since the Middle Ages. Probably it is this extraction in a relatively humid climate (Sierra Leone, Ghana, Guinea) that had caused the formation of denuded areas. In a drier climate (Casamance, Gambia), this extraction might have contributed to the extension of denuded zones.

INTRODUCTION

Dans de nombreuses régions du globe subissant une forte saison sèche, les mangroves présentent des aires dénudées (appelées aussi zones nues, tannes, tanns, tans¹, zones sur-salées, areas denuded, bare flats, etc.). C'est le cas de plusieurs pays d'Afrique de l'Ouest (Sénégal, Gambie, Sierra Leone, Guinée, Ghana, Bénin). Généralement, ces zones nues sont interprétées par des phénomènes naturels : abaissement de la nappe phréatique et remontée des sels par évaporation en saison sèche, ces deux facteurs détruisant la végétation et provoquant une modification pédologique. Cet article se propose de nuancer cette opinion et de montrer qu'à côté du cas général de ces tannes d'origine naturelle existent en pays un peu moins secs des tannes créées et agrandies par l'extraction de terre salée, c'est-à-dire d'origine anthropique. Ce cas particulier, même s'il est limité à une partie de l'Afrique occidentale, mérite d'être signalé.

* École Normale Supérieure. 08 B.P. 10 Abidjan, Côte d'Ivoire.

1. Le terme « tan » signifie « terrains salés » en langue wolof (VILLIERS, 1954).

Notre travail s'appuie, d'une part, sur une étude du littoral du Bénin où, actuellement, se voit la création des aires dénudées et, d'autre part, sur l'analyse des descriptions des tannes de plusieurs contrées d'Afrique de l'Ouest, où une interprétation anthropique nous paraît possible.

La première partie rappelle la description et les mécanismes de formation des tannes d'origine naturelle. La deuxième partie décrit les paysages du Bénin en rapport avec l'extra-
ction de sel. La dernière partie est une discussion de l'action anthropique possible sur des aires nues de plusieurs pays d'Afrique de l'Ouest. Enfin la conclusion cherche à situer ces aires dans l'écologie littorale de l'Afrique occidentale, en rapport avec les variations récentes du niveau marin, les divers climats et l'emprise humaine (surtout passée) sur le milieu.

I. RAPPEL DU CAS GÉNÉRAL : LES ZONES NUES D'ORIGINE NATURELLE

A. — AILLEURS QU'EN AFRIQUE OCCIDENTALE

De nombreux chercheurs ont décrit des zones nues en arrière des mangroves de plusieurs pays du monde à climat sec. Elles correspondent aux zones 3 (inondée aux grandes marées d'équinoxe) et 4 (zone des sols salés) de KIENER (1978).

En Afrique de l'Est, WALTER & STEINER (1936) ont noté que l'évaporation concentrait les sels en saison sèche et que les pluies lessivaient le sol à d'autres périodes de l'année : ni les halophytes, ni les glycophytes ne peuvent supporter de telles conditions.

FOSBERG (1961) a observé des zones nues au Queensland (8 mois secs), en Équateur (8 mois secs), au Salvador (6 mois secs) et au Honduras (5 mois secs). Toutes ces contrées ont un climat sec (moins de 1 000 mm) ou saisonnièrement sec (plusieurs mois sans pluie) et subissent une grande amplitude de marée (plus de 2,2 m en moyenne). La végétation de l'arrière-pays est décidue et sclérophylle (forêt claire ou savane).

Pour l'ouest de l'Australie, THOM *et al.* (1975) décrivent aussi, en climat sec et en très forte amplitude de marée, des zones nues (bare flats) très étendues.

En prenant la Nouvelle-Calédonie comme exemple de climat tropical à nuance subaride (1 m de pluie), BALTZER & LAFOND (1971), insistent sur l'importance déterminante de la saison sèche, en régime de faible amplitude de marée (1,7 m en moyenne). La zonation végétale, en rapport avec la topographie, reflète l'évaporation de la nappe phréatique. Depuis le lagon jusqu'à la savane non halophile, on trouve : une ceinture à *Rhizophora mucronata*, une à *Avicennia officinalis*, une à *Salicornia australis*, une zone à voile algaire et une zone nue (BALTZER, 1969).

A Madagascar, SALOMON (1978) indique qu'il a pu rouler en Land Rover sur des kilomètres de vases nues, couvertes d'une fine pellicule de sels remontés par capillarité.

CHAPMAN (1976 : 11) a aussi noté que dans les zones rarement inondées, l'élévation de la concentration en sels rend impossible la vie des palétuviers et autres halophytes.

B. — EN AFRIQUE OCCIDENTALE

Grâce au climat à longue saison sèche (cf. tabl. I) et malgré la faible amplitude des marées, c'est au Sénégal et en Gambie qu'abondent les zones nues d'origine naturelle.

1. Sénégal

GRUVEL (1908 : 226) a signalé les « thanns » ou salines naturelles du Siné-Saloum et MAUNY (1961 : 324 ; fig. 66) a insisté sur le recueil des sels dans celles-ci depuis le Cap Tini-ris jusqu'à la Guinée-Bissau.

Région du Siné-Saloum et du Bao Bolon

ADAM (1958 : 516 ; fig. 2 et 3 ; pl. II) a étudié pour le Siné-Saloum la végétation entourant les tannes : ceintures à *Sesuvium portulacastrum*, *Philonoxerus vermicularis*, *Sporobolus virginicus*, *Paspalum vaginatum* avec diverses Cypéracées.

Dans le Bao Bolon, BONFILS & FAURE (1961) ont indiqué la présence de zones dénudées. « Sur des points légèrement surélevés (anciens bourrelets) se sont établis quelques *Mitragyna inermis*, souvent entourés d'une prairie basse de *Philonoxerus vermicularis*. La partie la plus élevée de ces points hauts est souvent desséchée ; sa surface craquelée ne porte alors aucune végétation : on aboutit au « tan » stérile » (p. 128). Les auteurs indiquent qu'en hivernage les eaux saumâtres de la Gambie remontent le Bolon et s'évaporent durant la saison sèche dans « une suite de cuvettes ».

Dans le delta du Saloum, SALL & DIOP (1975) décrivent les tannes comme « des vasières inactuelles pouvant présenter en surface des efflorescences salines » ; en fonction de la topographie et du lessivage des sels, ils distinguent un tanne nu, un tanne herbu et un tanne herbacé. En divers points la mangrove progresse sur les tannes (îles du Gandoul par exemple) ; ailleurs, il y a recul « de certaines vasières consécutif à un défrichement de la mangrove et au dessèchement progressif du climat ». Des accumulations éoliennes de sable fin et de limon « constituent de pseudo-lunettes qui soulignent les bords de certains tannes et empiètent sur les marges de la mangrove ».

*Casamance*¹

Les sols de mangrove ont été remarquablement étudiés par VIEILLEFON (1969, 1977). Cet auteur décrit les tannes de Casamance comme des étendues sans végétation « situées à l'arrière des mangroves, qui ne sont plus atteintes par la submersion quotidienne, sauf aux grandes marées, mais subissent une alternance annuelle d'inondation et d'assèchement, qui favorise le climat tropical alterné, saison sèche et saison des pluies étant nettement tranchées » (1969 : 117). VIEILLEFON pense que c'est l'alternance seulement annuelle qui est le principal responsable de la formation des tannes, à cause d'une déshydratation et d'un tassement irréversible, avec concentration des sels en surface. « Les *Avicennia* ne peuvent résister à ces conditions et leur disparition accentue encore l'évaporation » (p. 123).

1. Après la rédaction de cet article nous avons eu connaissance de l'étude de MARIUS, C. (1976), Effets de la sécheresse sur l'évolution des sols de mangrove. Casamance, Gambie. ORSTOM, Dakar, 79 p., 22 fig.

La nappe phréatique s'abaisse fortement dans les tannes. A cause de la disparition de la végétation, il y a diminution de la matière organique et cela concourt au tassement et à la déshydratation. « Au cours de la saison des pluies, la submersion des tannes est quasi totale et permanente. En saison sèche, sécheresse et sursalure donnent à la surface du sol une structure poudreuse qui est favorable à la déflation éolienne et à la formation de lunettes » (p. 125).

L'auteur distingue sept zones de végétation, dont la cinquième et la sixième ressemblent à ce qui s'observe au Bénin près de Gbéhoué :

- 5^e. Frange souvent interrompue d'*Avicennia* avec une strate herbacée à *Sporobolus robustus* et *Sesuvium portulacastrum*.
- 6^e. Zone dénudée, à surface boueuse ou poudreuse suivant les saisons, avec de rares *Phloxeris vermicularis*.
- 7^e. Zone herbeuse à *Eleocharis* spp. (tanne herbacé).

La végétation de la lunette « présente un aspect particulier. Les parties basses sont couvertes de *Paspalum vaginatum* et les parties hautes portent une végétation inhabituelle au milieu de la mangrove, puisque constituée de *Phœnix reclinata*, de *Spondias mombin*, de *Stereospermum kuntianum*, parfois même d'*Adansonia* avec au-dessous un igname sauvage ».

2. Gambie

De même, la Gambie, dont le climat est voisin de celui de la Basse Casamance (AUBRÉVILLE, 1950), présente des aires dénudées décrites par GIGLIOLI & THORNTON (1965). « The mud flats are slightly more elevated (6-12 in.) than the surrounding mangrove areas, and are usually entirely without vegetation, because they are continuously dessicated during the long dry season, and their soils contain high concentrations of soluble salts » (p. 85). « Where the mud flats are low enough to receive periodic flooding during the dry season from the high spring tides, they often, but not always, support perennial lawns of *Sesuvium portulacastrum* and more rarely, at the end of the rains, seasonal lawns of *Heleocharis* spp. sedges, and beds of *Paspalum vaginatum* are restricted to narrow strips along the landward edge of the swamps » (p. 86). « From February to May, a salty crust, hard enough to support a motor car, is formed above the water-table, which falls during this period to 2-4 ft below the surface » (p. 86). Avant le commencement des pluies il y a hydratation de la croûte, remontée de la nappe par baisse de l'évaporation ; la marée inonde les zones nues et cette inondation sera permanente à la fin des pluies. Durant la saison sèche le vent N-E crée de petites dunes. « If undisturbed these dunes grow slowly over the years to form small islands or tans. Growth and emergence of a tan above the surrounding saline swamp is associated with a plant succession starting with *Sesuvium*. This is later replaced by *Paspalum*, and eventually the low tree *Mitragyna inermis* becomes established. In the final phase of its evolution a tan is an island, relatively free of salt in its upper layer, owing to repeated leaching by rain » (p. 86).

On peut remarquer que les auteurs emploient le terme « tan » à la place du terme « lunette » de VIEILLEFON. On verra qu'au Bénin se trouvent aussi des *Mitragyna inermis*, mais là notre interprétation est différente.

C. — REMARQUE SUR LA GENÈSE DES ZONES NUDES

Puisque les zones nues du monde entier ont été enforestées auparavant (ce sont des « aires dénudées »), leur genèse doit faire intervenir, à côté du climat, la régression récente postérieure à un niveau marin plus haut. Ce haut niveau peut être Nouakchottien (= Flandrien) pour le Sénégal (Casamance exceptée) ou plus récent pour la Gambie et la Casamance (cf. FAURE *et al.*, 1974 ; FAURE, 1975 ; TRICART, 1978). PERTHUISOT (1975) a insisté sur cette régression récente pour expliquer, avec d'autres facteurs, la genèse des sebkhas parallèles des plaines supratidales.

Mais en climat plus humide, un phénomène anthropique peut être à l'origine des zones nues, comme au Bénin.

II. CAS DU BÉNIN : CRÉATION ANTHROPIQUE DE ZONES DÉNUDÉES (TANNES) PAR EXTRACTION DE SEL

A. — SCHÉMA PROPOSÉ POUR LA MISE EN PLACE DE LA VÉGÉTATION CÔTIÈRE DU BÉNIN

Le Bas-Bénin, qui subit un régime de faible amplitude de marée et un climat subéquatorial sec avec un gradient décroissant de pluviométrie d'est en ouest (1 350 mm à Cotonou, 1 180 mm à Ouidah, 920 mm à Grand Popo), présente une grande variété de formations végétales schématisées sur la figure 1 A. Celle-ci a été établie d'après des études antérieures (GUINKO, 1974 ; PARADIS, 1975 *a* et *b* ; 1976 *a* et *b* ; PARADIS & ADJANOHOUN, 1974 ; PARADIS *et al.*, 1978). L'étude géomorphologique (GUILCHER, 1959 ; TASTET, 1975 et 1979), les datations au C 14 de tourbes, charbons et coquillages de l'Holocène récent (GERMAIN, 1975 ; PARADIS, 1977, 1978), la répartition et le dynamisme actuels des formations végétales permettent de présenter le schéma suivant de mise en place de la végétation côtière.

1. Ouverture sur la mer, permettant le développement des mangroves dans toutes les basses vallées (tourbes de 5430 BP au sud de Porto Novo et de 5700 BP au nord du lac Ahémé¹).

2. Régularisation de la ligne de côte avec la formation d'un cordon littoral à rides incurvées visible aujourd'hui d'Ekpé à Djeffa et du cordon de sable jaune (charbon de 2670 BP à Cocotomey, coquillages de Djègbamé de 3900 BP¹). Les lagunes commencent à se remplir de sédiments (coquillages de Djègbamé de 2900 BP, de Bembé de 2670 BP). Pendant cette période, les mangroves ont dû se contracter sur les bords des lagunes en arrière des cordons.

3. Allongement du cours des fleuves littoraux : ils apportent des sédiments silteux jusqu'à proximité de la mer au-dessus des dépôts correspondant aux deux phases précé-

1. Pour les datations, cf. nos études de 1975*a*, 1976*b*, 1977 et 1978.

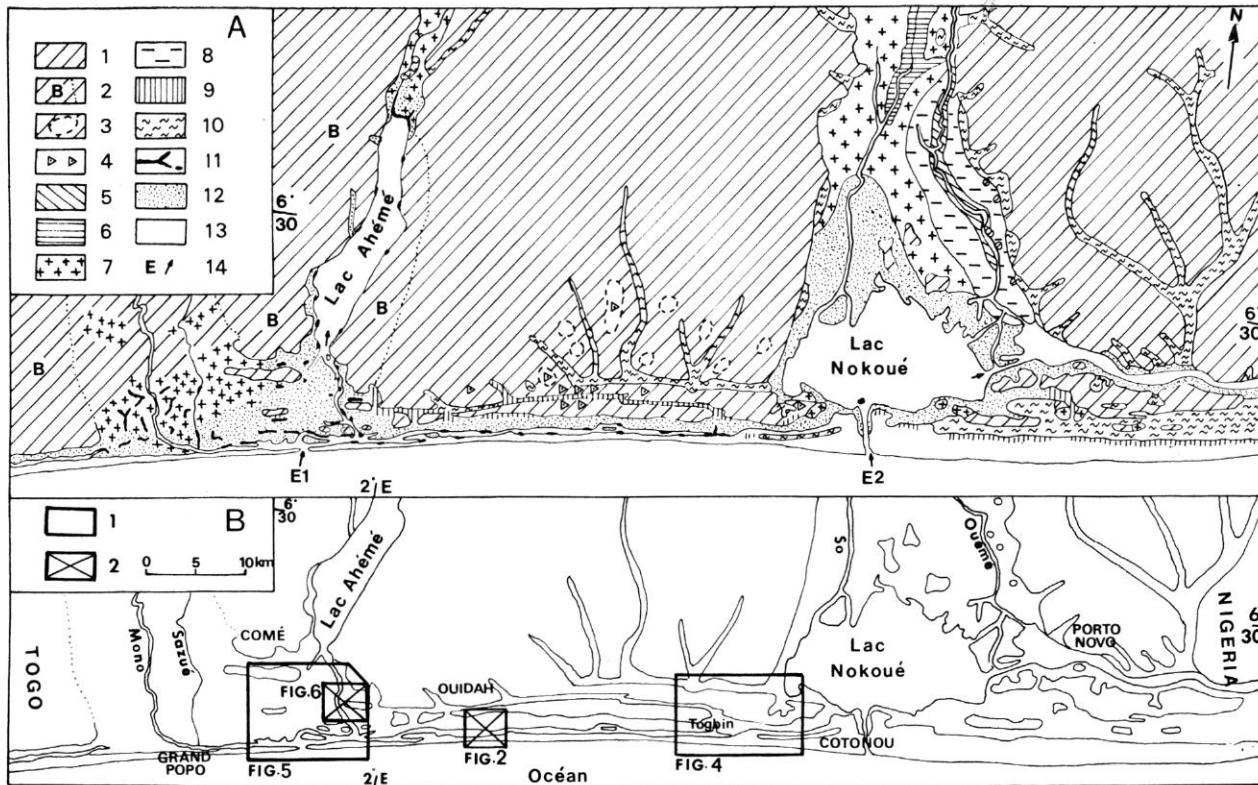


FIG. 1. — A : Carte phytogéographique schématique du Bas-Bénin.

1, formations non hydromorphes (palmeraies à *Elaeis*, forêts denses semi-décidues, jachères à divers stades) ; 2, *idem* mais avec *Adansonia digitata* abondants ; 3, savanes apparemment incluses dans l'ancienne extension de la forêt dense semi-décidue ; 4, forêts claires et savanes à *Lophira lanceolata* ; 5, prairie basse à *Cynodon dactylon* (du bourrelet de berge de l'Ouémé) ; 6, forêt ombrophile riveraine (vallée de l'Ouémé) ; 7, savanes à *Mitragyna inermis* et *Andropogon gayanus* ; 8, prairie moyenne à *Echinochloa pyramidalis* (vallée de l'Ouémé) ; 9, formations périodiquement inondées sur sable littoral (forêt à *Sympomia globulifera*, prairie à *Fuirena umbellata*) ; 10, forêt marécageuse d'eau douce (à *Ficus congensis* et autres espèces) et formations dégradées (à *Typha*, à *Cyrtosperma*, à *Cyclosorus striatus*...) ; 11, mangrove ; 12, prairie basse à *Paspalum vaginatum* ; 13, végétation sur sable de bord de mer (pelouse littorale, fourré littoral, cocoteraies...) ; 14, entrées d'eau salée (les flèches indiquent la pénétration d'eau salée dans le lac Ahémé et la lagune de Porto Novo).

B : Localisation des figures 2, 4, 5 et 6 (1, d'après les cartes topographiques au 1/50 000^e ; 2, d'après les photos aériennes au 1/20 000^e).

dentées. Leur estuaire devait se trouver près de l'emplacement de Lagos au Nigéria, car de Cotonou à cette ville existe un large cordon à rides parallèles (PARADIS, 1977), formé de 560 av. J.-C. à 500 ap. J.-C. environ. Dans les basses plaines d'inondation de ces fleuves ont dû prospérer les *Mitragyna inermis*¹ et les espèces riveraines fluviatiles, dont les stations actuelles disjointes (fig. 1 A) sont les témoins d'une vraisemblable continuité passée. Sur le sable jaune se sont étendus les *Lophira lanceolata* et sur les parties hautes des îlots sableux de la vallée du Kouffo au nord du lac Ahémé devait s'étendre la flore des savanes.

4. Ouverture (par des rejeux néotectoniques ?) des plans d'eau des lacs Ahémé et Nokoué et modifications des tracés côtiers de certains fleuves : une pénétration d'eau salée a sans doute envahi le cours de ces fleuves (petite transgression) et favorisé le développement des coquillages de Kpodji (970 BP), de Djassim (640 BP), puis l'extension des palétuviers et des *Acrostichum aureum* dans toutes les dépressions du Bas-Bénin. Ainsi les palétuviers ont pu remonter en forêt-galerie dans les affluents du Mono, de la Sazué et jusqu'au nord du lac Ahémé (le long du bas Kouffo). Ils ont dû aussi occuper toute la dépression au nord du cordon littoral de Grand Popo à Cotonou. L'âge de la base de la tourbe de Togbin (870 BP) peut donner un ordre de grandeur de cette petite transgression (à corrélérer avec la deuxième partie du sub-Atlantique d'Europe).

5. Ultérieurement, une petite régression a permis l'extension des forêts marécageuses à *Ficus congensis* dans le cours abandonné des fleuves, de Cotonou au Nigéria, dans le lac Nokoué et la lagune de Porto Novo. Sans doute la plus forte pluviométrie (1 300 à 1 400 mm) du Bas-Bénin oriental a favorisé cette extension par un dessallement rapide. Dans les méandres abandonnés s'installent des *Typha australis*. Les mangroves ne progressent plus et tendent à se contracter sur leurs limites.

La répartition des formations végétales est, nous semble-t-il, interprétable en fonction des divers épisodes micro-transgressifs et micro-régressifs et leurs conséquences (avancée d'eau salée ou sédimentation par les fleuves très au sud). Certes, chaque espèce dépend pour sa progression de ses propres moyens de dispersion. Mais ce sont les tendances évolutives du milieu, dépendant des modifications géomorphologiques de l'Holocène récent, qui sont le facteur principal, conditionnant avec le climat les caractères hydrologiques des divers habitats.

Dans ce cadre (climat relativement sec, faible amplitude de marée, époque de régression), l'homme intervient.

B. — L'ACTION HUMAINE : L'EXTRACTION DE TERRE SALÉE ET L'OBTENTION DU SEL PAR ÉBULLITION

Rappelons que cette pratique consiste à enlever la végétation et le sol sous-jacent avec sa matière organique, puis à extraire en saison sèche la surface de la terre salée située au-dessous du sol. La terre est lessivée dans des paniers puis le filtrat est porté à ébullition (GRIVOT, 1944 ; PALES, 1950). Actuellement, de nombreux villages font du sel de cette façon, soit sur les lieux d'extraction de la terre (sud de Ouidah), soit après avoir emporté

1. Pour la nomenclature des végétaux, nous suivons HUTCHINSON *et al.*, Flora of West Tropical Africa, 2^e éd., sauf pour *Avicennia*, ici nommée *Avicennia germinans* L.

la terre au village (de Gbéhoué à Grand Popo) (cf. cartes *in PARADIS & ADJANOHOUM*, 1974 ; RIVALLAIN, 1980). Dans notre note de 1974 nous avons montré que les différentes opérations d'extraction avaient :

- causé la destruction de nombreux palétuviers (pour l'ébullition du filtrat et la construction des paniers de lessivage) ;
- facilité leur remplacement par des espèces herbacées halophiles et héliophiles à rapide propagation végétative (*Sesuvium portulacastrum*, *Philoxyerus vermicularis*, *Paspalum vaginatum* et, dans une moindre mesure, *Acrostichum aureum*) ;
- modifié la géomorphologie d'une part en enlevant l'humus et en créant des plages dénudées¹, qu'on peut appeler « tannes », occupées par des mares en saison des pluies, car le piétinement, dû aux travaux de raclage de la surface, tasse le sol ; d'autre part en élevant des buttes par les rejets de la terre des paniers après son lessivage.

L'ancienneté de l'extraction de sel est prouvée au Bénin par des textes du XVII^e et XVIII^e siècle (DAPPER, 1686, et surtout SNELGRAVE, 1734, qui insiste sur l'importance de cette fabrication).

C. — PAYSAGES DU BÉNIN EN RAPPORT AVEC L'EXTRACTION DE SEL

Nous présentons dans cet article trois régions du Bénin, localisées sur la figure 1 B. Elles diffèrent par leur pluviométrie annuelle (tabl. I) et la durée de la saison sèche. Mais, dans chacune d'elles, c'est l'extraction de terre salée qui est responsable de la création de zones nues et de la secondarisation du milieu.

1. Sud de Ouidah (Bénin) : 1 187 mm de pluie et 4 mois consécutifs avec moins de 50 mm.

La figure 2 est la carte de la végétation établie d'après des photos aériennes. On y remarque la grande extension de la prairie à *Paspalum vaginatum* de part et d'autre de la lagune qui n'est, elle-même, bordée que par quelques *Rhizophora racemosa*. La présence de pieds d'*Avicennia germinans* dans la prairie à *P. vaginatum* (pl. I, 1) prouve que celle-ci n'est pas un climax édaphique mais une formation de substitution, s'installant après la destruction anthropique des palétuviers².

De nombreuses aires d'extraction de terre salée existent dans cette prairie à proximité de la lagune. C'est l'enlèvement de la végétation et les divers travaux qui créent les parties dénudées (pl. I, 2, 3). Lorsqu'on abandonne en un endroit l'extraction de sel pendant plusieurs années, le sol nu est colonisé par la végétation herbacée. *P. vaginatum* l'envahit ainsi que quelques autres espèces quantitativement négligeables : *Cyperus articulatus*,

1. La présence de zones dénudées aussi bas en latitude que le Bénin ne justifie pas la supposition de GIGLIOLI & THORNTON (1965 : 84) qui pensent qu'au sud de la Guinée-Bissau et de l'isarithme 1 500 mm, les aires dénudées sont remplacées par des prairies à *P. vaginatum*.

2. Comme THOM (1967 : 333) l'a bien noté : « The self-maintenance of mangrove species in their preferred habitats continues until there is a critical change in habitat characteristics to induce vegetational change ». Ici dans la prairie à *P. vaginatum*, les *Avicennia* ne montrent aucun signe de décrépitude, ce qui prouve bien qu'il n'y a aucune cause naturelle à leur disparition.

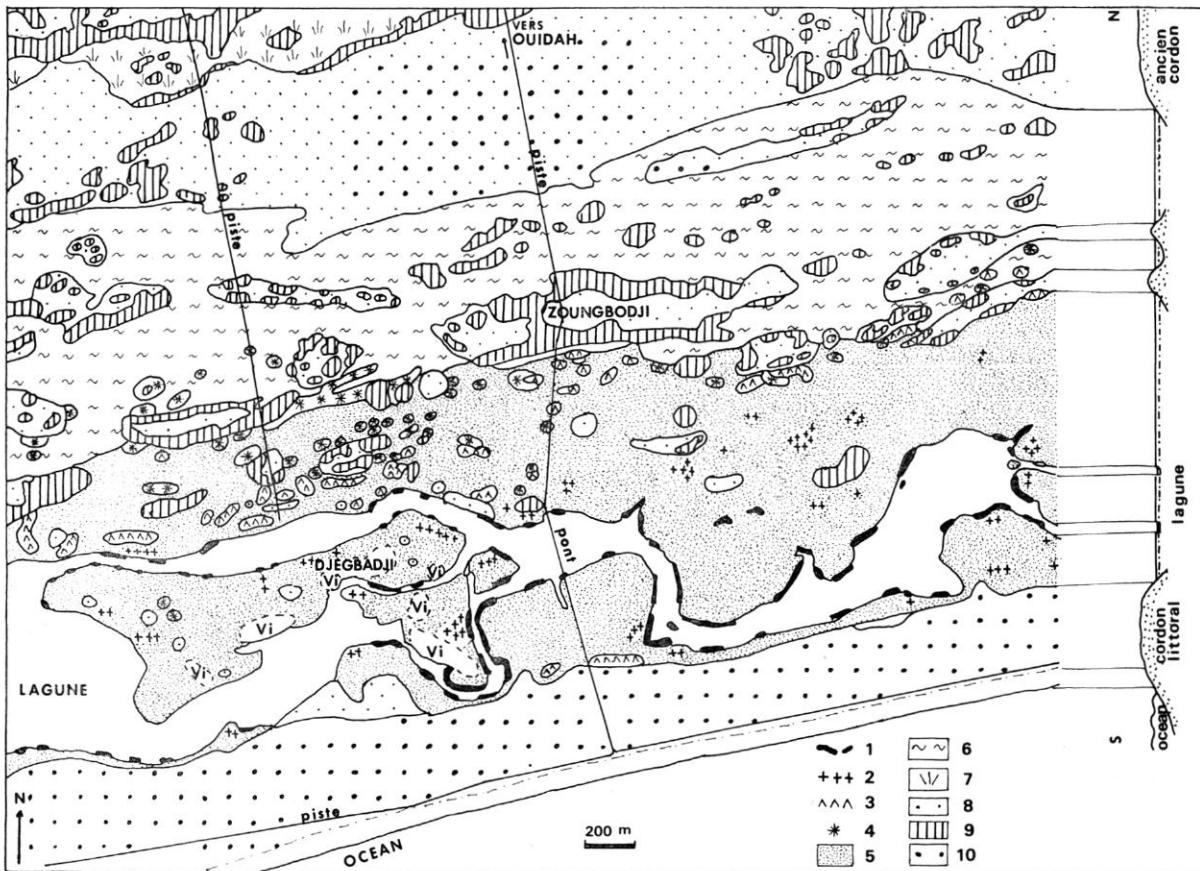


FIG. 2. — Carte de la végétation au sud de Ouidah, Bénin
(calque des photos aériennes n°s 67-68 de la Mission AOF 003-200).

3. 24.
1. *Rhizophora racemosa* ; 2, *Avicennia germinans* ; 3, *Acrostichum aureum* (fourrés et bosquets) ; 5, prairie à *Paspalum vaginatum* ; 6, prairie à *Fuirena umbellata* sur terrain sablo-argileux ; 7, prairie inondable sur argile ; 8, formation basse sur sable non (ou peu) hydromorphe (à *Ctenium newtoni*, *Cyperus marginatus*...) ; 9, bosquets et fourrés à *Elaeis* ; 10, cocoteraies.

Hyptis lanceolata, *Fimbristylis ferruginea*, *Bacopa crenata*, *Pycreus polystachyos*, *Pentodon pentandrus*, *Torenia thouarsii*. D'autres végétaux constituant des fourrés peuvent s'installer parmi les *P. vaginatum* : *Acrostichum aureum*, *Phœnix reclinata*, *Drepanocarpus lunatus*, *Dalbergia ecastaphyllum*. Et si l'eau à certains moments de l'année apporte leurs fruits, des *Avicennia* pourront s'y réimplanter. En 1977, nous avons relevé dans des zones d'extraction de terre salée, à l'est du pont, quelques touffes de *Sesuvium portulacastrum* et de *Phloxeruser vermicularis*. Il sera intéressant de suivre à l'avenir l'évolution de la concurrence entre ces deux espèces et *P. vaginatum*.

Du côté nord (vers Zoungbodji), la prairie à *P. vaginatum* passe à une prairie sur sol non salé à *Fuirena umbellata*, *Rhynchospora holoschoenoides*, *C. articulatus*, *Eleocharis dulcis*, *E. mutata*, *Pycreus mundtii*, *P. polystachyos*, *Axonopus flexuosus*, *Panicum repens*, *Paspalum conjugatum*, *Alternanthera sessilis*, *Aniseia martinicensis*, *Cyrtosperma senegalense*... Il est vraisemblable que le dessalement naturel est le responsable de ce milieu et de sa végétation (et on doit remarquer qu'il n'y a pas de zones dénudées).

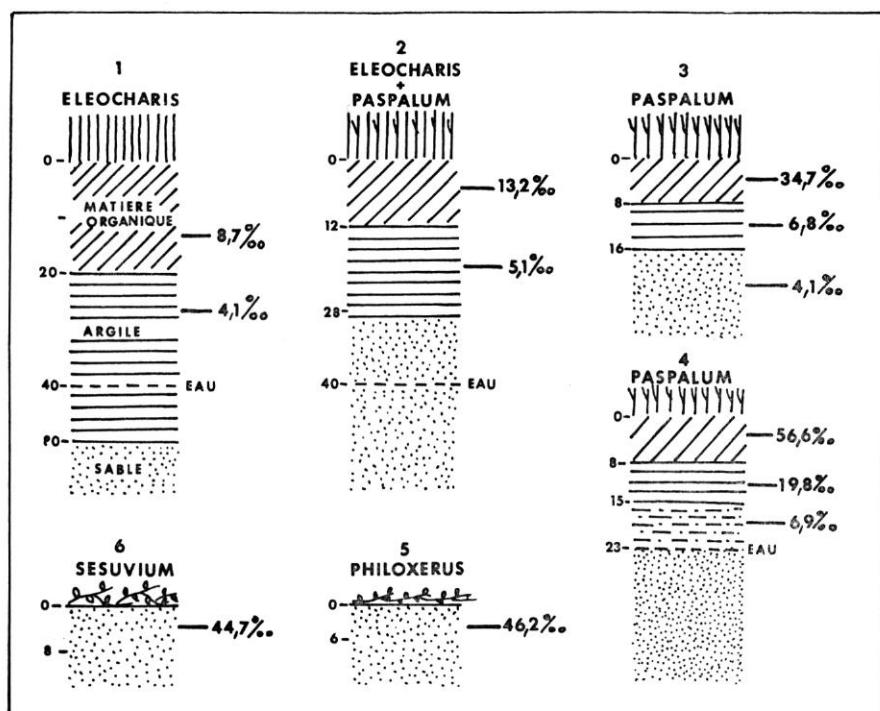


FIG. 3. — Teneurs en NaCl (en grammes pour mille) de quelques sols au sud de Ouidah, Bénin.
(Analyses effectuées par Mme FAKAMBI, Université de Cotonou.)

1, sous *Eleocharis* spp., du côté ouest de la piste (mare asséchée en saison sèche : eau à 40 cm lors du prélèvement des échantillons) ; 2, sous un mélange *Paspalum vaginatum* et *Eleocharis* spp., à proximité de 1 ; 3, sous *P. vaginatum*, à 10 m de 2 ; 4, sous *P. vaginatum*, près des exploitations de sel du côté est de la piste ; 5, sous *Philoxeruser vermicularis* (et près d'un pied d'*Avicennia*), dans une zone où du sel a été extrait ; 6, sous *Sesuvium portulacastrum*, près de 5.

Dans la prairie à *P. vaginatum* se trouvent des mares de 5 à 20 mètres de diamètre à *Eleocharis dulcis* et *E. mutata* avec *Nymphaea maculata*. En saison sèche, ces dépressions sont asséchées et les *Eleocharis* forment un « matelas » de 80 cm à 1,10 m de haut aux chaumes secs très densément serrés. Nous n'avons pu élucider l'origine de ces dépressions. S'agit-il d'anciennes mares formées sur des zones d'extraction abandonnées depuis très longtemps ?

La figure 3 indique les teneurs en NaCl du sol en fin de saison sèche sous les dépressions à *Eleocharis*, la prairie à *P. vaginatum* et dans les zones dénudées en voie de recolonisation par *S. portulacastrum* et *P. vermicularis*. On voit que les zones à *Eleocharis* sont faiblement salées.

Les monticules dus aux rejets de la terre des paniers après son lessivage sont occupés par *Eragrostis namaquensis*, *Mariscus ligularis*, *Vetiveria nigritana* et *Scoparia dulcis*. Il semble probable qu'avec le temps des *Phoenix reclinata* et divers arbustes s'y installent.

2. Togbin (Bénin) : 1 300 mm de pluie et 3 mois consécutifs avec moins de 50 mm.

C'est dans les environs de Togbin, situé à l'extrême orientale de la mangrove du Bénin (fig. 4), que paraît avoir été situé Jacquin, où d'après SNELGRAVE (1734), de grandes quantités de sel étaient produites au début du XVIII^e siècle. Et déjà au XVII^e siècle DAPPER (1686 : 30, 304, 306) avait noté l'importance de cette extraction.

Depuis 1976, avec l'incitation à la production par le gouvernement béninois, l'extraction de sel a fortement repris (pl. II). Il est quasi certain que les palétuviers, pourtant déjà réduits en nombre et en biomasse, vont subir de très lourdes pertes et seront remplacés par des fourrés à *Drepanocarpus lunatus*, à *Dalbergia ecastaphyllum* (PARADIS, 1979), des zones dénudées et la prairie à *P. vaginatum*.

Jusqu'à présent on n'a pas trouvé ici *S. portulacastrum* ; mais avec le relais du sud de Ouidah, on doit s'attendre à ce que cette espèce hydrochore et thalassochore augmente son aire de répartition à l'ensemble des zones d'extraction de sel du pourtour de la lagune côtière.

3. Région comprise entre la lagune, l'Aho et le sable de Gbéhoué Péda (Bénin) : 927 mm de pluie et 4 mois consécutifs avec moins de 50 mm.

Cette région, la plus sèche du Bas-Bénin (tabl. I), est caractérisée (fig. 5 et 6 ; pl. III et IV) par :

- la faible étendue des palétuviers ;
- la grande extension des pelouses à *S. portulacastrum* et *P. vermicularis* ainsi que celles des zones nues d'extraction de sel, certaines occupées par des mares en saison des pluies ;
- les vastes étendues de la prairie à *P. vaginatum*, nommée « schorre » par GUILCHER (1959).

Entre Gbéhoué Péda, Azévi-Kondji et l'Aho, de nombreuses zones nues montrent bien la recolonisation par les herbacées (pl. III, 9 ; pl. IV). En plus des témoignages oraux de l'origine secondaire des zones dénudées, on voit en quelques points des pieds d'*Avicennia* (petits mais âgés pour la plupart) au milieu des *P. vaginatum* (pl. III, 7) ou des *S. por-*

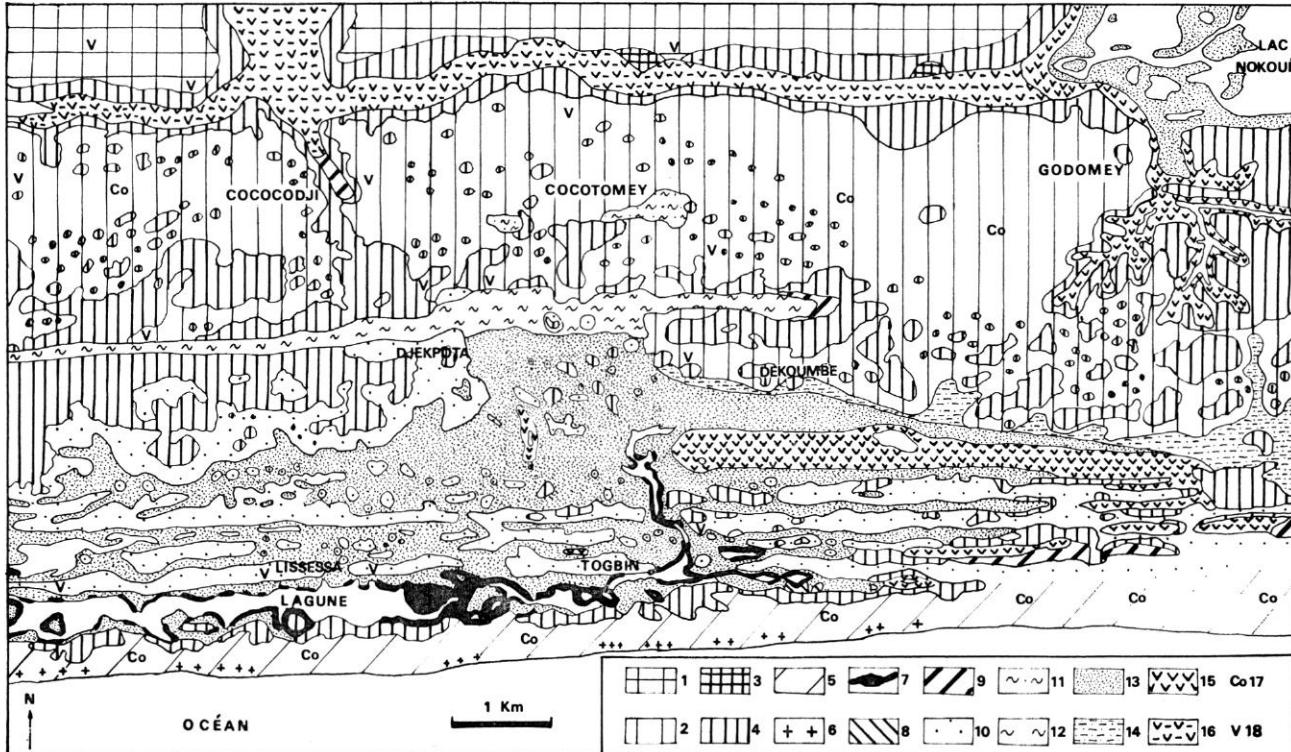


FIG. 4. — Carte schématique de la végétation aux environs de Togbin, Bénin.

1, végétation dégradée et culturelle sur terre de barre ; 2, *idem* sur sable jaune ; 3, îlots de forêt dense semi-décidue ; 4, palmeraie naturelle à *Elaeis* ; 5, végétation dégradée et culturelle sur le sable littoral ; 6, lambeaux de fourré littoral ; 7, palétuviers ; 8, fourré à *Dalbergia ecastaphyllum* et *Drepanocarpus lunatus* ; 9, forêts marécageuses d'eau douce ; 10, savane herbeuse sur sable peu hydromorphe (à *Ctenium newtoni*, *Schizachyrium sanguineum*) ; 11, fourré hydromorphe à *Dissotis segregata* ; 12, prairie à *Fuirena umbellata* et *Eleocharis* spp. ; 13, prairie à *Paspalum vaginatum* ; 14, prairie périodiquement inondée à *Vetiveria nigritana* ; 15, prairie à *Typha australis* ; 16, formation mixte à *Typha* et *forbes* (*Cyclosorus striatus*, *Cyrtosperma*...) ; 17, cocoteraies ; 18, villages.

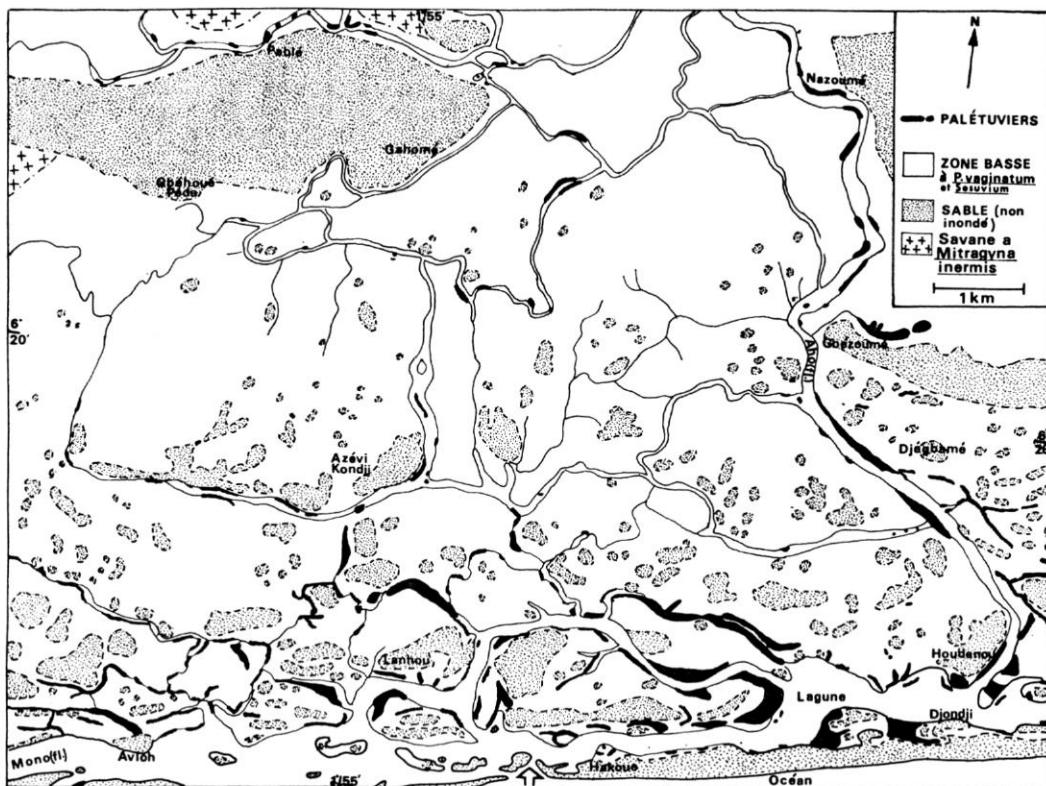


FIG. 5. — Extension réduite des palétuviers dans l'ouest du Bas-Bénin (la flèche indique l'embouchure, fermée une partie de l'année).

tulacastrum (pl. III, 9 ; pl. IV, 12). C'est près de l'eau des chenaux ou des canaux creusés que subsistent le plus d'*Avicennia*, ce qui est normal car obéissant au fait général que plus un milieu est humide plus lentement l'homme en modifie la végétation (cas des forêts des talwegs de montagnes, cas de certaines forêts-galeries des pays de savane).

Des buttes sableuses parsèment les zones basses. Les plus étendues sont des restes de cordons littoraux démantelés (GUILCHER, 1959) et les plus petites sont les rejets de terre lessivée après usage. Leur végétation est variée : *Borassus aethiopum*, *Phænix reclinata*, *Fagara zanthoxyloides*, *Newbouldia laevis*, *Uvaria chamae*, *Byrsocarpus coccineus*, *Lantana camara*, *Hibiscus tiliaceus*, *Triumfetta rhomboidea*, *Grewia mollis*, *Sansevieria liberica*, *Portulaca oleracea*, *Talinum triangulare*, *Sporobolus pyramidalis*, *Mariscus alternifolius*, *Asystasia gangetica*, *Commelina erecta*, *Scoparia dulcis*, *Imperata cylindrica*, *Vetiveria nigritana*. Sur quelques grands îlots sableux poussent aussi des *Adansonia digitata*.

Au sud-ouest de Gbédoué, les *P. vaginatum* passent à des savanes à *Mitragyna inermis*, bien représentées à proximité des cours d'eau Sazué et Mono (fig. 1, A). Nulle part nous n'avons observé une progression de ces savanes sur les *P. vaginatum*. Les deux for-

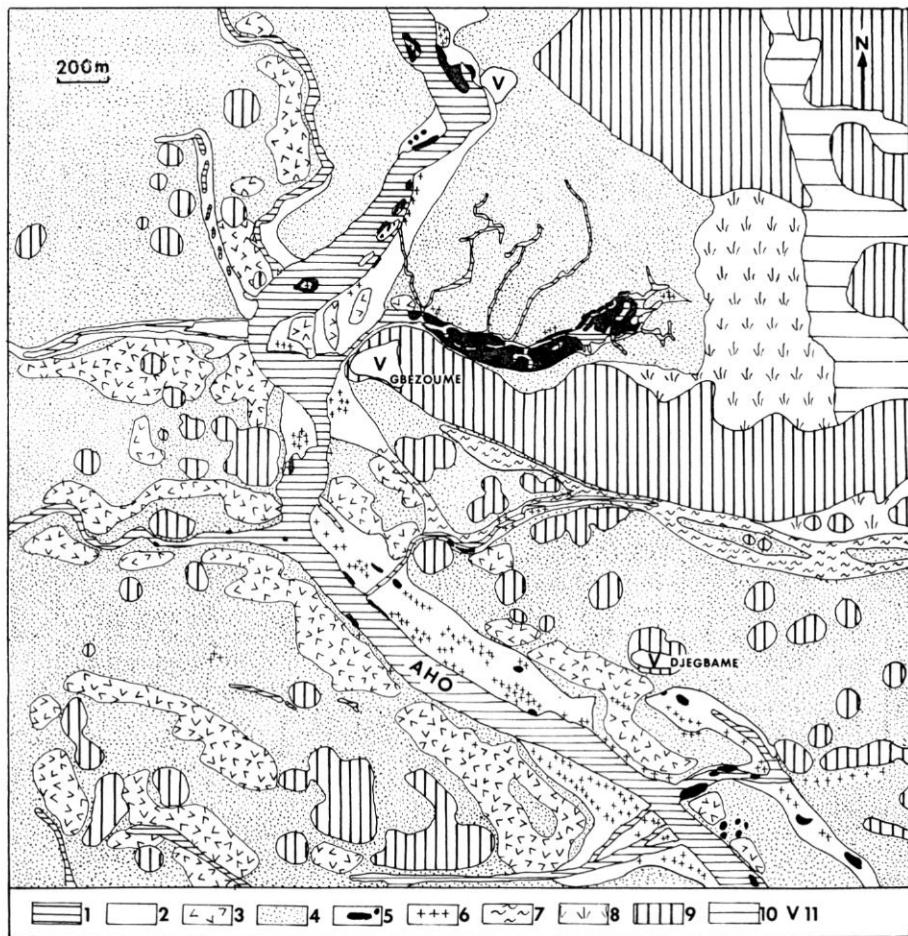


FIG. 6. — Carte de la végétation à proximité de l'Aho
(calque de la photo aérienne n° 59 de la Mission AOF 003-200, 54-55).

1, eau libre de l'Aho et de ses émissaires en fin de saison sèche (basses eaux) ; 2, zones vaseuses inondées saisonnièrement en bordure de l'Aho ; 3, zones nues d'extraction de sel ; 4, prairie basse halophile (à *Paspalum vaginatum* surtout) ; 5, *Rhizophora racemosa* ; 6, *Avicennia germinans* ; 7, prairie à *Fuirena umbellata*, *Eleocharis* spp. et *Cyperus articulatus* ; 8, formation mixte à *Cyperus papyrus*, *Cyclosorus striatus*... ; 9, palmeraie naturelle à *Elaeis* (ou) et *Phoenix reclinata* et savane herbeuse (à *Ctenium newtonii*) sur sable non inondable ; 10, fourré marécageux dégradé (à *Raphia* sp., *Alchornea cordifolia*, *Ficus congensis*...) ; 11, villages.

mations sont sur des sols chimiquement différents et celle à *M. inermis* est à un niveau un peu plus haut.

Des mesures de la teneur en NaCl en fin de saison sèche au sud de Gbéhoué ont donné¹ :

— sous *P. vaginatum*, près de l'eau entre 0 et 10 cm : 24,8 %, et entre 10 et 20 cm : 14,5 % ;

— sous *S. portulacastrum*, entre 0 et 3 cm : 60,5 % ;

— dans une aire dénudée : 24,5 % ;

— sous *S. portulacastrum*, entre 0 et 5 cm : 33,7 %, et entre 5 et 15 cm dans de l'argile : 21 %.

Plus au sud, entre les villages de Lanhou et d'Avloh, les anciennes aires d'extraction de sel portent au milieu des pelouses à *S. portulacastrum* et *P. vermicularis* des pieds d'*Avicennia* rabougris (car abîmés par des coupes fréquentes) et des plants relativement jeunes de *Laguncularia racemosa*, dont les fruits ont flotté jusque dans les parties déboisées de la mangrove (PARADIS, 1979).

Il semble bien que toutes les parties basses, actuellement soit dénudées soit couvertes de *P. vaginatum* ou de *S. portulacastrum* et *P. vermicularis*, vu le caractère salé de leur sol, étaient jadis occupées par des palétuviers. C'était sans doute ici, à cause de la proximité de l'embouchure, qu'avant sa destruction par l'homme, la mangrove devait être la plus étendue de tout le Bénin. La localisation actuelle des palétuviers au bord de l'eau (fig. 5) résulte de la secondarisation au cours des siècles, la région étant peuplée depuis longtemps. Les pelouses à *S. portulacastrum* et *P. vermicularis* et les prairies à *P. vaginatum* sont l'équivalent sur milieu salé temporairement inondé des savanes herbeuses de l'est du Bénin, substituées à la forêt saisonnièrement inondée par l'eau douce, à *Symponia globulifera* (PARADIS, 1975a : 298).

Là, dans cette partie la plus sèche du Bas-Bénin (moins de 950 mm), la destruction de la mangrove sur les points les plus hauts a dû être facile et rapide. En effet, si une forêt d'*Avicennia* est auto-renouvelable (comme cela se voit à Sehou Gbato, au nord du lac Ahémé), des coupes répétées y créent des vides durables et diminuent les possibilités de fructification et de renouvellement, d'autant plus que le milieu s'assèche davantage en saison sèche, la tendance hydrologique générale étant à la régression (cf. supra). A cause de la sécheresse qui élève la salure des sols, les tannes sont plus étendus qu'au sud de Ouidah et qu'aux environs de Togbin. Mais leur recolonisation par des plantes herbacées ou par un palétuvier comme *Laguncularia* montre bien que ces zones nues ne sont pas inaptes à porter une végétation. L'évolution de ces zones nues n'est pas irréversible : si la pratique d'extraction de sel cessait, les tannes disparaîtraient progressivement. On ne peut absolument pas les considérer comme de création « naturelle » : c'est ici l'homme qui est à leur origine et les entretient.

1. Analyses aimablement effectuées par Mme F. FAKAMBI (Université de Cotonou), que nous remercions vivement.

III. DISCUSSION SUR LA POSSIBILITÉ D'UN RÔLE DE L'EXTRACTION DU SEL DANS LA CRÉATION ET L'AGRANDISSEMENT DES ZONES DÉNUDÉES D'AUTRES PAYS D'AFRIQUE OCCIDENTALE

Nous voudrions montrer que pour des pays comme le Ghana, la Sierra Leone, la Guinée et même la Casamance et la Gambie, il n'est pas exclu que certaines zones nues aient été créées ou du moins agrandies par l'homme pour une extraction de terre salée.

En effet, PALES (1950) a relevé dans la plupart de ces pays une extraction de sel par ébullition du même type que celle du Bénin. Ainsi il note (p. 14) : « Au nord du 14^e parallèle l'évaporation solaire suffit pour assurer la concentration de l'eau et la cristallisation du sel en saison sèche. Au sud du 14^e parallèle, celles-ci sont essentiellement obtenues par ébullition. Exigences climatiques ». De même MAUNY (1961) a insisté sur le rôle du sel et distingue l'extraction par évaporation solaire (depuis Saint-Louis jusqu'au Saloum) de celle par lixiviation des terres salées. Dans ce dernier cas il peut y avoir soit décantation et évaporation solaire (Casamance et Guinée-Bissau) « mais l'état hygrométrique de l'air, même en saison sèche, ne permet qu'un rendement faible », soit ébullition du filtrat « procédé employé à partir de la Casamance et sur toute la côte du golfe de Guinée » (p. 324).

A. — POSSIBILITÉ D'AGRANDISSEMENT DES ZONES NUES PAR L'EXTRACTION DE SEL¹

1. Gambie

La présence humaine est actuellement importante dans la région de Gambie étudiée par GIGLIOLI & THORNTON (1965), qui notent : « The leached soils in the middle of the island supported rice crops in the rains. During the dry season shallow pits were dug by the villagers in the centre of the tan through the silt overburden to penetrate the clay stratum to a depth of about 2 ft. The clay collected from these pits was removed, carried to the village and used... to make pots » (p. 86). Dans une zone nue, du sel est obtenu par évaporation naturelle (p. 92). Ailleurs (p. 96), les auteurs remarquent le mélange des espèces de palétuviers, interprété généralement comme signe de secondarisation de la mangrove (SCHNELL, 1971).

Ces faits peuvent suggérer qu'en Gambie les zones nues se sont étendues grâce à une extraction de terre salée plus ou moins ancienne.

2. Casamance

Le procédé de filtrage et évaporation par ébullition « est courant en Basse Casamance, partout où les terres des mares et marigots ont une teneur suffisante en sel. Ces terres dont la salinité est entretenue à la faveur des pluies et des marées... sont très répandues. Les

1. Dans une note brève, nous avons émis une opinion moins nuancée (cf. PARADIS, G., 1979, *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, 56-57 : 61-65).

terres recueillies, souvent près des habitations, sont placées dans un filtre en palme de rônier, lessivées, et le filtrat recueilli dans un récipient sous-jacent est ensuite porté à ébullition jusqu'à évaporation complète. Le sel cristallisé dépose. J'ai vu employer ce procédé en pays diola, à Kaniobon, près de Bignona. Le sel ainsi obtenu est utilisé dans la cuisine familiale mais sa production est assez importante pour permettre un certain commerce. Il se vend jusqu'à Ziguinchor » (PALES, 1950 : 14).

D'autres descriptions phytogéographiques de la Basse Casamance font penser à de fortes perturbations anthropiques. Ainsi MIÈGE *et al.* (1976 : 463) écrivent : « Suivant leur emplacement, les vasières s'ensablent, se saturent en sel pour former les tannes », « des formations mixtes peuvent se rencontrer. C'est ainsi que les *Rhizophora mangle* peuvent cohabiter avec *Paspalum vaginatum*... qui forme des plaques plus ou moins importantes qui s'infiltrent dans une mangrove clairsemée. La fougère *A. aureum* croît, par place, en touffes plus ou moins volumineuses... La ceinture d'*Avicennia africana* elle-même peut se trouver interrompue ou être associée avec des plantes herbacées telles que *Sesuvium portulacastrum*, *Phloxeris vermicularis*, etc. ».

Ces faits, joints à l'ancienne occupation humaine de la Casamance (VIEILLEFON, 1970 ; LINARES DE SAPIR, 1971) nous font supposer qu'une partie des tannes a pu être agrandie, sinon créée, par l'action humaine pour l'extraction de terre salée.

REMARQUES : Pour la Gambie et la Casamance, deux problèmes géomorphologiques peuvent être soulevés : celui des monticules (« lunettes » de VIEILLEFON ou « tans » de GIGLIOLI & THORNTON) et celui du tassemement des zones nues. Comme l'indique TRICART (1978) dans son analyse de la thèse de VIEILLEFON (1977), « sur les tannes dénudés, la déflation éolienne excave des dépressions à fond plat, bordées d'un bourrelet du côté sous le vent. Le lessivage des sels pendant les pluies permet rapidement la fixation du bourrelet par une végétation non halophile. La cuvette cesse rapidement de s'approfondir car dès qu'elle est légèrement excavée, l'eau y stagne en saison des pluies ». Il ne nous semble pas que les auteurs ayant travaillé en Casamance et en Gambie aient observé directement le rôle du vent : les monticules sont en effet colonisés par une végétation souvent arborée, avec même des *Adansonia digitata*. Le rôle du vent nous paraît être plus une interprétation qu'une observation. Nous pensons que ces monticules sont aussi bien interprétables comme des restes de cordons littoraux ou comme des rejets de terre lessivée. Quant au tassemement imperméabilisant les cuvettes, n'est-il pas le signe de travaux d'extraction de terre salée comme au Bénin ? Peut-être la réobservation des zones dénudées de Gambie et de Casamance, en tenant compte du facteur humain et de l'histoire passée de l'écosystème, montrerait-elle des points communs avec celles du Bénin.

B. — POSSIBILITÉ DE CRÉATION DE ZONES NUES PAR EXTRACTION DE SEL

1. Guinée

Pour la Guinée, BALTZER & LAFOND (1971 : 180, fig. 4) indiquent « une auréole sursalée, tan » et dans la légende : « les zones sursalées sont inutilisables et les mangroves sont exploitées pour le chauffage et la production de tanin ». A la page 182 ils écrivent : « vers l'intérieur, les *Avicennia* font place à une bande sursalée dépourvue de végétation et enfin

à une bande couverte de prairie à *Heleocharis* qui forme transition avec les terres non inondables. Les associations herbacées varient quelque peu de l'aval vers l'amont de la zone de mangrove et l'on peut distinguer successivement une zone à *Sesuvium*, une zone à *Philocerus* et une zone à *Paspalum*, au moins lorsque le développement de la région côtière n'a pas été entravé par des obstacles topographiques ni modifié par des actions humaines ».

Or l'extraction de sel du type de celle du Bénin est connue en Guinée. PALES (1950 : 15) écrit : « Dans la région de Coyah... les sables salés sont lessivés jusqu'à saturation de l'eau de lavage. Cette eau recueillie dans les calebasses est ensuite évaporée par chauffage sur des feux de bois ». De même, ROLLET (1975 : 208) note : « D'après BALACHOWSKY, les Mandeni de basse-Guinée (80 km au sud-est de Conakry, à la frontière de la Sierra Leone) lessivent la terre de la mangrove pour extraire le sel... Cette activité est ancienne car il existe des tumulus de terre dessalée ». Il nous paraît ainsi probable que les auréoles sur-salées signalées par BALTZER & LAFOND ont été causées par ces anciennes extractions de sel.

On peut aussi ajouter qu'en Guinée, dans l'île du Kabak, JACQUES-FÉLIX & CHÉZEAU (1960) ont remarqué que sur les défrichements de palétuviers pour établir des rizières il y avait apparition progressive de *Philocerus vermicularis*, *Sesuvium portulacastrum* et *Paspalum vaginatum*. Ces auteurs ont noté qu'après les défrichements la végétation était lente à s'installer « moins sans doute du fait de la salure que du manque d'ensemencement par les halophytes herbacées », ce qui permet de comprendre la colonisation des aires dénudées par ces trois espèces observée au Bénin.

Notons enfin que MAUNY (1961) indique que FERNANDES (trad. MONOD *et al.*, 1951) signala que les habitants du Rio Grande (en Guinée-Bissau actuelle) portaient leur sel à l'intérieur en pays mandingue pour l'échanger contre de l'or, des esclaves et du riz.

2. Sierra Leone

GLEDHILL (1963 : 699) a décrit des aires dénudées qui auraient suivi la concentration de pêcheries. *S. portulacastrum* recolonise ces aires. L'auteur estime que l'action humaine n'est pas la seule cause de dénudation. Comme il constate qu'en surface la boue a disparu, il pense à un lessivage naturel et à un transport de sable par le vent. Dans son tableau 1, les valeurs du contenu en humus sont basses dans les aires dénudées (1 %), sous les *Avicennia* (7,7 %) et sous les *Sesuvium* (9,6 %) comparées aux valeurs sous les *Rhizophora* (20,2 %). En plusieurs passages l'auteur insiste sur l'activité humaine dans la région : « the surface has been extensively, and often crudely, exploited with the result that it is now largely occupied by coastal thicket and tree savanna » (p. 694), « *Laguncularia* forms pure stands bordering apparently man-made drainage ditches » (p. 696), « the absence of large trees and the paucity of *R. racemosa* is due to the sandy nature of the soil but also be due in parts to man's activity » (p. 702).

Ces descriptions et le fait que la Sierra Leone n'a pas un climat littoral plus sec que celui de Grand Popo au Bénin (tabl. I) nous laissent penser que les zones nues recolonisées par *Sesuvium* sont d'anciennes aires d'extraction de terre salée. Cela expliquerait l'absence de boue en surface et les faibles teneurs en humus. Les deux photos de l'article de GLEDHILL montrent un paysage semblable à ce qui se voit au Bénin. De plus, PALES (1950 : 8) signale qu'on extrait du sel dans l'estuaire des Scarcies par lixiviation des terres salées

et ébullition. Et MAUNY (1961) indique que DUARTE PACHECO PEREIRA (1506-1508) a relevé une production de sel par les Boubooes sur la côte de Sierra Leone, ce sel étant échangé contre de l'or au Coya.

C. — CAS DE L'EST DU GHANA

Au Ghana, à notre connaissance, il n'y a pas eu de zones nues de décrites, mais BOUGHEY (1957 : 680) a insisté sur l'abondance des halophytes herbacées : « Usually several channels and pools of open water persist in the closed lagoon throughout the year. *Avicennia* and its associates fringe this open water, as well as the lagoon margins. The dried-out belt of the lagoon between is usually covered by a dense sward of *Sesuvium* mixed to a greater or lesser extend with *Philoxerus* ». Cela peut s'interpréter comme correspondant à d'anciennes aires d'extraction de sel. Actuellement des marais salants existent, mais l'évaporation finale et le séchage du sel s'effectuent par ébullition (CROW, 1952).

BOSMAN (1704 : 308-309, éd. 1967) a décrit quelques types d'extraction de sel à la fin de sa lettre 16 (« Of the manner of boiling their salt »). Il insiste sur la salinité du sol : « the ground being saltish and nitrous, a small quantity of water will make better salt, and that quicker than a great deal ; which renders this place the more fit to produce a great deal of salt in a small time ». Au XVIII^e siècle, les Ashanti avaient des routes du sel partant de la côte (FYNN, 1971). MAUNY (1961) a figuré deux routes : une près de Lomé (Kéta sans doute) et une près d'Accra (cf. sa fig. 66, p. 322).

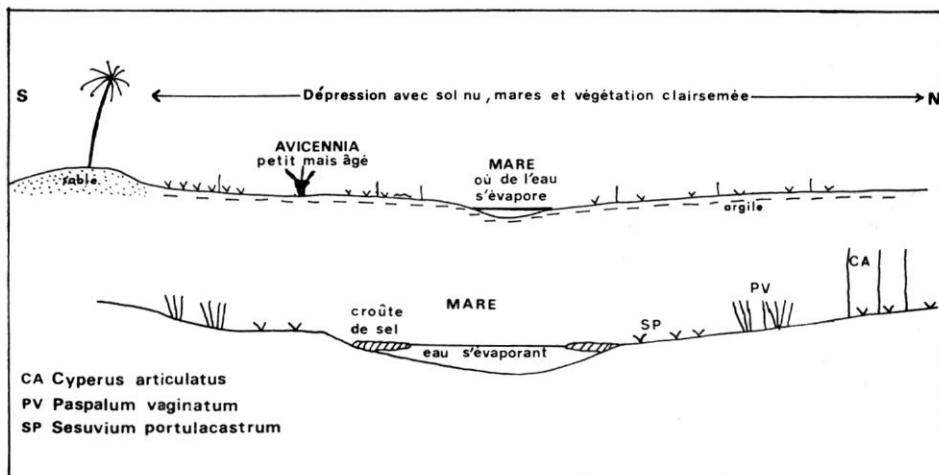


FIG. 7. — Transects schématiques près de Kéta (Ghana).

Personnellement, fin février 1975, dans la dépression en arrière du cordon littoral de Kéta (est du Ghana, près de la frontière du Togo), nous avons vu des zones avec peu de végétation : quelques vieux *Avicennia* très coupés et petits, des touffes de *P. vaginatum* et *S. portulacastrum* (fig. 7 et pl. V, 13 et 14). Du sel y était obtenu par l'évaporation

de l'eau dans des cuvettes de l'argile (pl. V, 15). Un tel paysage paraît dû à une surexploitation ancienne de la mangrove, facilitée par la faible pluviométrie (750 mm environ, tabl. I). Nous pensons qu'ici il n'est plus possible d'extraire le sel de la terre, car le sable argileux a dû être, au cours des siècles, totalement lessivé et retiré. Il reste surtout l'argile plus difficilement lessivable à cause de sa basse perméabilité. De plus, la majorité des arbres ayant été coupée, il se poserait le problème du combustible si l'on voulait faire évaporer le filtrat par ébullition. [Dans l'est du Bénin, aux environs d'Avloh et de Gbéhoué Péda, les paniers de lixiviation sont de moins en moins souvent tressés avec des racines-échasses de *Rhizophora*. Ils sont remplacés par des bassines usagées en aluminium à fond percé. Cela a été interprété par la rareté des palétuviers, leurs racines-échasses étant de préférence conservées pour servir de bois de combustion (PARADIS & ADJANOHOUP, 1974).]

REMARQUE : Au Togo, sur la bordure du sud de la dépression du Zio, entre le lac Togo et l'aéroport de Lomé, existent des zones dénudées en contact avec des savanes à *Mitragyna inermis* (observation personnelle en 1976). Une étude détaillée de cette région serait à entreprendre.

CONCLUSION

Ce travail insiste sur la possibilité d'existence de tannes anthropiques par l'extraCTION de sel actuelle et surtout passée, dans plusieurs pays d'Afrique occidentale. Certes, ces tannes, même s'ils sont nombreux en Afrique de l'Ouest au sud du 14^e parallèle, ne sont qu'un cas particulier des zones dénudées qui, en général, comme au Sénégal et dans le reste du monde, sont naturels, dus à des phénomènes uniquement physico-chimiques.

On peut chercher à placer ces divers types de tannes dans l'écologie littorale de l'Afrique occidentale en rapport avec les fluctuations récentes du niveau marin et avec les climats à saison sèche, facteurs qui ont facilité l'emprise humaine sur le milieu.

Les mangroves et les fluctuations récentes du niveau marin

Dans de nombreux pays existent des témoins ou des preuves d'un niveau marin¹ supérieur à l'actuel de 50 cm à 1 m : Casamance (FAURE *et al.*, 1974), Côte d'Ivoire (POMEL, 1979 ; TASTET, 1979), Ghana (LABOREL & DELIBRIAS, 1976), Bénin (PARADIS, 1977). Ce niveau est daté de 2500 à 600 BP. Alors, les mangroves ont pu s'étaler largement dans le cours inférieur des fleuves et les marées biquotidiennes devaient favoriser leur épanouissement dans les basses plaines, aujourd'hui d'altitude supérieure de 40-50 cm au niveau de l'eau des chenaux. A notre avis il s'agit d'une petite transgression et elle peut expliquer la présence d'*Avicennia* apparemment non en équilibre avec les conditions hydrologiques actuelles (cas de ceux du nord du lac Ahémé et de Togbin au Bénin).

Plus récemment eut lieu une petite régression (suggérée aussi par GLEDHILL, 1963 : 701, 703, pour la Sierra Leone) qui amena progressivement l'eau à son niveau présent et provoqua les microterrasses des bords de lagunes et de bas chenaux, la microfalaise de bord de mer, le fort abaissement des nappes phréatiques en saison sèche, les changements

1. Peut-être de deux niveaux supérieurs à l'actuel (cf. POMEL, 1979).

de faune (PARADIS, 1978), l'extension des forêts marécageuses d'eau douce, celle des prairies à *Typha australis* aux dépens des mangroves et la fermeture des embouchures en saison sèche. L'amplitude actuelle des marées étant faible (1 m en moyenne) sur toute la côte depuis le Sénégal jusqu'au Nigéria, les sites porteurs d'*Avicennia*, une fois déboisés (naturellement ou artificiellement) ne reçoivent plus que très rarement les diaspores de palétuviers, apport qui, s'il était plus fréquent et régulier, leur permettrait de se repeupler avec ces palétuviers. Sur ces sites une fois déboisés s'implantent des halophytes herbacés ou se forment des zones nues, cela variant avec le climat et l'emprise humaine.

Les mangroves et les climats côtiers d'Afrique occidentale

Comme l'ont montré BALTZER & LAFOND (1971), en climat perhumide, les marais sont progressivement dessalés et la végétation passe de la mangrove à la forêt marécageuse d'eau douce sans zone dénudée et — ajoutons-nous — sans extraction de terre salée. C'est le cas par exemple du Nigéria ou de la Côte d'Ivoire. En climat tropical (Gambie à Sierra Leone) ou subéquatorial sec (Ghana, Bénin), où alternent saison sèche et saison des pluies, apparaissent des zones dénudées et — ajoutons-nous — des extractions de terre salée. Sous de tels climats, mangrove et forêt marécageuse ne sont pas en continuité : des prairies et pelouses diverses (à *P. vaginatum*, à *S. portulacastrum*, à *P. vermicularis*), des marécages à *Typha* sont interposés entre.

Il est évident qu'extraction de terre salée et tanne sont liés. En climat à forte saison sèche (Gambie, Casamance ; cf. tabl. I) l'extraction de terre doit, dans une chaîne causale, venir après l'apparition du tanne, le climat étant vraisemblablement le facteur déterminant. En climat à saison sèche moins longue (Bénin, Sierra Leone et sans doute Guinée et Ghana ; cf. tabl. I), l'extraction de terre est le facteur déterminant dans la création du tanne.

L'impact humain sur les mangroves

Sans à nouveau insister sur cet aspect (voir ROLLET, 1975) abordé précédemment, on se rend compte qu'il est lié aux conditions géomorphologiques et climatiques. En climat humide, l'homme abat les palétuviers dans les parties les plus élevées et les mangroves finissent par être remplacées par des prairies à *P. vaginatum* avec des *A. aureum* (GUILLAUMET & ADJANOHOUM, 1971 : 212). En climat sec, l'abattage est facilité, mais en même temps aussi l'extraction de terre salée en vue de son lessivage. C'est elle qui a causé les zones nues du Bénin et de quelques autres pays d'Afrique à climat pas assez aride pour que ces tannes se forment naturellement. En climat plus aride (Gambie, Casamance), cette extraction a sans doute agrandi les zones nues formées naturellement. Il faut une nouvelle fois insister sur l'ancienneté du peuplement humain sur le littoral ouest-africain dont témoignent les nombreux amas coquilliers et sur l'importance alimentaire et commerciale du sel pour ces peuples riverains de la mer (MAUNY, 1961).

Une mangrove non touchée par l'homme étant auto-renouvelable sur plusieurs siècles, beaucoup de mosaïques (zones nues avec quelques palétuviers, prairies avec des *Avicennia* dispersés, pelouses à halophytes herbacés mêlés de palétuviers) nous paraissent très bien explicables par des stress anthropiques. De ceux-ci c'est l'extraction de terre salée qui a l'influence la plus drastique.

TABLEAU I. — Données pluviothermiques mensuelles pour différentes stations d'Afrique de l'Ouest.

DAKAR (Sénégal) : 14°44' N, 17°30' W, alt. 22 m.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	ANNEE
P (mm)	0	2	0	0	3	11	105	245	193	48	5	0	612
T (°C)	20,5	18,9	19,6	20,9	22,7	25,9	27,1	27,1	27,3	27,2	25,7	23,1	23,8
	a	a	a	a	a	a	h	p	p	s	a	a	

ZIGUINCHOR (Sénégal) : 12°35' N, 16°16' W, alt. 10 m.

P (mm)	1	1	0	0	10	122	350	551	356	156	7	1	1555
T (°C)	23,2	23,8	25,2	26	26,9	27,4	26,2	25,8	26,2	26,9	26,5	23,7	25,8
	a	a	a	a	a	h	p	p	p	p	a	a	

CONAKRY (Guinée) : 9°34' N, 13°37' W, alt. 46 m.

P (mm)	1	2	4	17	158	555	1320	1100	718	334	121	12	4343
T (°C)	26,3	26,3	26,6	27,1	26,9	25,8	24,7	24,4	25,2	25,6	26,3	26,5	26
	a	a	a	a	p	p	p	p	p	p	h	a	

FREETOWN (Sierra Leone) : 8°37' N, 13°12' W, alt. 26 m.

P (mm)	8	6	25	99	280	508	863	914	711	317	139	30	3900
T (°C)	27,4	27,8	27,9	27,8	27,4	26,7	25,5	25,2	26	26,5	27,1	27,2	27,2
	a	a	s	h	p	p	p	p	p	p	p	s	

ACCRA (Ghana) : 5°33' N, 0°12' W, alt. 27 m.

P (mm)	14	35	67	78	138	191	45	15	44	80	34	25	766
T (°C)	27,3	27,7	27,8	27,7	27	25,7	24,6	24,3	25	26,1	27,1	27,3	26,5
	a	s	s	h	p	p	s	a	s	h	s	s	

LOME (Togo) : 6°10' N, 1°15' E, alt. 20 m.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	ANNEE
P (mm)	17	37	80	104	153	202	55	16	48	153	21	6	893
T (°C)	26,8	27,5	27,9	27,6	26,9	25,6	24,6	24,6	25,6	25,8	26,7	26,9	26,4
	a	s	h	p	p	p	s	a	s	p	s	a	

GRAND-POPO (Bénin) : 6°16' N, 1°49' E, alt. 5 m.

P (mm)	10	30	66	100	167	251	91	25	44	95	35	13	927
	a	s	s	p	p	p	h	s	s	h	s	a	

OUIDAH (Bénin) : 6°21' N, 2°05' E, alt. 16 m.

P (mm)	12	28	92	121	192	297	129	42	74	137	47	16	1187
	a	s	h	p	p	p	p	s	h	p	s	a	

COTONOU (Bénin) : 6°21' N, 2°24' E, alt. 4 m.

P (mm)	27	34	98	124	222	383	140	42	78	156	58	16	1378
T (°C)	27,2	28	28,6	28	27,4	26,1	25,5	25,4	25,8	26,4	27,2	27,3	26,9
	s	s	h	p	p	p	p	s	h	p	s	a	

Les données pour toutes les stations sauf celles du Bénin sont tirées de MORAL (1964). Nous avons également retenu de cet auteur sa classification des mois : a = mois aride (où $P < 16$ mm à 25° et $P < 25$ mm à 30°) ; s = mois sec (où P est compris entre 16 et 57,5 mm à 25° et entre 25 et 80 mm à 30°) ; h = mois humide (où P est compris entre 57,5 et 117,5 mm à 25° et entre 80 et 150 mm à 30°) ; p = mois pluvieux (où $P > 117,5$ mm à 25° et $P > 150$ mm à 30°).

Remerciements

Nous exprimons notre reconnaissance à M. le Pr Th. MONOD, membre de l'Institut, qui a bien voulu nous donner des conseils et références bibliographiques, ainsi qu'à M. le Pr R. SCHNELL qui a lu et critiqué une première forme de notre manuscrit. Les frais de terrain ont été en partie supportés par le Laboratoire de Botanique de l'Université de Cotonou (Bénin), dirigé par le Pr E. ADJANO-HOUN, que nous remercions. Notre gratitude va également à J. F. LABROUCHE, Mlle J. RIVALLAIN et J. VIEILLEFON, qui nous ont fourni divers documents, ainsi qu'à R. GEORGES (École Normale Supérieure d'Abidjan), qui a tiré nos clichés du Ghana.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAM, J. G., 1958. — Floristique des pâturages salés (halophytes et subhalophytes) et végétation des rizières du Siné-Saloum (Sénégal). *J. Agric. trop. Bot. appl.*, **5** (8-9) : 505-541.
- AUBRÉVILLE, A., 1950. — Flore forestière soudano-guinéenne. Soc. Edit. Géog. Maritim. et Col., Paris : 524 p.
- BALTZER, F., 1969. — Les formations végétales associées au delta de la Dumbéa (Nouvelle-Calédonie). *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, **1** (1) : 59-84.
- BALTZER, F., & L. R. LAFOND, 1971. — Marais maritimes tropicaux. *Rev. Géog. phys. Géol. dyn.*, **13** (2) : 173-196.
- BONFILS, P., & J. FAURE, 1961. — Étude des sols du Bao Bolon. *Agron. trop.*, **16** (2) : 127-147.
- BOSMAN, W., 1704. — A new and accurate description of the Coast of Guinea : divided into the Gold, the Slave and the Ivory Coast. Barner & Noble, Inc., New York : 577 p. (New ed. : 1967).
- BOUGHEY, A. S., 1957. — Ecological studies of tropical coast-lines. I. The Gold Coast, West Africa. *J. Ecol.*, **45** : 665-687.
- CHAPMAN, V. J., 1976. — Mangrove Vegetation. J. Cramer, Vaduz : 447 p.
- CROW, A. T., 1952. — The rocks of the Sekondi series of the Gold Coast. *Gold Coast geol. Surv. Bull.*, **18** : 68 p.
- DAPPER, D'O. D. M., 1686. — Description de l'Afrique. Réimp. 1970, Johnson reprint corpor., New York : 534 p. + 11 p. d'index.
- FAURE, H., 1975. — Nouvelle approche du problème du niveau des mers. *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, **44-45** : 77-79.
- FAURE, H., J. VIEILLEFON & C. A. DIOP, 1974. — Évolution de la ligne de rivage holocène en Casamance (Sud du Sénégal). *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, **42-43** : 91-99.
- FOSBERG, F. R., 1961. — Vegetation-free zone on dry mangrove coasts. *Prof. Pap. U.S. geol. Surv.*, **424-D** : 216-218.
- FYNN, J. K., 1971. — Asante and its Neighbours 1700-1807. (Legon History Series) Longman : 175 p.
- GERMAIN, P., 1975. — Contribution à la connaissance du Quaternaire récent du littoral dahoméen. *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, **44-45** : 33-45.
- GIGLIOLI, M. E. C., & I. THORNTON, 1965. — The mangrove swamps of Keneba, lower Gambia river basin. I. Descriptive notes on the climate, the mangrove swamps and the physical composition of their soils. *J. appl. Écol.*, **2** : 81-103.
- GLEDHILL, D., 1963. — The Ecology of the Aberdeen Creek mangrove swamp. *J. Ecol.*, **51** : 693-703.
- GRIVOT, R., 1944. — L'industrie du sel dans la région de Grand-Popo. *Notes afr.*, IFAN, Dakar, **21** : 23-24.
- GRUVEL, A., 1908. — Les Pêcheries des Côtes du Sénégal et des Rivières du Sud. Lib. Maritim. et Colon., Paris : 245 p.
- GUILCHER, A., 1959. — La région côtière du Bas-Dahomey occidental. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, sér. B, **21** (3-4) : 358-424.
- GUILLAUMET, J. L., & E. ADJANOHOUN, 1971. — La végétation de la Côte d'Ivoire. In : Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire, Mém. ORSTOM, **50** : 157-263.

- GUINKO, S., 1974. — Contribution à l'étude écologique des savanes marécageuses du Bas-Dahomey. Thèse de 3^e cycle, Fac. Sc. Abidjan : 142 p.
- JACQUES-FÉLIX, H., & R. CHÉZEAU, 1960. — Sols et groupements végétaux de la zone littorale de Guinée dans leurs rapports avec la riziculture. 1. L'île du Kabak. *Agron. trop.*, **15** (3) : 325-341.
- KIENER, A., 1978. — Écologie, physiologie et économie des eaux saumâtres. Masson, Paris : 220 p.
- LABOREL, J., & G. DELIURIAS, 1976. — Niveaux marins récents à Vermetidae du littoral ouest-africain. Description, datation et comparaison avec les niveaux homologues des côtes du Brésil. *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, **47** : 97-110.
- LINARES DE SAPIR, O., 1971. — Shell middens of lower Casamance and problems of Diola proto-history. *W. Afr. J. Archaeology*, Ibadan, **1** : 23-54.
- MAUNY, R., 1961. — Tableau géographique de l'Ouest africain au Moyen âge d'après les sources écrites, la tradition et l'archéologie. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, Dakar, **61** : 588 p.
- MIEGE, J., P. HAINARD & G. TCHEREMISSINOFF, 1976. — Aperçu phytogéographique sur la Basse-Casamance. *Poissiera*, **24** : 461-471.
- MONOD, Th., A. TEIXEIRA DA MOTA & R. MAUNY, 1951. — Description de la Côte occidentale d'Afrique (Sénégal au Cap de Monte, Archipels) par V. Fernandes (1506-1510). Centro de estud. da Guiné port. Bissau, mém. n° 11 : 225 p.
- MORAL, P., 1964. — Essai sur les régions pluviothermiques de l'Afrique de l'Ouest. *Annls Géogr.*, **400** : 660-686.
- PALES, L., 1950. — Les sels alimentaires. Sels minéraux. Problème des sels alimentaires en A.O.F. Gouvernement Général de l'A.O.F., Direction Générale de la Santé Publique, Dakar : 107 p.
- PARADIS, G., 1975a. — Observations sur les forêts marécageuses du Bas-Dahomey : localisation, principaux types, évolution au cours du Quaternaire récent. *Annls Univ. Abidjan*, E, **8** : 281-315.
- 1975b. — Physionomie, composition floristique et dynamisme des formations végétales d'une partie de la Basse Vallée de l'Ouémé (Dahomey). *Annls Univ. Abidjan*, C, **11** : 65-101.
- 1976a. — Contribution à l'étude de la flore et de la végétation littorale du Dahomey. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, n° 383, Botanique **26** : 33-68.
- 1976b. — Recherches sur le Quaternaire récent du Sud de la R. P. du Bénin (ex-Dahomey) : étude de thanatocénoses de Mollusques. CERPAB, Orsay, contrib. n° 12 : 173 p.
- 1977. — Observations sur l'Holocène récent du Sud Bénin (ex-Sud Dahomey). *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, **51** : 49-73.
- 1978. — Interprétation paléoécologique et paléogéographique des taphocénoses de l'Holocène récent du Sud-Bénin, à partir de la répartition actuelle des Mollusques littoraux et lagunaires d'Afrique occidentale. *Géobios*, Lyon, **11** (6) : 867-891.
- 1979. — Observations sur *Laguncularia racemosa* Gaertn. et *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub. dans les successions secondaires de la mangrove du Bénin. *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, sér. A, **41** (1) : 92-102.
- PARADIS, G., & E. ADJANOHOUN, 1974. — L'impact de la fabrication du sel sur la végétation de mangrove et la géomorphologie dans le Bas-Dahomey. *Annls Univ. Abidjan*, E, **7** : 599-612.
- PARADIS, G., S. DE SOUZA & P. HOUNGNON, 1978. — Les stations à *Lophira lanceolata* dans la mosaïque forêt-savane du Sud-Bénin (ex Sud-Dahomey) *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, n° 521, Botanique **35** : 39-58.
- PERTUISOT, J. P., 1975. — De la signification du mot sebkha en géologie. Exemples tunisiens. *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, **44-45** : 67-75.
- POMEL, R., 1979. — Géographie physique de la Basse Côte d'Ivoire. Thèse de 3^e cycle, Univ. Caen. UER Sc. de la Terre : 625 p.

- RIVALLAIN, J., 1980. — Le sel dans les villages côtiers et lagunaires du Bas-Bénin : sa fabrication, sa place dans le circuit du sel africain. *Annls Univ. Abidjan*, I, 8 : 79-127.
- ROLLET, B., 1975. — Les utilisations de la mangrove. *J. Agric. trop. Bot. appl.*, 22 (7-8-9) : 203-235.
- SALL, M., & E. S. DIOP, 1975. — Le Gandooul et les îles Betanti. Étude géomorphologique. *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, 44-45 : 47-54.
- SALOMON, J. N., 1978. — Contribution à l'étude écologique et géographique des mangroves. *Revue Géomorph. Dyn.*, 2-3 : 63-80.
- SCHNELL, R., 1971. — Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Vol. 2 : les milieux, les groupements végétaux. Gauthier-Villars éd., Paris : 503-951.
- SNELGRAVE, Captain W., 1734. — A new account of some parts of Guinea and the Slave-trade. J., J., P. Knapton, London : 289 p.
- TASTET, J. P., 1975. — Les formations sédimentaires quaternaires à actuelles du littoral du Dahomey. *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, 46 : 21-44.
- 1979. — Environnements sédimentaires et structuraux quaternaires du littoral du Golfe de Guinée (Côte d'Ivoire, Togo, Bénin). Thèse, Univ. Bordeaux I, vol. 1 : 181 p., vol. 2 : 125 fig.
- THOM, B. G., 1967. — Mangrove ecology and deltaic geomorphology, Tabasco, Mexico. *J. Ecol.*, 55 : 301-343.
- THOM, B. G., L. D. WRIGHT & J. M. COLEMAN, 1975. — Mangrove ecology and deltaic-estuarine geomorphology : Cambridge Gulf-Ord River, Western Australia. *J. Ecol.*, 63 : 203-232.
- TRICART, J., 1978. — Analyse et critique de la thèse de VIEILLEFON (1977). *Revue Géomorph. Dyn.*, 4 : 153-154.
- VIEILLEFON, J., 1969. — La pédogénèse dans les mangroves tropicales. Un exemple de chronoséquence. *Sci. sol.*, 2 : 115-148.
- 1970. — Le problème des repères stratigraphiques quaternaires en Casamance (Sénégal). *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, 26 : 13-23.
- 1977. — Les sols des mangroves et des tannes de Basse Casamance (Sénégal). *Mém. ORSTOM*, 83 : 291 p.
- VILLIERS, A., 1954. — Un biotope curieux des *tan* : les terriers de crabe. *Notes afr.*, 62 : 57-59.
- WALTER, H., & M. STEINER, 1936. — Die Ökologie des Ostafrikanischen Mangroven. *Z. Bot.*, 30 : 65-193.

Manuscrit déposé le 14 décembre 1979.

PLANCHE I : Sud de Ouidah (Bénin).

- 1 — *Avicennia* (A) dans la prairie à *Paspalum vaginatum* (PV).
- 2 — Enlèvement des *Rhizophora* (R) pour le bois et pour extraire de la terre salée. Au premier plan, *P. vaginatum* (Pv).
- 3 — Aspect d'une zone dénudée avec un vieux panier de lessivage.



PLANCHE I

PLANCHE II : Togbin (Bénin).

- 4 — Aire d'extraction de terre salée, mise en tas (à droite). Trois pieds d'*Avicennia* ont été conservés.
- 5 — Enlèvement de la végétation dans une future aire d'extraction de terre salée. Au loin, *Rhizophora* (R).
- 6 — Aspect d'une aire d'extraction de terre salée. A gauche, tas de terre, paniers de lessivage et poteries pour recueillir le filtrat.



PLANCHE III : Environs de Gbéhoué Péda (Bénin).

- 7 — Pied d'*Avicennia* (A) dans la prairie à *P. vaginatum* (Pv).
- 8 — Aspect de la prairie à *P. vaginatum*, avec *Cyperus articulatus* (C) et *Phoenix reclinata* (P r).
- 9 — Colonisation des aires dénudées par *Sesuvium portulacastrum* (S), avec des pieds d'*Avicennia* (A).
On voit trois tas de terre salée protégés de la pluie par des feuilles de palmiers.



PLANCHE III

PLANCHE IV : Environs de Gbéhoué Péda (Bénin).

- 10 — Butte sableuse (B) avec *Phoenix reclinata* (Pr) et aire nue au premier plan. *Sesuvium portulacastrum* (S) et *Paspalum vaginatum* la colonisent.
- 11 — Recolonisation des aires dénudées par *S. portulacastrum*. Au loin, *Avicennia* (A) et tas de terre salée (face à la flèche).
- 12 — Pieds d'*Avicennia* (A) subsistant près de l'eau, mêlés à *S. portulacastrum* (S) et *P. vaginatum* (Pv).

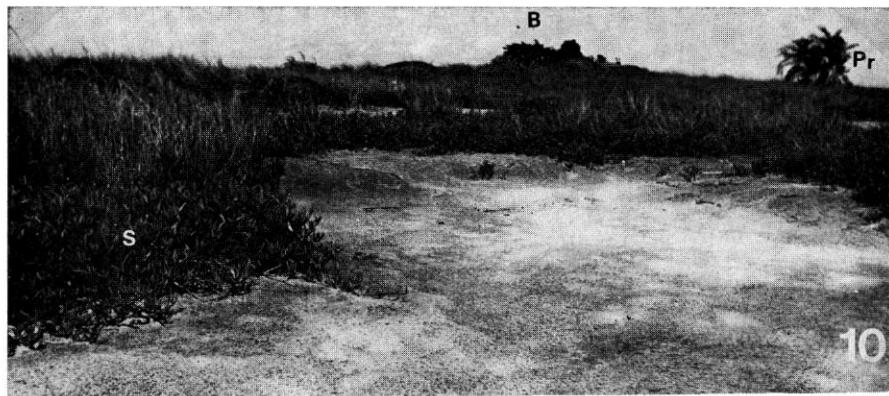


PLANCHE IV

PLANCHE V : Région de Kéta (Est du Ghana).

- 13 — Zones dénudées entourées de *P. vaginatum* (Pv) et *S. portulacastrum* (S). Au loin, une femme recueille du sel.
- 14 — Végétation très clairsemée et zones dénudées craquelées. On voit de petits *Avicennia* (A), qui en fait sont âgés.
- 15 — Une femme recueille du sel obtenu par l'évaporation naturelle de l'eau dans des cuvettes formées sur l'argile des zones dénudées. (Fin février 1975.)

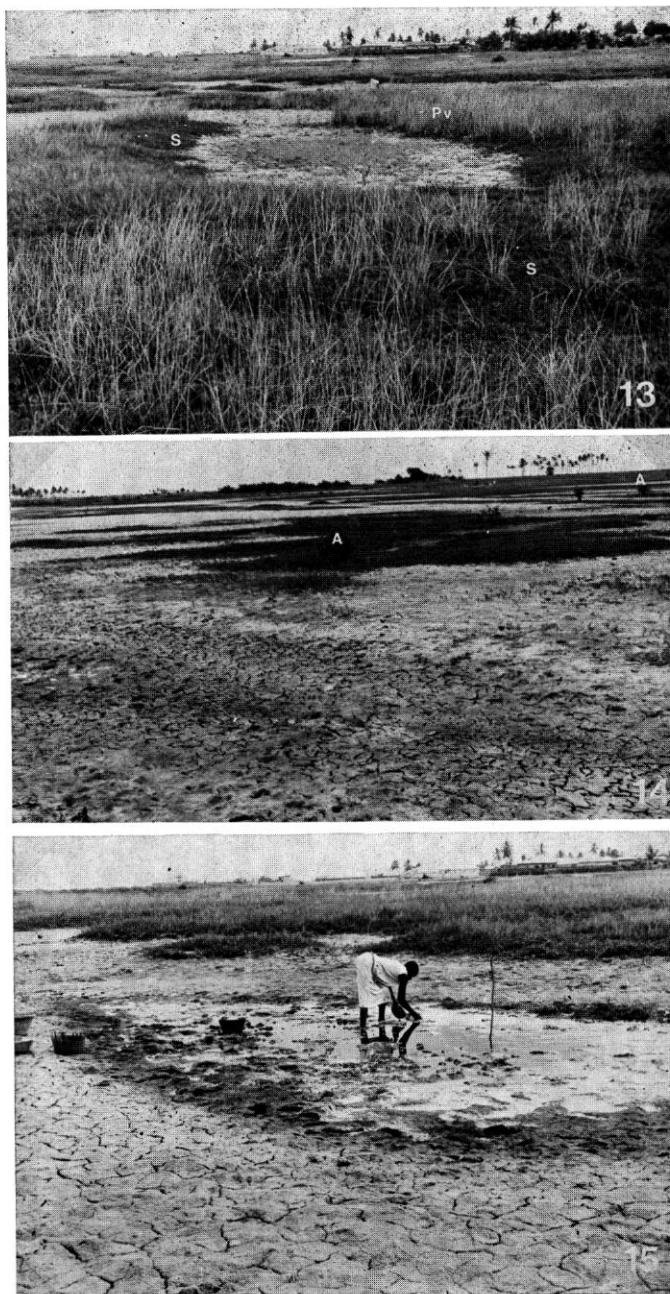


PLANCHE V

**Relations entre la structure exinique,
la morphologie tectale du pollen,
les conditions climatiques et écologiques
chez certaines espèces du genre *Peucedanum* L. (Umbelliferae)**

par Michel NIGAUD *

Résumé. — Le genre *Peucedanum* L. est largement répandu dans le monde. Il connaît ainsi des conditions écologiques variées et se trouve soumis à des influences fort diverses (froid, chaleur, humidité, sécheresse...). Ces paramètres extérieurs agissent-ils au niveau du pollen ? Ont-ils des actions directes sur l'évolution et la constitution stratigraphiques de l'exine ? C'est ce que la présente étude entreprend d'établir, parallèlement aux travaux de morphologie florale dus à J. P. REDURON qui travaille sur les mêmes espèces.

Abstract. — Relationships between pollen characters (structure of exine and tectum), climatical and ecological conditions in some species of the genus *Peucedanum* L. (Umbelliferae). — The *Peucedanum* L. genus is widely distributed throughout the world. It is thus exposed to a variety of ecological conditions and is subjected to a great many influences (heat, cold, dampness, dryness...). Have these external factors any effect upon the pollen itself ? Do they act directly on the evolution and stratigraphic constitution of exine ? The present study has been undertaken to try to establish this parallel to the work of J. P. REDURON on the same species.

INTRODUCTION

Au niveau des caractères végétatifs, l'adaptation des plantes aux influences diverses du milieu est depuis longtemps constatée et démontrée. En est-il de même pour des parties plus intimes de ces plantes et plus précisément pour cette entité particulière que constitue un grain de pollen et notamment les strates qui forment son enveloppe exinique dont la plus externe ou tectum ?

Parce que sa répartition générale (latitude, longitude) est largement répandue sur le globe, bien que surtout boréale, le genre *Peucedanum* L. — genre « refuge » (NIGAUD, 1970, 1978) au sein d'une famille bien connue et délimitée, celle des Ombellifères, avec quelques 388 espèces répertoriées à l'Index de Kew — est soumis à des influences diverses : océane ou continentale, d'altitude ou de littoral, de pluviosité ou de sécheresse, de froidure ou de chaleur, tous ces paramètres intervenant séparément ou en groupe.

* Laboratoire de Palynologie de l'ÉPHÉ, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75005 Paris.

Quelles conséquences peuvent en découler au niveau du pollen ? La question étant ici posée, une première et partielle réponse sera esquissée. Toutefois, isolée, la présente contribution ne serait pas totalement significative. Elle s'insère dans le contexte d'autres travaux consacrés aux peucédans et notamment ceux de REDURON (1978, 1979, 1980), de GUYOT (1966, 1971, et *com. pers.*) sur les mêmes espèces, parfois les mêmes échantillons, le premier en morphologie florale et le second en phytodermologie. Antérieurement, d'autres études ont porté sur les vaisseaux ligneux des peucédans (LEMESLE, 1958, LEMESLE et ROUSSEAU, 1959), sur leur ontogénie foliaire (CERCEAU-LARRIVAL, 1962, 1975), sur leur dénombrement chromosomique (CAUWET, 1968), sur leurs fruits (DURRUTY, 1975) et sur leur phytochimie (CARBONNIER *et al.*, 1978), pour ne citer que des auteurs de langue française.

I. — TECHNIQUE ET MATERIEL UTILISÉS

L'observation, après traitement chimique (acétylyse selon Erdtman) et cassure aux ultrasons (CERCEAU et coll., 1970), de pollens prélevés sur des inflorescences d'espèces en provenance de lieux aussi culminants que le mont Kenya (= *P. kerstenii*) ou réputés froids tel Vladivostock (= *P. formosum*), voire de régions de France aussi contrastées que la Grande Brière atlantique (= *P. lancifolium*) et les contreforts calcaires des Alpes en bordure méditerranéenne (= *P. schottii*), conduit à des constatations riches en enseignements divers. Autre exemple, l'étude du *P. paniculatum*, endémique corse, et le cas spécifique d'un échantillon récolté à Montalba (Pyr.-Or.) permettent aussi de se livrer à d'utiles comparaisons avec l'espèce *P. officinale*¹ dont ils sont probablement issus et de sa sous-espèce espagnole *P. stenocarpum*. Toutes ces comparaisons, effectuées soit au niveau des cassures, soit au niveau des surfaces tectales, ont leurs localisations précisées dans les légendes des différentes illustrations.

II. — INFLUENCE DES FACTEURS DOMINANTS « FROID » ET « CHALEUR »

Deux échantillons récoltés, l'un entre 3 500 et 4 000 m d'altitude sur le mont Kenya, l'autre en Primorye (région septentrionale de Vladivostock), le premier *P. kerstenii* (fig. 1a ; pl. I ; 1, 2), le second *P. formosum* (fig. 1b), présentent, sensiblement, les mêmes caractéristiques exiniques (courtes columelles ; ectexine et nexine épaisses ; espace intercolumellaire réduit). Il s'agit, dans l'un et l'autre cas, de plantes soumises à l'influence du froid (du gel notamment) même si interviennent des paramètres compensateurs, soit latitudinaux (Équateur) soit océaniques (mer du Japon).

L'étude du pollen d'autres taxons, dont *Ferula montis elgonis*, appartenant aux plantes afroalpines citées par HEDBERG (1957) — l'orophylie se conjuguant ici avec le froid — montre des convergences structurales de l'exine. Il en est de même pour tout un lot de *Peucedanum* mentionnés par GOROVY (1966, 1978) et dont les strates exiniques ont entre elles beaucoup d'analogies [*P. litorale* (pl. I, 3, 4) et *P. eryngiifolium*, de Primorye ; *P. terebinthaceum*, de Priamourye ; *P. salinum* et *P. vaginatum*, d'Est-Sibérie].

1. Qualifié de « groupe » *P. officinale*.

A l'inverse et comparativement, le pollen de *P. paucifolium* (fig. 1c ; pl. I, 5) et surtout celui de *P. ruthenicum* (fig. 1d ; pl. I, 6), échantillons en provenance respective d'Erevan (Arménie) et de Syrie — l'héliophilie, voire la xérophilie, étant alors dominantes — révèle une structure exinique différente (hautes columelles ; nexine toujours importante si ectexine plus frêle ; espace intercolumellaire ample).

Au total, une constatation semble s'imposer : l'exine du pollen des peucédans est plus compacte en climat froid, plus épaisse et plus « aérée » en climat chaud (fig. 1a et d).

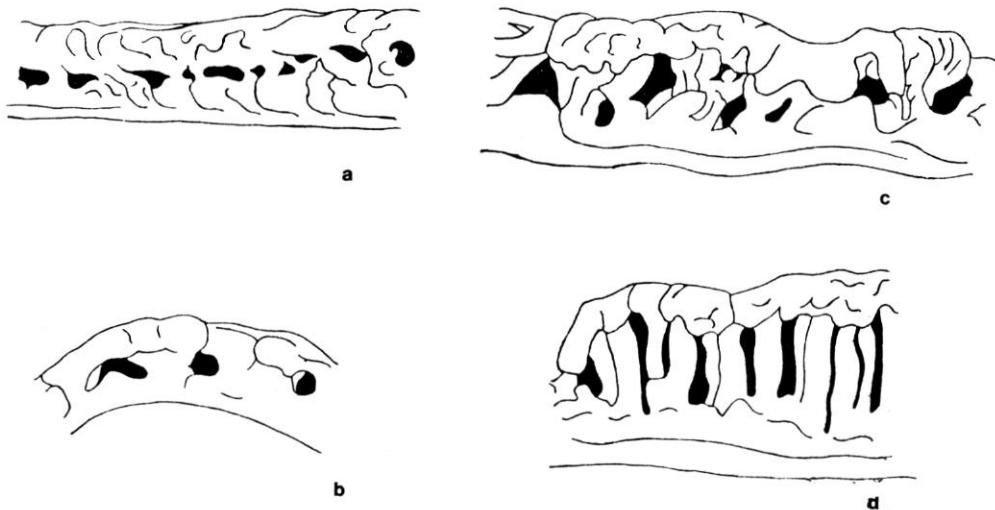


FIG. 1

- a — Cassure méridienne en zone interaperturale subpolaire ; courtes et étroites columelles (1/7 de l'exine) avec têtes coalescentes, fondues dans la masse tectale (3/7 de l'exine) et nexine d'égale épaisseur ; possible distinction de la sole et de l'endexine ; espace intercolumellaire fort réduit. (G \times 16 500, cf. *P. kerstenii* Engler. ; NIGAUD, 1974.)
- b — Cassure méridienne en zone polaire ; columelles courtes et trapues (1/4 de l'exine) avec têtes massives et coalescentes, très peu individualisées ; masse tectale assez homogène et d'égale épaisseur à l'ensemble nexinique ; sole et endexine non discernables ; espace intercolumellaire réduit. (G \times 17 000, cf. *P. formosum* Kayata.)
- c — Cassure méridienne en zone interaperturale subéquatoriale ; robustes columelles, relativement hautes (4/9 de l'exine), composées et ramifiées, les têtes étant en relation directe avec les rugules tectales ; sole et endexine discernables dans une nexine égale au 1/4 de l'ensemble exinique ; espace intercolumellaire important. (G \times 16 500, cf. *P. paucifolium* Ledeb.)
- d — Cassure méridienne en zone interaperturale subéquatoriale ; columelles droites et hautes (1/2 de l'exine) ; sole et endexine nettement discernables, formant une nexine épaisse (1/3 de l'ensemble exinique) comparée à la strate tectale plutôt réduite ; ample espace intercolumellaire. (G \times 17 500, cf. *P. ruthenicum* M. B.)

III. — *P. lancifolium*, ÉTUDE COMPARATIVE AVEC *P. schottii*, AUTRE PLANTE DE LITTORAL ET *P. palustre*, AUTRE ESPÈCE HYGROPHILE

Dans une aire géographique — la France en l'occurrence — plus restreinte que lors des précédentes comparaisons, intercontinentales, entre pollens soumis à des facteurs

externes de même nature ou opposés, est-il encore possible de parvenir à des constatations significatives ?

P. lancifolium (fig. 2a ; pl. II, 3, 4) croît à proximité de la mer, en Loire-Atlantique ou dans le Morbihan, près de lacs et de rivières. Son pollen possède une exine plutôt épaisse, des columelles bien individualisées, mais la surface tectale reste de type « cérébroïde » avec une rugulation commençante. S'il bénéficie d'un climat édulcoré par l'influence marine, *P. lancifolium* a néanmoins son évolution freinée par une hygrophilie naturelle qui agit sans doute dans un sens conservateur.

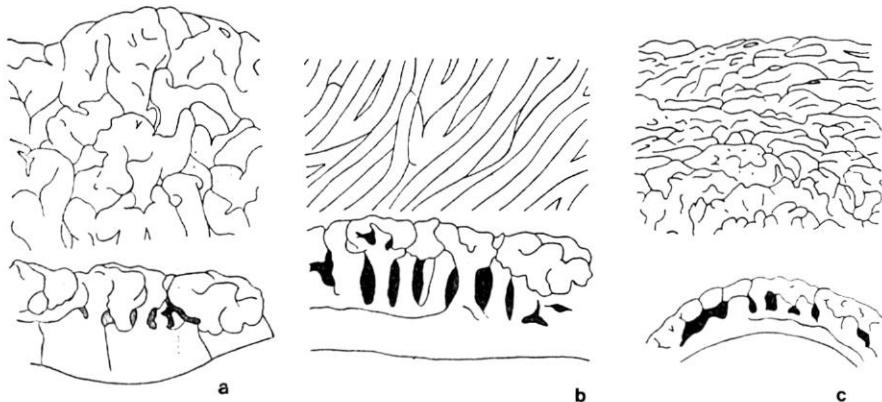


FIG. 2

- a — En bas : cassure méridienne, mésocolpiale, proche des apertures ; columelles de petite taille, cauflorées, aux têtes particulièrement volumineuses ; ensemble nexinique très épais ; espace intercolumellaire assez important. — En haut : ensemble fovéi-fossuléiforme de fortes circonvolutions avec début de rugulation = surface tectale cérébroïde-rugulée commençante (zone subaperturale ; valable également en zone polaire). (G \times 12 000, cf. *P. lancifolium* Lange.)
- b — En bas : cassure méridienne, mésocolpiale, proche des apertures ; columelles hautes, cauflorées, à têtes concrescentes ; nexine épaisse ; ample espace intercolumellaire. — En haut : ensemble fossuléiforme de rugules parfaitement alignées les unes à côté des autres ; parallélisme évident = surface tectale striée (surtout vrai en zone polaire). (G \times 12 000, cf. *P. schottii* Bess. ; NIGAUD, 1975.)
- c — En bas : cassure méridienne en zone polaire ; columelles petites et irrégulières avec têtes vaguement globuleuses, soudées les unes aux autres ; difficile différenciation entre sole et endexine ; espace intercolumellaire réduit. — En haut : ensemble fovéiforme de circonvolutions banales = surface cérébroïde (zone polaire). (G \times 11 000, cf. *P. palustre* Moench.)

Par comparaison, *P. schottii* (fig. 2b ; pl. II, 1, 2), espèce de milieu méditerranéen (Fontan, dans le cas étudié) et de plateau calcaire, a un pollen qui n'est pas sans rappeler le *P. ruthenicum* syrien. Dans le contexte « peucédanien », la surface tectale, striée de belles rugules parallèles, s'avère très évoluée. A l'inverse, *P. palustre* (fig. 2c ; pl. II, 5, 6), échantillon récolté dans le Haut-Rhin, plante de tourbière et de marécage, possède un pollen dont l'exine est sans particularité : columelles banales et surface tectale cérébroïde simple. Dans ce cas, l'hygrophilie semble stabiliser toute évolution (NIGAUD, 1975, 1978 ; HIDEUX et al., 1978).

Au total, la diversité des paramètres (géographiques, climatiques, écologiques...) rencontrés en France explique que des espèces choisies à titre comparatif et volontaire-

ment bien localisées mais, en fait, de dispersion plus large (jusqu'au Portugal : *P. lancifolium* ; jusqu'en Sicile : *P. schottii* ; jusqu'en Finlande : *P. palustre*) présentent, deux à deux, des tendances évolutives (columelles chez *P. lancifolium* et *P. schottii*) ou de stabilité (tectum chez *P. lancifolium* et *P. palustre*) constatables et attendues.

IV. — LES ESPÈCES DU GROUPE *P. officinale* L.

L'étude comparative du pollen de différentes espèces du genre *Peucedanum* L. soumises à l'influence de phénomènes extérieurs, de même essence ou contraires, confirme donc, à l'échelle intercontinentale et à celle de la France, les ressemblances et dissemblances envisagées *a priori* et recherchées à fin de démonstration. Qu'en est-il à une échelle plus réduite encore ? Le cas des peucédans du groupe *P. officinale* et des espèces affines sert maintenant de support à une étude comparative plus fine, à partir d'échantillons choisis dans un ensemble « régional » constitué artificiellement par les deux versants pyrénnéens (*sensu lato*) et la Corse.

Mésophile commune et plante souche, le *P. officinale* (fig. 3a ; pl. III, 1, 2) possède un pollen à exine et tectum simples (petites columelles, surface tectale cérébroïde). *P. paniculatum* (fig. 3b ; pl. III, 3, 4) doit à son isolement dans les îles sardo-corses une évolution somme toute banale (columelles plus grandes, mais tectum toujours cérébroïde avec amorce sensible de régulation). *P. stenocarpum* (fig. 3c) poursuit cette évolution (columelles assez semblables aux précédentes mais surface tectale, cette fois, rugulée). L'évolution la plus caractérisée est celle du *P. species* de Montalba (fig. 3d ; pl. III, 5, 6) qui semble trouver sur place un microclimat et des conditions écologiques particulièrement favorables (hautes columelles et tectum strié-rugulé).

Au total, si ces quatre espèces présentent à l'œil non averti un port de plante assez comparable, l'étude de leur pollen dénote des particularités évidentes. En tout cas, il paraît opportun d'affirmer ici que le *P. species* de Montalba est bien différent du *P. paniculatum* corse (confusion rencontrée dans certaines déterminations). Plus vraisemblablement il s'agit d'un *P. stenocarpum* qui aurait refranchi les Pyrénées. Des arguments appuient cette hypothèse, tel le nombre rapproché des rayons des inflorescences. Une étude phytochimique en cours (CARBONNIER-JARREAU, *com. pers.*) permettra encore d'affiner les actuelles présomptions.

CONCLUSION

Au sein des Ombellifères, les *Peucedanum* constituent un genre remarquable en ce sens que, largement répandus et évolués, ils peuvent servir de matériel précieux en vue d'investigations fines. L'étude des strates exiniques et de leur réponse aux facteurs externes apporte d'utiles informations. Toute une série de constatations semble converger pour avancer que, au niveau du pollen, il y a une réponse effective à l'environnement climatique : compacité générale de l'exine et perforations tectales nombreuses en région de froid intense ou durable ; épaisseur accentuée de l'exine et perforations tectales plus nombreuses en région chaude ou à taux d'ensoleillement important.

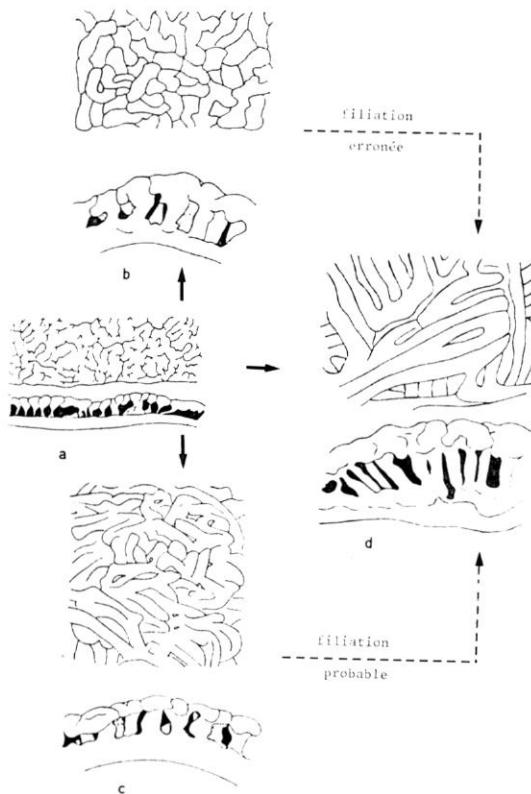


FIG. 3

- a — En bas : cassure méridienne ; mésocolpiale, en zone subéquatoriale ; petites columnelles, irrégulières, à têtes coalescentes ; possible distinction entre sole et endexine ; espace intercolumellaire assez important. — En haut : ensemble fovéiforme de circonvolutions simples = surface tectale cérébroïde (général pour toute la surface tectale). (G \times 11 000, cf. *P. officinale* L. ; NIGAUD, 1975.)
- b — En bas : cassure transversale en zone subpolaire ; columnelles assez massives et relativement hautes à têtes assez volumineuses et coalescentes ; nexine indivise ; espace intercolumellaire assez important. — En haut : ensemble foveï-fossuléiforme de circonvolutions modestes mais à rugulation commençante = surface tectale cérébroïde à cérébro-rugulée simple (zone subpolaire). (G \times 11 000, cf. *P. paniculatum* Lois.)
- c — En bas : cassure méridienne en zone polaire ; columnelles trapues, relativement hautes ; strate tectale plutôt réduite ; ensemble nexinique épais ; espace intercolumellaire assez important. — En haut : ensemble fossuléiforme de rugules simples et désordonnées = surface tectale rugulée simple (zone subpolaire). (G \times 11 500, cf. *P. stenocarpum* (Boiss. et Reuter) Font Quer.)
- d — En bas : cassure transversale mésocolpiale, en zone subpolaire ; hautes et fines columnelles ; strate tectale d'égale épaisseur à l'ensemble nexinique ; possible distinction entre sole et endexine ; ample espace intercolumellaire. — En haut : ensemble fossuléiforme de longues rugules agencées par groupes parallèles plus ou moins perpendiculaires les uns par rapport aux autres = surface tectale striato-rugulée (zone subpolaire). (G \times 12 500, cf. *P. species* de Montalba. Précédemment décrit comme *P. paniculatum* ; NIGAUD, 1975.)

De même, chez les espèces adaptées à un milieu précis (*P. palustre*) ou endémiques strictes (*P. paniculatum*), on peut constater la stabilité de l'exine ainsi que le niveau très faible d'évolution de la morphologie tectale ; ce qui étonne plus dans le second cas que dans le premier. Autre caractéristique : l'allongement¹ du pollen chez les espèces isolées (*P. schottii*, P/E = 2,61 ; *P. paniculatum*, P/E = 2,46 ; *P. sp.* de Montalba, P/E = 2,32) est mesurable et, conséutivement, selon les zones examinées (polaire, équatoriale, interaperturale), des différences morphologiques du tectum sont discernables (de cérébroïde à rugulé, voire strié — NIGAUD, 1975). Liées à cet allongement du pollen, de multiples malformations polliniques apparaissent (NIGAUD, 1970, et, cf. le genre *Seseli* L., PARDO, 1978 et 1979).

En résumé, que déduire de ces constatations qui confirment et ajoutent aux apports de travaux antérieurs (CERCEAU-LARRIVAL, 1971 ; CERCEAU-LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER, 1976 et 1978) ? Quelle est la nature de la réponse de la plante, de son pollen aux influences extérieures ? Là encore la question est posée avec la part à faire entre ce qui est d'origine gamétophytique ou sporophytique. Autre question : compte tenu des connaissances actuelles, est-il possible de projeter sur les autres Angiospermes la réponse du pollen des peucédans aux conditions externes ? Compacité exinique ou épaisissement de l'exine se retrouvent-ils chez les pollens fossiles, recueillis dans les couches géologiques correspondant à des périodes climatiques froides ou chaudes ?

LISTE DES ÉCHANTILLONS ÉTUDIÉS

Abréviations utilisées : P, Paris ; UPS, Uppsala (Suède) ; PIBC, Pacific Institute of Bio-Organic Chemistry, Vladivostok (URSS) ; ERE, Erevan (Arménie) ; MA, Madrid (Espagne).

- Peucedanum kerstenii* Engler, mont Kenya, Alluaud 223 (P).
Peucedanum kerstenii Engler, mont Elgon, Hedberg 962 (UPS).
Peucedanum kerstenii Engler, Ruwenzori, Hedberg 395 (UPS).
Peucedanum formosum Kayata, Primorie, GOROVY, 7.IX.1975 (PIBC).
Peucedanum litorale Worosch. et Gorovoy, Primorie, GOROVY, 1.IX.1972 (PIBC).
Peucedanum eryngiifolium Kom., Primorie, Bojko, 5.VIII.1977 (PIBC).
Peucedanum terebinthaceum (Fisch. ex Irev.) Ledeb., Priamourie, GOROVY, 5.VIII.1960 (PIBC).
Peucedanum salinum Pall., Est Sibérie, PRETROCHENKO, 10.VIII.1965 (PIBC).
Peucedanum vaginatum Ledeb., Est Sibérie, IVERINA, 6.VII.1967 (PIBC).
Peucedanum paucifolium Ledeb., Arménie, leg. A. ELEN., 78026 (ERE).
Peucedanum ruthenicum Bieb., Syrie du Nord, Gombault 6130 (P).
Peucedanum lancifolium Lange, Saillé (Morbihan), NIGAUD, 22.VII.1971 (coll. pers.).
Peucedanum lancifolium Lance, Saint-Lyphard (Loire-Atlantique), DUPONT, 5.IX.1969 (coll. NIGAUD).
Peucedanum schottii Bess., Fontan (Alpes-Maritimes), Flore de France n° 237 (P).
Peucedanum petraeum Noé (= *P. schottii*), Alpes-Maritimes, Herbier LORET (P).
Peucedanum palustre Moench, Wittelsheim (Haut-Rhin), REDURON, 28.VII.1974 (coll. pers.).
Peucedanum officinale L., Hendaye (Basses-Pyrénées), Hibon 1687 (P.).
Peucedanum paniculatum Lois., Poggio di Venaco (Corse), CLAUDIN et CASANOVA, 1978 (coll. NIGAUD).
Peucedanum stenocarpum (Boiss. et Reuter) Font Quer, Pirineos, Sennen 88561 (MA).
Peucedanum stenocarpum (Boiss. et Reuter) Font Quer, Sierra de Guadarrama, PEREZ, 1947, 152463 (MA).
Peucedanum sp., Montalba (Pyrénées-Orientales), CAUWET, 1970 et 1978 (coll. NIGAUD).
Ferula montis elgonis Bulloch, mont Elgon, Lugard 425 (1930) espèce-type.

1. Le rapport P/E est celui de la longueur du pollen sur le diamètre équatorial.

Remerciements

Mme CERCEAU-LARRIVAL, Maître de Recherche au CNRS, a toujours guidé et suivi mes travaux en Palynologie. Qu'elle soit assurée de ma profonde gratitude. Ma reconnaissance va également à Jean-Pierre REDURON qui a bien voulu accepter d'aborder, en morphologie florale, l'étude des *Peucedanum*, et à mes amis du Laboratoire de Palynologie de Paris : Michel HIDEUX pour ses conseils pertinents, Mmes M. C. CARBONNIER et A. VERHILLE et M^{me} L. DEROUET. Les schémas sont inspirés de photographies au MEB réalisées dans les Laboratoires d'Écologie générale et de Géologie du Muséum (ainsi que les trois planches de photographies) ; que leurs Directeurs et leurs techniciens en soient remerciés.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CARBONNIER, J., O. FATIANOFF et D. MOLHO, 1978. — Phytochimie comparée des taxons rattachés à la tribu des *Peucedaneae*. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique », Perpignan 1977. A. M. CAUWET-MARC et J. CARBONNIER (Eds.). CNRS et Centre Universitaire de Perpignan : 387-513.
- CAUWET, A. M., 1968. — Contribution à l'étude caryologique des Ombellifères de la partie orientale des Pyrénées. *Naturalia monspel.*, sér. Bot., **19** : 5-27.
- CERCEAU, M.-Th., M. HIDEUX, L. MARCEAU et F. ROLAND, 1970. — Cassure du pollen par les ultrasons pour l'étude structurale de l'exine au M.E.B. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **270** : 66-69.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., 1962. — Plantules et pollens d'Ombellifères. Leur intérêt systématique et phylogénique (Thèse). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. B., **14** : 166 p.
- 1971. — Morphologie pollinique et corrélations phylogénétiques chez les Ombellifères. In : V. H. HEYWOOD (Ed.), *The Biology and Chemistry of the Umbelliferae*. London : 109-156.
- 1975. — Clé des genres à l'aide des plantules. In : M. GUINOCHE et R. DE VILMORIN, Flore de France. CNRS, Paris, Fasc. 2 : 426 et 474-476.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., et F. ROLAND-HEYDACKER, 1976. — The evolutionary significance of the ultrastructure of the exine in Umbelliferous pollen grains. In : I. K. FERGUSON and J. MULLER (Eds), « The Evolutionary significance of the exine ». Linn. Soc. Symp. ser. n° 1 : 481-498.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., et F. ROLAND-HEYDACKER, 1978. — Apport de la palynologie à la connaissance des Ombellifères actuelles et fossiles. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique », Perpignan 1977. A. M. CAUWET-MARC et J. CARBONNIER (Eds.). CNRS et Centre Universitaire de Perpignan : 213-229.
- DURRUTY, M., 1975. — Clé des genres d'après les méricarpes. In : M. GUINOCHE et R. DE VILMORIN (Eds), Flore de France. CNRS, Paris. Fasc. 2 : 406 et 474-476.
- GOROVY, P. G., 1966. — *Umbelliferae* Moris. from Primorye and Priamurye. Nauka Publishers, Moscow-Leningrad. 294 p.
- GOROVY, P. G., D. D. BASARGIN, K. P. ULANOVA, S. A. VOLSKOVA et N. M. ZAITSEVA, 1978. — Application of various methods (morphological-anatomical, chorological, phytochemical and mathematical) in the study of *Umbelliferae* from the Soviet Far East Siberia. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique », Perpignan 1977. A. M. CAUWET-MARC et J. CARBONNIER (Eds.). CNRS et Centre Universitaire de Perpignan : 593-607.

- GUYOT, M., 1966. — Les stomates des Ombellifères. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **113** : 244-273.
- 1971. — Phylogenetic and systematic value of stomata of the *Umbelliferae*. In : V. H. HEYWOOD (Ed.), *The Biology and Chemistry of the Umbelliferae*, London : 199-211.
- HEDBERG, O., 1957. — Afroalpine Vascular Plants. *Symb. bot. upsal.*, **15** (1) : 139.
- HIDEUX, M., M. NIGAUD, C. PARDO et A. VAN DER PLUYM, 1978. — Apports de l'analyse factorielle des correspondances en Palynologie : cas de quelques Ombellifères. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique », Perpignan 1977. A. M. CAUWET-MARC et J. CARBONNIER (Eds). CNRS et Centre Universitaire de Perpignan : 563-573.
- LEMESLE, R., 1958. — Particularités histologiques du bois de quelques *Peucedanum*. Les divers types de fibres aréolées dans le cylindre ligneux des Ombellifères. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **247** : 1128-1129.
- LEMESLE, R., et J. ROUSSEAU, 1959. — Structure écologique des tiges de quelques *Peucedanum* africains. *Bull. Soc. Pharm. Bordeaux*, **98** : 86-96.
- NIGAUD, M., 1970. — Contribution palynologique à l'étude du genre *Peucedanum* L. (*Umbelliferae*). D.E.S. Fac. Sci. Paris. Texte ronéotypé.
- 1974. — *Peucedanum kerstenii* Engler. In : Pollen et Spores d'Afrique tropicale. Travaux et documents de géographie tropicale. CEGET et CNRS, **16** : 254-255.
- 1975. — Micrographie de détail de la paroi pollinique chez le genre *Peucedanum* L. (*Umbelliferae*). *Bull. Soc. bot. Fr., Coll. Palynologie*, **122** : 121-124.
- 1978. — Contribution palynologique à l'étude de l'espèce *Peucedanum palustre* Moench (*Umbelliferae*). *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique », Perpignan 1977. A. M. CAUWET-MARC et J. CARBONNIER (Eds). CNRS et Centre Universitaire de Perpignan : 231-241.
- PARDO, C., 1978. — Contribution palynologique à la taxonomie des espèces espagnoles du genre *Seseli* L. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, « Contributions pluridisciplinaires », Perpignan 1977. A. M. CAUWET-MARC et J. CARBONNIER (Eds). CNRS et Centre Universitaire de Perpignan : 243-253.
- 1979. — Estudio biosistemático del genera *Seseli* L. (*Umbelliferae*) en la Península Iberica. (Thèse). Universidad Complutense de Madrid. Facultad de Biología. 308 p.
- REDURON, J. P., 1978. — Contribution à l'étude morphologique du pétale chez les Ombellifères. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique », Perpignan 1977. A. M. CAUWET-MARC et J. CARBONNIER (Eds). CNRS et Centre Universitaire de Perpignan : 121-131.

Manuscrit déposé le 4 mars 1980.

PLANCHE I

- 1 — *Peucedanum kerstenii* (G \times 20 000).
- 2 — *Peucedanum kerstenii* (G \times 10 000).
- 3 — *Peucedanum litorale* (G \times 24 000).
- 4 — *Peucedanum litorale* (G \times 11 000).
- 5 — *Peucedanum paucifolium* (G \times 21 000).
- 6 — *Peucedanum ruthenicum* (G \times 22 000).

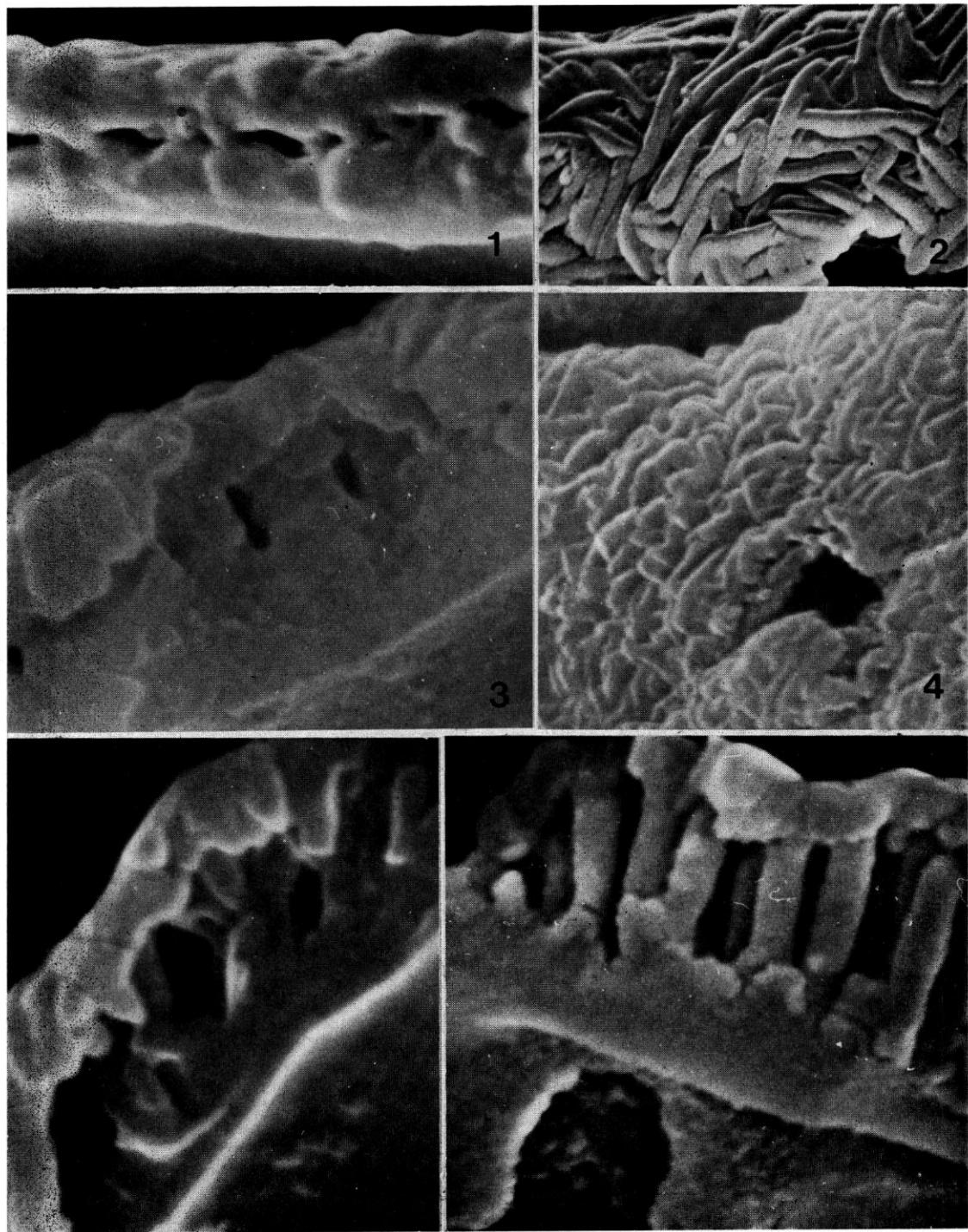
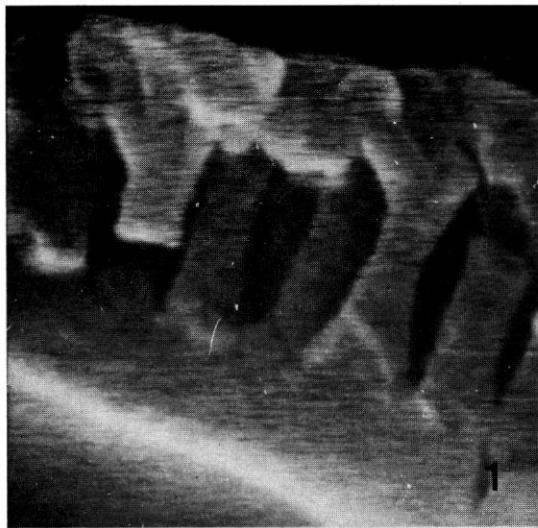


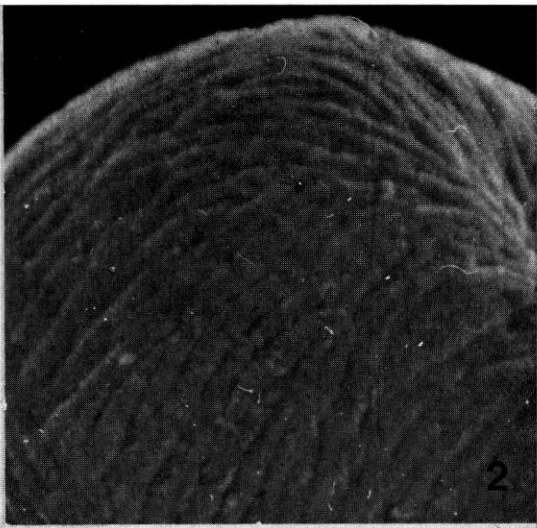
PLANCHE I

PLANCHE II

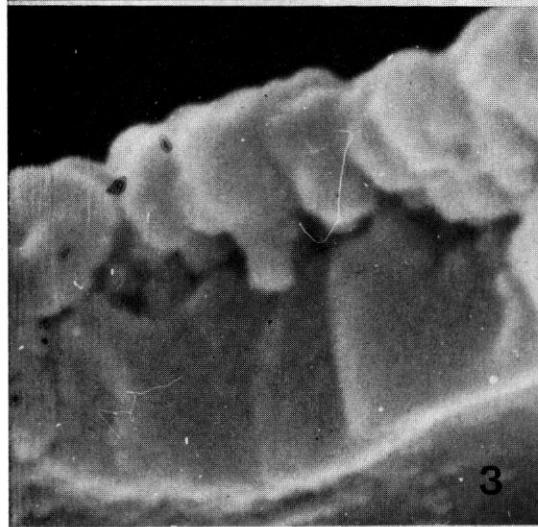
- 1 — *Peucedanum schottii* (G \times 24 000).
- 2 — *Peucedanum schottii* (G \times 12 000).
- 3 — *Peucedanum lancifolium* (G \times 24 000).
- 4 — *Peucedanum lancifolium* (G \times 23 000).
- 5 — *Peucedanum palustre* (G \times 20 000).
- 6 — *Peucedanum palustre* (G \times 11 000).



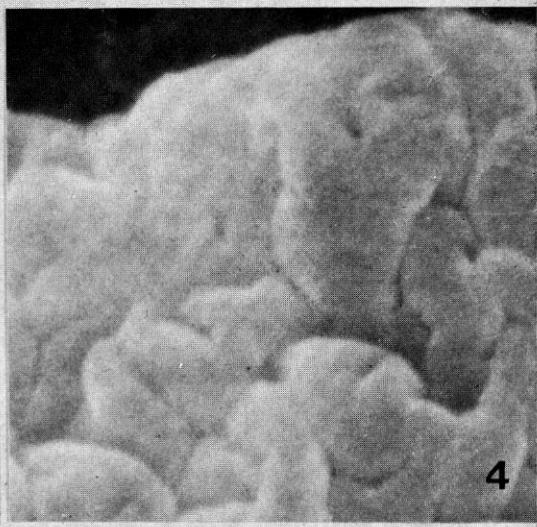
1



2



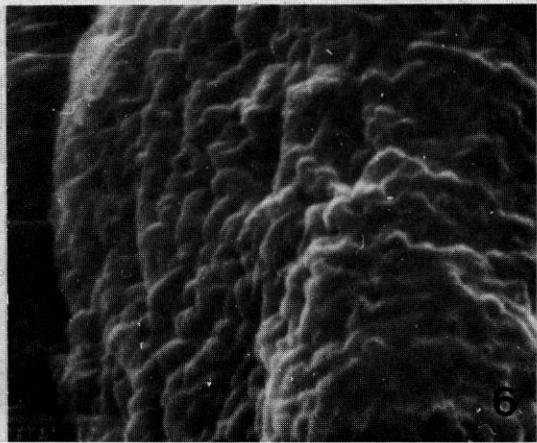
3



4



5

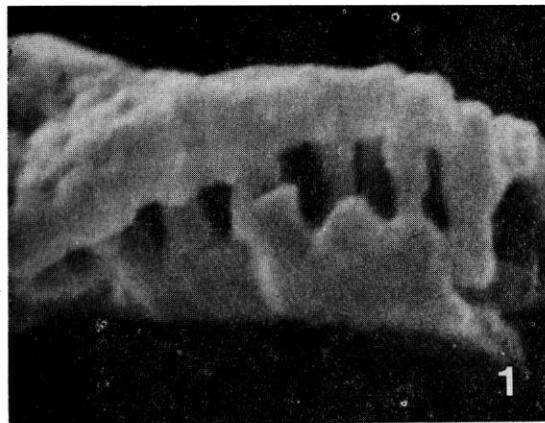


6

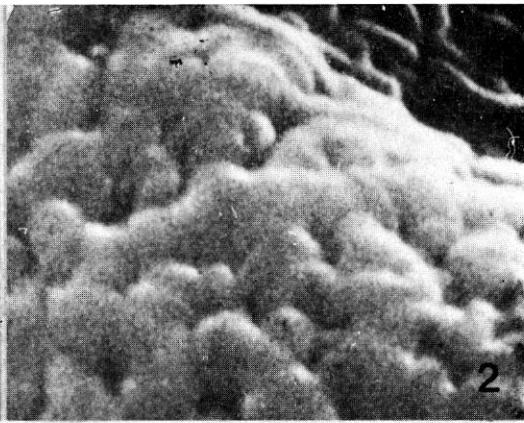
PLANCHE II

PLANCHE III

- 1 — *Peucedanum officinale* (G × 19 000).
- 2 — *Peucedanum officinale* (G × 22 000).
- 3 — *Peucedanum paniculatum* (G × 21 500).
- 4 — *Peucedanum paniculatum* (G × 11 000).
- 5 — *Peucedanum* sp. Montalba (G × 22 000).
- 6 — *Peucedanum* sp. Montalba (G × 11 000).



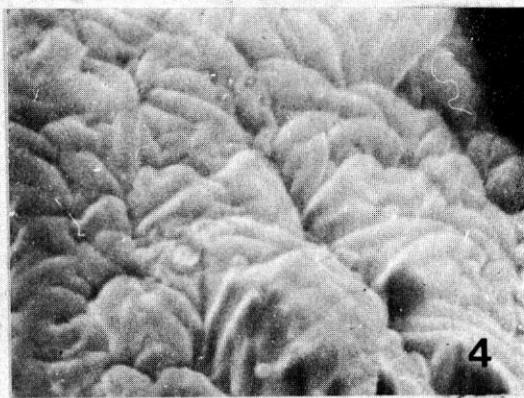
1



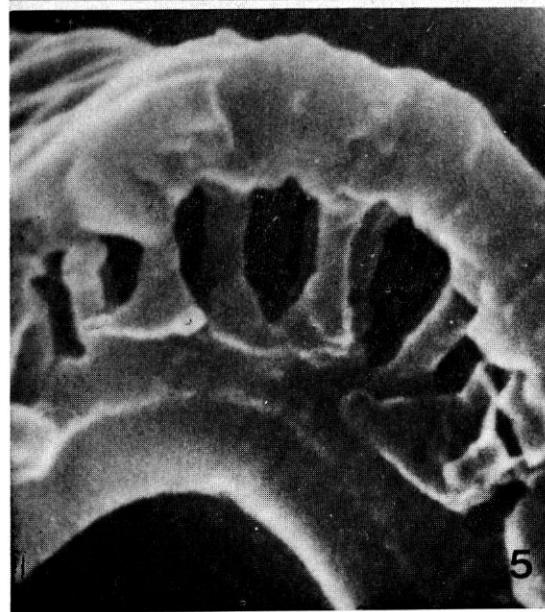
2



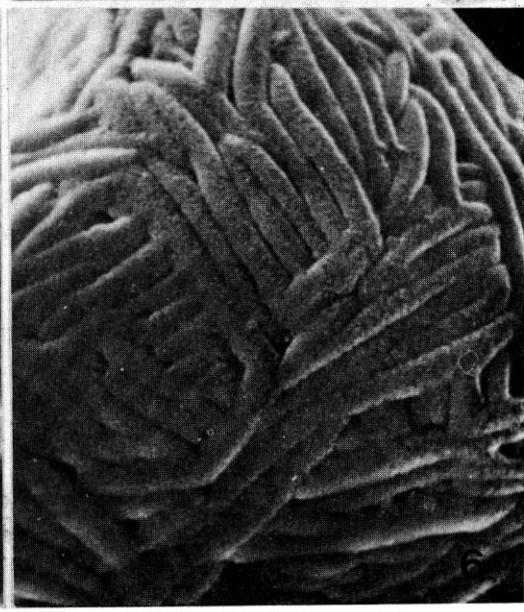
3



4



5



6

PLANCHE III

La morphologie florale des espèces françaises de *Peucedanum* (Umbelliferae) en liaison avec leur écologie et leur palynologie

par Jean-Pierre REDURON *

Résumé. — Les Ombellifères ont, de tout temps, été classées selon les caractères de leurs fruits. Cette préséance du fruit a conduit à laisser dans l'ombre bien d'autres organes, trop succinctement décrits, voire délaissés. C'est le cas des fleurs des Ombellifères qui, loin d'être uniformes, présentent une diversité nette, surtout marquée au niveau des pétales. Dans le présent travail, les espèces françaises du genre *Peucedanum* L. ont été étudiées sous l'angle de leur morphologie florale, parallèlement aux recherches de M. NIGAUD en palynologie. Les vingt-neuf caractères distinctifs retenus permettent de mener des comparaisons : entre quatre taxons affins du groupe *P. officinale* L., entre des espèces hygrophiles, montagnardes, méditerranéennes. Chaque comparaison est mise en parallèle avec les résultats de M. NIGAUD au niveau palynologique, de manière à aborder les liaisons palynologie — morphologie florale — écologie.

Abstract. — *The floral morphology of the french species of Peucedanum (Umbelliferae) in relation with ecology and palynology.* — At the blooming stage, the Umbelliferae show many distinctive characters, although they were always classified according to their fruits. The floral morphology of the french species of *Peucedanum* are studied in parallel with the palynological work of M. NIGAUD. Twenty-nine distinctive floral characters permit the following comparisons between the closely four related taxa of *Peucedanum officinale* L., and between hygrophilous, mountain and mediterranean species. Relations between palynology — floral morphology — ecology are discussed.

Les Ombellifères ont, de tout temps, été classées selon les caractères de leurs fruits. Ceci a été clairement mis en évidence par les études de CONSTANCE (1971) qui indiquent la succession des classifications de cette famille. Cette préséance du fruit a conduit à laisser dans l'ombre bien d'autres organes qui, néanmoins, n'étaient pas dénués d'intérêt taxonomique.

CERCEAU-LARRIVAL (1962) a prouvé toute l'importance du pollen et de la plantule au cours d'une vaste étude réalisée au niveau de la famille. Ces travaux furent suivis et confirmés par de nombreux autres s'attachant surtout à l'aspect palynologique : CERCEAU-LARRIVAL (1963, 1965, 1967, 1971, 1973) ; CERCEAU-LARRIVAL et DEROUET (1975) ; CERCEAU-LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER (1976, 1978) ; HIDEUX et coll. (1978) ; NIGAUD (1970, 1975, 1978) ; PARDO (1978) ; VAN DER PLUYM et HIDEUX (1977). Parmi ceux-ci,

* Laboratoire de Palynologie de l'ÉPHÉ, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

il faut noter les recherches de M. NIGAUD concentrées sur le genre *Peucedanum*. GUYOT (1966) a démontré l'intérêt des types stomatiques.

Mais toutes ces études modernes, s'ajoutant aux descriptions détaillées des fruits, laissaient encore de côté les fleurs des Ombellifères qui, loin d'être uniformes, présentent une diversité nette, surtout marquée au niveau des pétales. Leur étude avait pourtant été suggérée par plusieurs auteurs : TOURNEFORT (1694) avait proposé l'utilisation des caractères du calice et de l'inflorescence, P. CUSSON (*in JUSSIEU*, 1783), des caractères du pétales, HOFFMANN (1814, 1816), des caractères de la corolle et du stylopode. PLAHN (1933) avait également insisté sur le bien-fondé de l'intégration des caractères floraux dans les classifications. Malgré tout cela, ces propositions ne furent appliquées que récemment. Les travaux de BELL (1971, 1976, 1977, 1978) mettent en évidence la diversité des Ombellifères en ce qui concerne leur morphologie et biologie florales. D'autres études s'attachent aussi en partie à l'aspect floral : FROEBE (1964, 1971) ; MAGIN (1978) ; THEOBALD (1971). Dans de précédents travaux (REDURON, 1978), l'importance des caractères floraux en taxonomie avait été analysée, surtout en ce qui concerne le pétales. Une première liste de caractères distinctifs du pétales avait été dressée.

Le présent travail a eu pour objet l'étude des fleurs chez les espèces françaises de *Peucedanum* dans le but de faire ressortir leurs caractères distinctifs, ensuite, au niveau de quelques taxons choisis pour leur écologie, de discuter, à l'aide des résultats palynologiques de M. NIGAUD, des relations palynologie — morphologie florale — écologie.

LES FLEURS DES *Peucedanum* FRANÇAIS

Treize espèces de *Peucedanum* croissent sur le territoire français. Leurs ombelles, produites en été, portent à leur périphérie des fleurs hermaphrodites, légèrement plus grandes que les fleurs centrales qui sont mâles. La dissection de ces fleurs mâles et hermaphrodites a été exécutée pour chaque espèce sur plusieurs échantillons soigneusement redéterminés. Ont été également analysés, en complément, deux taxons appartenant au groupe de *P. officinale* L., à savoir le *P. stenocarpum* Boiss. et Reut. d'Espagne signalé en France, ainsi qu'une plante d'identité douteuse provenant de Montalba (Pyrénées-Orientales).

Ces dissections ont montré combien les fleurs des *Peucedanum*, sous leur apparente uniformité, sont différentes les unes des autres. Les caractères distinctifs qui réalisent ces différences, regroupés dans le tableau I, sont répartis comme suit selon les pièces.

— Le calice (1 caractère) : le calice présente un seul caractère distinctif, son contour général (*cf. tabl. II*) ; en effet, sa coloration et sa pilosité ne varient pas chez les *Peucedanum*.

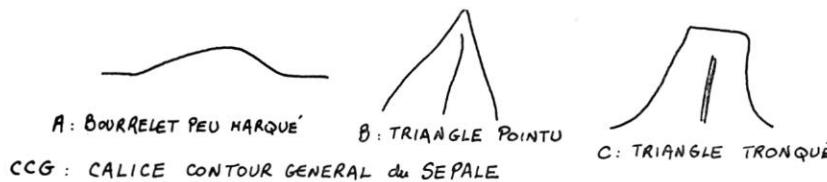
— Le pétales (23 caractères) : il faut rappeler que, chez de nombreuses Ombellifères, les pétales des fleurs de la périphérie des ombelles sont sensiblement plus développés que ceux des fleurs du centre. Nous retrouvons ce phénomène chez les *Peucedanum*, mais de façon moins accentuée que chez certains autres genres tels que *Heracleum*, *Orlaya*, *Artedia*. Les pétales des fleurs mâles du centre ont une morphologie différente selon les espèces, tout comme ceux des fleurs périphériques ; nous trouvons sur chacun d'eux 11 caractères distinctifs. Ceux-ci s'adressent, non seulement à l'aspect d'ensemble du pétales, mais aussi

à la morphologie particulière de certaines de ses parties. En effet, les pétales des *Peucedanum*, à l'instar de nombreuses Ombellifères, sont enroulés sur eux-mêmes et présentent un lobe médian réfléchi de forme variable (cf. tabl. III) ; leur apex est diversement échancre, leur base plus ou moins pédiculée. La nervure centrale du pétale se développe en carène axiale ou même quelquefois en véritable cloison qui soude entre eux la partie interne du pétale et le lobe médian réfléchi (cf. tabl. III). Ce sont autant de particularités morphologiques, différemment représentées sur les pétales du centre ou de la périphérie des ombelles, qui font du pétale le porteur d'un grand nombre de caractères distinctifs (cf. tabl. I). S'ajoute aux caractères spécifiques des deux types de pétales, un caractère commun : la coloration qui est toujours identique du centre de l'ombelle jusqu'à sa périphérie.

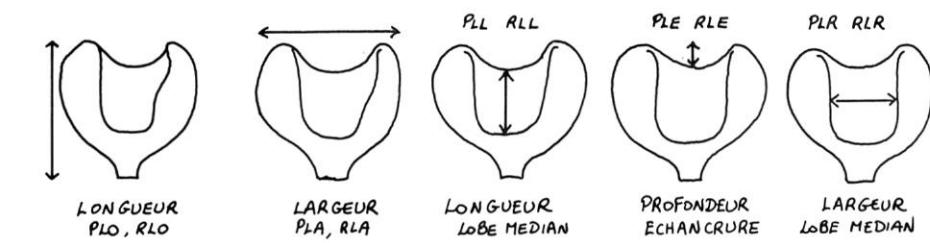
TABLEAU I. — Morphologie florale des *Peucedanum*. Caractères distinctifs selon les pièces.

PIÈCES	CARACTÈRES	
Calice (1 caractère)	• contour général	
Pétale des fleurs du centre de l'ombelle (11 caractères)	<ul style="list-style-type: none"> • longueur totale • largeur totale • longueur du lobe médian réfléchi • largeur du lobe médian réfléchi • profondeur de l'échancreure • contour général • morphologie de l'échancreure • morphologie du lobe médian réfléchi • nervation • apex du lobe médian réfléchi • base du pétale 	se reporter aux illustrations du tableau 2
Pétale des fleurs de la périphérie de l'ombelle (11 caractères)	<ul style="list-style-type: none"> • longueur totale • largeur totale • longueur du lobe médian réfléchi • largeur du lobe médian réfléchi • profondeur de l'échancreure • contour général • morphologie de l'échancreure • morphologie du lobe médian réfléchi • nervation • apex du lobe médian réfléchi • base du pétale 	se reporter aux illustrations du tableau 2
Pétale (1 caractère commun aux deux types)	• coloration	tableau 3
Étamine (1 caractère)	• coloration des anthères	
Styles et stylopodes (4 caractères)	<ul style="list-style-type: none"> • contour général du stylopode • forme du stylopode • débordement du stylopode • dynamique des styles 	se reporter aux illustrations du tableau 4

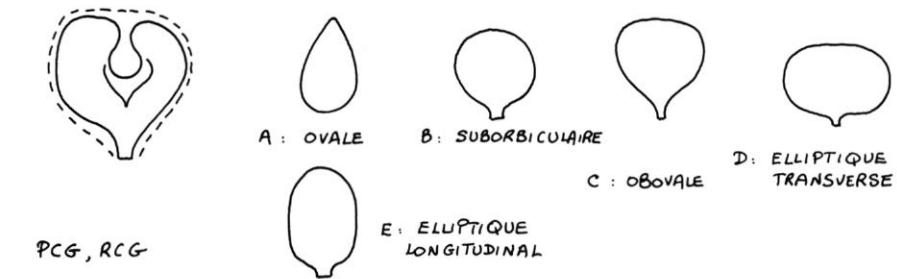
TABLEAU II. — Caractères distinctifs du calice et des pétales.



PÉTALES : MENSURATIONS et RAPPORTS



PÉTALES : CONTOUR GENERAL



PÉTALES : ECHANCRURE



PÉC, REC



C : NETTE en V ou U

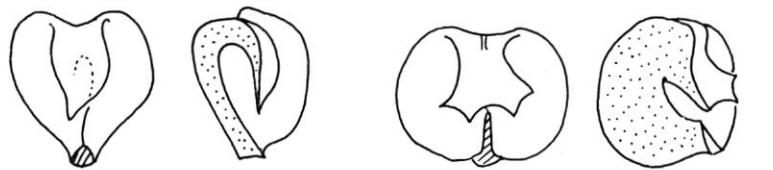
D : ÉTROITE voire REFERMÉE

TABLEAU III. — Caractères distinctifs des pétales.

PÉTALES : LOBE MEDIAN PLM, RLM



A : NUL B : SUBTRIANGULAIRE C : SUBRECTANGULAIRE D : OBTRIANGULAIRE E : OBTRIANGULAIRE F : ETROIT



A : CARÈNE AXIALE

B : CLOISON AXIALE INDIVIDUALISANT 2 LOGES

PÉTALES : NERVATION : DEVELOPPEMENT D'UNE CLOISON PNE, RNE



A : POINTE SIMPLE REPLIEE OU NON B : ECHANCURURE avec REPLI OU NON

C : LOBATION

PÉTALES : APEX DU LOBE MEDIAN REFLECHI . PAL, RAL



A : SESSILE



B : LEGÈREMENT PÉDICULÉE



C : NETTEMENT PÉDICULÉE

PÉTALES : BASE PBA, RBA

— L'étamine (1 caractère) : la coloration des anthères est variable chez les *Peucedanum* puisqu'elle passe du blanc pur au jaune, puis au vert franc avec de nombreuses teintes intermédiaires.

— Les styles et le stylopode (4 caractères). Les Ombellifères présentent à la base des styles un disque nectarifère. Cette pièce, appelée stylopode, a une forme variable. Trois caractères distinctifs ont été retenus sur cette pièce. Les styles diffèrent par leur mode de croissance : ils sont directement dressés ou d'abord repliés entrecroisés (cf. tabl. IV).

TABLEAU IV. — Caractères distinctifs du stylopode et des styles.

STYLOPODE : CONTOUR GENERAL

SCG



A: ENTIER



B: UN PEU LOBÉ



C: LOBÉ



A: DISQUE PLAT



B: CÔNE OBTUS
APLATI



C: CÔNE DROIT



D: CÔNE AIGU



E: HEMISPHERIQUE
BOMBÉ

STYLOPODE : FORME SFO

STYLOPODE : DEBORDEMENT SDE



A: NUL



B: LEGER



C: NET

DYNAMIQUE DES STYLES SDE



A: STYLES REPLIÉS ENTRECRIOISÉS
puis ECARTÉS - DRESSÉS.



B: STYLES DIRECTEMENT
ECARTÉS - DRESSÉS

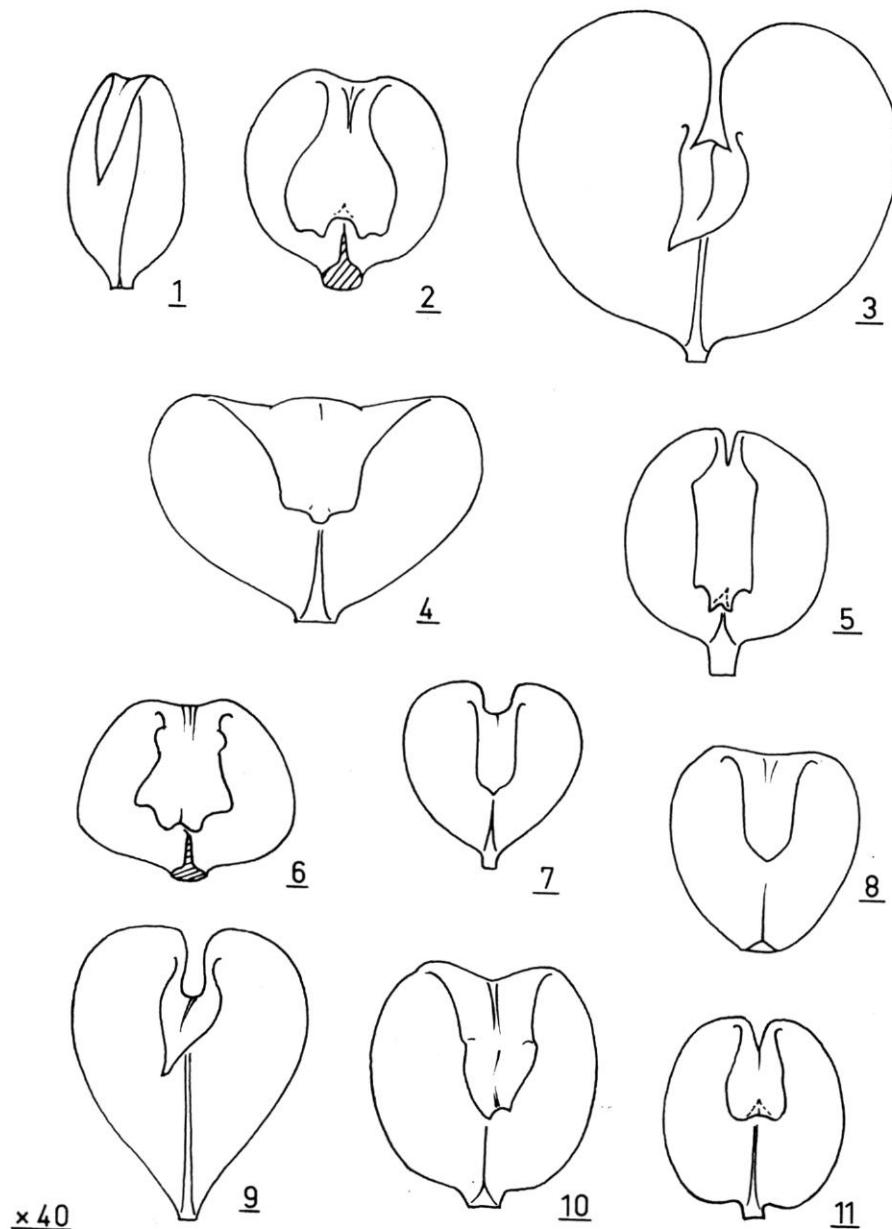


FIG. 1. — Morphologie des pétales des Peucedans français : 1, pétales du centre de l'ombelle, appartenant à une fleur mâle de *Peucedanum austriacum* (Jacq.) Koch ; 2-11, pétales de la périphérie des ombelles provenant de fleurs hermaphrodites : 2, *P. paniculatum* Loisel. ; 3, *P. austriacum* (Jacq.) Koch ; 4, *P. oreoselinum* (L.) Moench. ; 5, *P. venetum* (Sprengel) Koch ; 6, *P. stenocarpum* Boiss. et Reut. ; 7, *P. palustre* (L.) Moench. ; 8, *P. lancifolium* Lange ; 9, *P. ostruthium* (L.) Koch ; 10, *P. gallicum* Latourr. ; 11, *P. schottii* Besser.

Le tableau I relève les 29 caractères distinctifs qui ont été observés chez toutes les espèces du territoire français. D'autres caractères ont été remarqués de façon partielle au cours d'observations sur le terrain. Ce sont : l'odeur des fleurs, la coloration du pollen et du stylopode, le mode de déroulement des étamines, l'aspect compact ou lâche des ombelles.

TAXONOMIE : L'examen des fleurs des *Peucedanum* français par l'observation des caractères précités montre que les treize espèces considérées ont toutes une morphologie florale différente. Certaines espèces s'individualisent par leur morphologie particulière : *Peucedanum austriacum* (Jacq.) Koch montre des fleurs attractives pourvues de grands pétales périphériques d'un blanc pur (fig. 1 : 3), tandis qu'à l'opposé *P. paniculatum* Loisel possède de petites fleurs enroulées sur elles-mêmes, jaunâtres (fig. 1 : 2). *P. oreoselinum* (L.) Moench. se démarque par ses pétales périphériques bien plus larges que longs (fig. 1 : 4) et par son mode de croissance des styles. *P. venetum* (Sprengel) Koch a un pétale périphérique pédiculé, étroitement échancré et présentant un lobe médian réfléchi à apex découpé. Cette espèce est, du point de vue floral, différent de *P. alsaticum* Vill. dont il est parfois considéré comme sous-espèce.

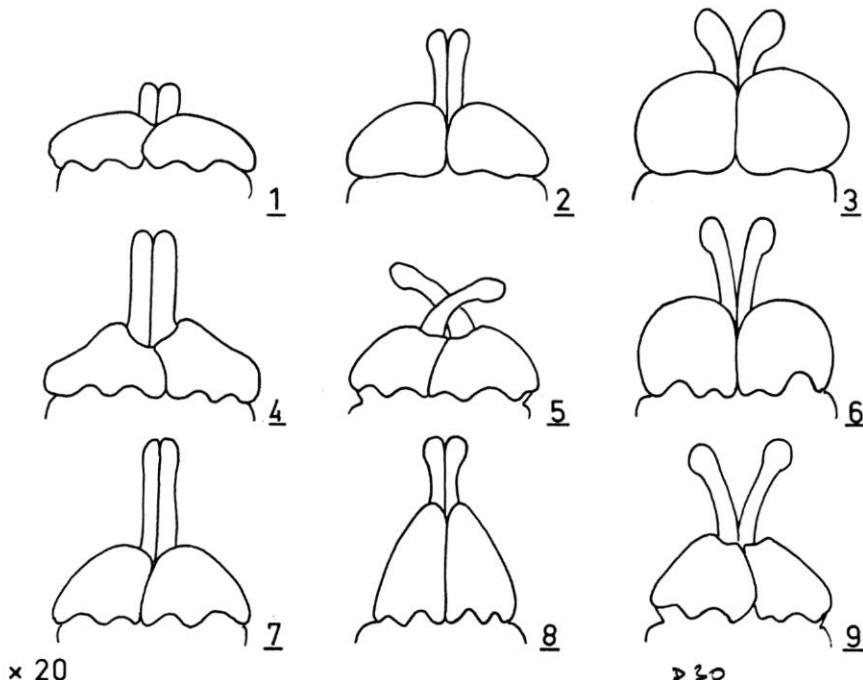


FIG. 2. — Morphologie des stylopodes des Peucédans français : 1, *Peucedanum palustre* (L.) Moench. ; 2, *P. lancifolium* Lange ; 3, *P. austriacum* (Jacq.) Koch ; 4, *P. venetum* (Sprengel.) Koch ; 5, *P. oreoselinum* (L.) Moench. ; 6, *P. ostruthium* (L.) Koch ; 7, *P. schottii* Besser ; 8, *P. paniculatum* Loisel. ; 9, *P. gallicum* Latourr.

ÉCOLOGIE ET PALYNLOGIE

Ce travail ayant été mené de pair avec l'examen palynologique de M. NIGAUD, il a paru intéressant de comparer les résultats obtenus en palynologie avec ceux issus de l'analyse florale. Pour cela, ont été choisies quelques espèces en fonction de leur écologie. Il s'agit des *Peucedanum* du groupe *officinale*, de deux espèces hygrophiles, de deux espèces montagnardes et de deux espèces méditerranéennes.

Le groupe de *Peucedanum officinale* L.

Ce groupe est constitué des taxons suivants : *P. officinale* L. dont l'aire fragmentée s'étend à peu près sur tout le territoire ; *P. paniculatum* Loisel qui est un endémique corse ; *P. stenocarpum* Boiss. & Reut. en principe limité à la Péninsule ibérique, mais dont on suppose la présence dans les Corbières ; enfin, une population de plantes des Pyrénées-Orientales à Montalba qui ont été rapportées successivement aux trois espèces déjà nommées et dont l'identité est encore douteuse.

Du point de vue de la morphologie florale, ces plantes sont extrêmement affines. Elles possèdent un très grand nombre de caractères floraux en commun. Cependant, on peut dire que *P. officinale* L. montre une morphologie florale plus variable que celle des autres taxons. Ceux-ci ont des morphologies nettement plus particulières, tendant à l'enroulement de la fleur. L'échantillon provenant de Montalba est indistinct de *P. stenocarpum* en morphologie florale.

L'espèce *P. officinale* L., qui possède la plus grande aire de distribution et la plus forte amplitude écologique (elle croît aussi bien dans les terrains frais que sur des substrats très xériques mais, dans les deux cas, toujours avec fort ensoleillement), présente une morphologie variable. Par contre, *P. paniculatum* et *P. stenocarpum*, à aire plus restreinte et écologie plus stricte (faciès xériques uniquement), ont des caractères floraux moins variables mais plus compliqués, s'éloignant nettement du type courant des *Peucedanum* par une tendance à l'enroulement de la fleur ; cette tendance se caractérise notamment par la courbure des pétales en cuiller cloisonnée, le développement d'un lobe médian réfléchi appliqué sur le stylopode, la coloration plus verte des pièces, le caractère aigu du stylopode. Ce « refermement » de la fleur sur elle-même pourrait être considéré, dans ce cas précis, comme une adaptation aux conditions xériques, mais il faut noter que d'autres espèces de *Peucedanum* croissant dans les mêmes conditions ne la présentent pas. Du point de vue palynologique, la position respective de ces taxons est tout à fait similaire : *Peucedanum officinale* se caractérise par une morphologie beaucoup plus simple du tectum, tandis que *P. stenocarpum* et *P. paniculatum* élaborent un tectum complexe nettement plus particulier que celui de *P. officinale*.

Dans le cas précis des *Peucedanum* du groupe *officinale*, l'étude de la morphologie florale confirme les résultats palynologiques. A l'aide de ces deux résultats convergents, il est permis de penser que l'aire fragmentée de l'espèce *officinale* donne naissance à des éco-types distincts, dont le représentant insulaire corse est le plus individualisé.

Deux espèces hygrophiles

Peucedanum lancifolium Lange et *P. palustre* Moench sont deux espèces taxonomiquement éloignées mais écologiquement proches : ce sont deux hygrophytes qui croissent dans les marais ; la première est une espèce atlantique localisée dans les prairies humides proches de l'océan ; la seconde, bien plus continentale, est surtout présente dans le nord et l'est de la France.

Les caractères floraux de ces deux plantes présentent de réelles affinités : les pétales centraux des fleurs mâles sont simples et tout à fait identiques ; les pétales de la périphérie des ombelles sont également assez simples quoique plus échancrés chez *P. palustre* ; les stylopodes sont assez plats, un peu plus bombés mais moins lobés chez *P. lancifolium* ; leurs anthères de couleur verte se distinguent de celles des autres *Peucedanum* qui sont blanches ou jaunes. La distinction des deux espèces au stade floral s'appuie surtout sur le calice, la coloration des pétales et, partiellement, les stylopodes. Les deux espèces considérées sont peu diversifiées du point de vue floral et présentent de nettes affinités.

L'étude palynologique confirme la simplicité des caractères de ces deux espèces, qualité rencontrée à plusieurs reprises chez des plantes du milieu aquatique.

Deux espèces montagnardes

Peucedanum ostruthium Koch et *Peucedanum austriacum* (Jacq.) Koch sont deux espèces des montagnes. La première est répandue sur toutes les chaînes françaises dans les prairies d'altitude. La seconde ne se trouve qu'en Haute-Savoie dans les coteaux boisés. Ces deux espèces se distinguent nettement des autres *Peucedanum* français par leurs caractères floraux. Les pétales périphériques sont sensiblement élargis ; ils sont plats et profondément échancrés. Les stylopodes du type hémisphérique sont presque identiques. Les fleurs sont d'un blanc pur ou parfois roses.

Cette morphologie florale particulière chez les *Peucedanum* va dans le sens de l'étalement de la fleur et de son élargissement à la périphérie. Cette disposition doit conférer à la plante une possibilité d'attraction accrue vis-à-vis des insectes visiteurs ; mais ceci reste à vérifier sur le terrain. Ces convergences morphologiques, peut-être dues à un habitat semblable, ne font pas oublier l'éloignement taxonomique des deux espèces traduit par des caractères bien différents au niveau du pétale central des ombelles et du calice.

Si l'apport palynologique accuse les différences taxonomiques entre les deux espèces, la morphologie florale n'infirme pas ce résultat, car les deux plantes se rapprochent surtout par leur égal éloignement vis-à-vis du reste des *Peucedanum* ; mais elles conservent malgré cela quelques caractères floraux significativement différents. On ne trouve pas en palynologie, chez ces deux espèces, d'éléments morphologiques communs liés au caractère montagnard.

Deux espèces méditerranéennes

Peucedanum schottii Besser ex DC. est une espèce rare des coteaux arides de l'Aude et des Alpes-Maritimes. *Peucedanum venetum* Koch, également méditerranéen, occupe des lieux boisés assez frais depuis les Alpes-Maritimes jusqu'aux Pyrénées-Orientales. Les deux espèces montrent une morphologie florale assez voisine pour l'aspect général

(colorations, pétales orbiculaires, stylopodes identiques) mais avec de nombreuses différences de détail. Alors que *Peucedanum schottii* présente la morphologie florale courante des *Peucedanum*, *Peucedanum venetum* s'en éloigne plus franchement par une complication des caractères floraux, dans un sens d'ailleurs très différent de *Peucedanum paniculatum* Loisel également méditerranéen (*cf. supra*).

Il n'est pas possible de dégager des caractères floraux liés aux espèces méditerranéennes, ceux-ci semblant plutôt reliés à la biologie florale et à la taxonomie qu'au climat. L'apport palynologique est ici en désaccord avec la morphologie florale, car *Peucedanum schottii* présente un tectum hautement organisé, tandis que *Peucedanum venetum* répond à un type beaucoup plus simple.

La morphologie florale des *Peucedanum* s'est diversifiée en quatre directions : l'enroulement de la fleur (type *paniculatum*), l'étalement et l'attractivité de la fleur (en montagne type *austriacum*, et en plaine type *oreoselinum*), l'étalement avec attractivité faible (type *venetum*). Les hygrophytes présentent des caractères morphologiques simples. Les orophytes se distinguent par une morphologie florale particulière. Les méditerranéennes semblent plus diversifiées.

Les études palynologiques et florales sont concordantes dans l'analyse du groupe *officinale* et sur la simplicité des caractères chez les hygrophytes. Elles divergent sur les caractères liés aux orophytes, ainsi que sur l'analyse des espèces méditerranéennes. Ces concordances et divergences ne doivent pas étonner : il est, en effet, assez fréquent d'observer des espèces cumulant des caractères simples voire archaïques et d'autres hautement diversifiés ou spécialisés. Ceci établit bien le caractère des Ombellifères : une famille aux multiples facettes que seules des études pluridisciplinaires permettront de cerner.

LISTE DES ÉCHANTILLONS ÉTUDIÉS

- Peucedanum alsaticum* L. : Isère : Fallavaux près Corps, montagnes de la Salette, coll. B. VERLOT et Th. DELACOUR, 4-6.VIII.1869 (P.) — Charente-Maritime : Courçon d'Aunis, sentiers et clairières de la forêt de Benon, coll. A. BOUCHON, 14.VIII.1926 (P.) — Haut-Rhin : Westhalten, colline du Lutzelberg, coll. J. P. REDURON, 21.VIII.1979 (coll. pers.). — Haut-Rhin : Hirtzfelden, orée de forêt, coll. J. P. REDURON, 1973, 08.29-2 (coll. pers.).
- Peucedanum austriacum* (Jacq.) Koch : Haute-Savoie : Bellevaux, coll. PUGET *in herb.* GRENIER, 31.VII.1867 (P.). — Haute-Savoie : La Clusaz, vallée des Aravis en face du mont Etalaz ; pente calcaire boisée, coll. ANDRÉ, *in herb.* LORET, 24.VIII.1883 (P.). — Haute-Savoie : Saint-Jean-de-Tholome, au grand château ; endroits pierreux dans les broussailles (1 100 m), coll. P. GAVE & C.S.S.R., 26.VII.1889 (P.). — Haute-Savoie : Saint-Jean-de-Tholome au Chatelet, coll. GAVE et de PARCEVAL, 24.VII.1890 (P.). — Haute-Savoie : La Clusaz, vers la porte des Aravis, coll. E. G. CAMUS, VII.1902 (nº 1693) (P.).
- Peucedanum carvifolia* Vill. : Indre : Châteauroux, bord de route entre Méobecq et Saint-Gault, coll. R. DODIN, 30.VII.1968 (coll. NIGAUD). — Isère : montagne en dehors de Saint-Nizier, coll. GAILLET, 28.VIII.1852, *in herb.* GRENIER (P.). — Aude : Belcaire, camp de la Corba, coll. H. LORET, 2.VI.1858 (P.). — Jura : mont de Champvaur, coll. ROUGET, VIII.1851 (P.).
- Peucedanum cervaria* Lapeyr. : Indre-et-Loire : Piégé près Ligueil (Loches), coll. J. DELAUNAY, 29.VIII.1858 (P.). — Pyrénées-Orientales : Prades, bordure de fossé, alt. 600 m, coll. A. M. CAUWET, 17.IV.1960 (coll. CAUWET). — Vienne : forêt de Moullières, lande du Pinail, petits monticules, coll. J. P. REDURON, 1977, 08.02-2 (coll. pers.). — Alpes-Maritimes : Grasse, coll. LORET (P.). — Seine-et-Marne : forêt de Fontainebleau, au mont Morillon, coll. G. THURET, 19.VII.1849 (P.). — Saône-et-Loire : La Grisière près de Mâcon, coll. PARCEVAL, 1867 (P.). — Haut-

- Rhin : Westhalten, colline du Lutzelberg, coll. J. P. REDURON, 21.VIII.1979 (coll. pers.). — Lot : Salièges près Montmurat en limite du Cantal, talus et fossé sur calcaire, coll. J. P. REDURON, 12.VIII.1979 (coll. pers.).
- Peucedanum gallicum* Latourr. : Rhône : Tassin, dans les bruyères, coll. C. BILLOT, VII-VIII.1858 (n° 994 bis) (P). — Loire : Saint-Étienne, bois de la Touillouse (600 m), coll. A. LEGRAND, 23.VII, VIII.1874, *in herb.* SCHULTZ (P). — Hauts-de-Seine : bois de Meudon, coll. G. HIBON, VII.1904 (n° 1689) (P). — Indre-et-Loire : Couziers, près de Fontevraud, sous-bois à proximité d'un étang, terrain sableux, coll. J. P. REDURON, 1974. 08.21-1 (coll. pers.).
- Peucedanum lancifolium* Lange : Finistère : Landerneau : prairies humides en lisière des bois, coll. THIEBAUT, 24.IX.1877 (n° 2080) (Soc. Dauphin. 1879) (P). — Loire-Atlantique : Saint-Lyphard, à Breca en grande Brière, coll. DUPONT sans date (récolte récente ayant moins de dix ans) (coll. NIGAUD).
- Peucedanum officinale* L. : Alpes-Maritimes : Nice, col de Brouis, coll. G. THURET, 18.VIII.1861 (P). — Loire : Saint-Romain — Le Puy, prairies sèches de la plaine, coll. LEGRAND, VIII.1869 (P). — England : East Kent, whitstable, cliffs at Tankerton, slopes facing the sea, coll. JE LONSLEY, 03.VIII.1930 (coll. NIGAUD). — Haut-Rhin : Steinbach près Thann, rochers escarpés, coll. J. P. REDURON, 25.VIII.1979 (coll. pers.).
- Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench. : Haut-Rhin : entre Belfort et le Valdoye, sables des alluvions modernes de la plaine, coll. BILLOT, 21.VIII.1851 (reçu PARISOT) (n° 783) (P). — Hérault : Le Caylar, coll. LORET, fin VII.1874 (P). — Ariège : Foix, colline calcaire Saint-Sauveur, coll. J. P. REDURON, 27.VII.1976 (coll. pers.). — Hérault : Les Rives, plateau calcaire, coll. CHERON, VIII.1977 (coll. pers.). — Aveyron : Villefranche-de-Rouergue, coteaux schisteux dominant l'Aveyron à l'est de la ville, coll. J. P. REDURON, 31.VII.1979 (coll. pers.).
- Peucedanum ostruthium* (L.) Koch : Alpes de Savoie : au mont Vergy, coll. BOURGEAU, 28.VIII.1848 (P). — Piémont : Mont Cenis, taillis autour du lac, coll. ARVET-TOUVET, FAURE, PELLAT, PERRET, 10.VIII.1886 (n° 5248) (Soc. Dauphin.) (P). — Puy-de-Dôme : Mont Dore, sentier du Capucin, coll. L. CHEVALLIER, 18.VIII.1890 (P). — Haute-Savoie : Mont Fleury (1 800 m). coll. GAVE *in herb.* CAMUS, VII.1899 (P). — Isère : La Bérarde, rocallles humides (1 740 m), coll. DUCLOS, VII.1932 (P).
- Peucedanum palustre* (L.) Moench. : Moselle : Bitche, tourbières, marais, prairies, ... sur le grès vosgien, coll. SCHULTZ, 22.VIII.1844 (n° 865) (P). — Ain : Les Echets, marais tourbeux, coll. DEPALLIÈRE, FRAY, VII.1881 (n° 3736) (Soc. Dauphin.) (P). — Haut-Rhin : Wittelsheim, sables aux abords des terrils de potasse, coll. J. P. REDURON, 1974, 07.28-1 (coll. pers.). — Doubs : tourbières env. 2,25 km au sud-est de Frasne, coll. F. BADRÉ, 16.VIII.1975 (n° 1747) (coll. pers.). — Haut-Rhin : Richwiller, forêt du Nonnenbruch, sous-bois humide, coll. J. P. REDURON, 24.VIII.1979 (coll. pers.).
- Peucedanum paniculatum* Loisel. : Corse : Saint-Antonio, bord de route, coll. SOLEIROL, 1854 (P). — Corse : Bastia, Le Pigno, versant occidental, coll. MABILLE, 21.VII.1865 (n° 95) (P). — Corse : Ghisoni, lieux arides, coll. JAHANDIEZ *in herb.* HIBON n° 1686, 30.VII.1914 (P). — Corse : Parc National, Poggio di Venaco, coll. CLAUDIN & CASANOVA, été 1978 (coll. NIGAUD).
- Peucedanum schottii* Besser var. *petraeum* Noé : Alpes-Maritimes : Brauss, Brouiss et Grammont, rochers très escarpés et très secs, coll. LORET sans date (P). — Alpes-Maritimes : Fontan, rochers du mont d'Anan, coll. REVERCHON & DERBEZ, 12.VIII.1886 (n° 237).
- Peucedanum* sp. (gr. *officinale*) : Pyrénées-Orientales : Montalba, rochers secs sur la route d'Ille, coll. A. M. CAUWET, IX.1978 (coll. NIGAUD).
- Peucedanum stenocarpum* Boiss. et Reut. : Espagne : Cataluña : Pirineos, Gombreny, costas calcaras (900 m), coll. SENNEN, VII, X.1913 (MA 88561) (var. *catalaunicum* Pau). — Espagne : Logroño : Agoncillo, La Senezuela, coll. CAMARA, 09.VIII.1934 (MA 88556). — Espagne : Prov. Madrid, entre Villalba y las Zorreras (sierra de Guadarrama), coll. PEREZ, 10.VIII, IX.1947 (MA 152463).
- Peucedanum venetum* (Sprengel) Koch : Pyrénées-Orientales : Villefranche-de-Conflent, coll. GODRON (*in herb.* GRENIER) 1851 (P). — Espagne : Asturias, collines à Braña de Arriba, puerto de Leitariogo, coll. BOURGEAU, 17.VI.1864 (P). — Tirolia australis : Val Vestino, in lucis sol calcareas (800-1 000 m), coll. PORTA, VIII.1882 (*in herb.* DRAKE) (P). — Bordighera hipuria (?), in olivetis, coll. BICKNELL, 02.X.1903 (*in herb.* CHEVALLIER) (P).

Remerciements

Je tiens à remercier M^{me} M.-Th. CERCEAU-LARRIVAL, Maître de Recherche au CNRS, pour son accueil et ses conseils avisés, M. M. HIDEUX, pour son aide très précieuse, mon ami M. M. NIGAUD, pour sa collaboration sympathique et suivie, ses critiques pleines de discernement, M^{me} L. DEROUET et M^{me} M.-C. CARBONNIER, techniciennes du Laboratoire de Palynologie. Je remercie également M. le Pr J.-F. LEROY, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum de Paris, qui m'a permis de consulter les collections d'herbier, et M^{me} M. CHALOPIN qui a effectué pour moi de nombreux prélevements. Je ne saurais oublier, enfin, tous ceux qui m'ont fait connaître des stations naturelles ou qui m'ont récolté des échantillons sur le terrain : M. F. BADRÉ, du Muséum de Paris, M^{me} A.-M. CAUWET-MARC, de l'Université de Perpignan, MM. P. CHÉRON, R. PATOUILLET et V. RASTETTER.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BELL, C. R., 1971. — Breeding Systems and floral biology of the *Umbelliferae*. In : V. H. HEYWOOD (ed.). The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. *Bot. J. Linn. Soc.*, **64**, suppl. 1 : 93-107.
- 1976. — Inflorescence shape and pollinator activity in *Daucus carota* L. (Apiaceae). *Ass. Southeastern Biologists Bull.*, **23** : 42 (abstract).
- 1977. — Umbellet number and pollination efficiency in *Daucus carota* L. (Apiaceae). *Ass. Southeastern Biologists Bull.*, **24** : 36 (abstract).
- BELL, C. R., & A. H. LINDSEY, 1978. — The Umbel as a reproductive unit in the *Apiaceae*. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 739-747.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., 1962. — Plantules et pollens d'Ombellifères. Leur intérêt systématique et phylogénique (Thèse). *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, n. s., Botanique, **14** : 166 p.
- 1963. — Le pollen d'Ombellifères méditerranéennes. 2 — *Tordylineae* Drude, *Pollen Spores*, **5** (2) : 297-323.
- 1965. — Le pollen d'Ombellifères méditerranéennes. 3 — *Scandicineae* Drude. 4 — *Daucéae* Drude. *Pollen Spores*, **7** : 35-62.
- 1967. — Corrélations de caractères chez les grains de pollen d'Ombellifères. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **4** : 311-324.
- 1971. — Morphologie pollinique et corrélations phylogénétiques chez les Ombellifères. In : V. H. HEYWOOD (éd.). The biology and chemistry of the *Umbelliferae*. *Bot. J. Linn. Soc.*, **64**, suppl. 1 : 109-156.
- 1973. — Corrélations de caractères pour une étude biologique du genre *Eryngium* L. C. r. 96^e Congr. natn. Soc. Savantes, Toulouse, **5** : 451-477.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., & L. DEROUET, 1975. — Apport de la microscopie électronique à balayage à la connaissance de l'ultrastructure de l'exine de pollens d'Ombellifères. *Bull. Soc. bot. Fr.*, Coll. Palynologie, **122** : 93-95.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., & F. ROLAND-HEYDACKER, 1976. — The evolutionary significance of the ultrastructure of the exine in Umbelliferous pollen grains. In : I. K. FERGUSON and J. MULLER (ed.). « The evolutionary significance of the exine ». *Linn. Soc. Symp. ser. n^o 1* : 431-498.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., & F. ROLAND-HEYDACKER, 1978. — Apport de la palynologie à la connaissance des Ombellifères actuelles et fossiles. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 213-229.
- CONSTANCE, L., 1971. — History of the classification of *Umbelliferae* (Apiaceae). In : V. H. HEYWOOD (ed.), The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. *Bot. J. Linn. Soc.*, **64**, suppl. 1 : 1-12.

- FROEBE, H. A., 1964. — Die Blütenstände der Saniculoideen. Eine vergleichend morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. *Beitr. Biol. Pfl.*, **40** : 325-388.
- 1971. — Inflorescence structure and evolution in *Umbelliferae*. In : V. H. HEYWOOD (ed.), The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. *Bot. J. Linn. Soc.*, **64**, suppl. 1 : 157-176.
- GUYOT, M., 1966. — Les stomates des Ombellifères. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **113** : 244-273.
- GUYOT, M., A. M. CAUWET-MARC, M.-Th. CERCEAU-LARRIVAL, V. H. HEYWOOD, M. NIGAUD, J. P. REDURON & C. SAENZ DE RIVAS, 1978. — Données morphologiques chez les Ombellifères. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 113-120.
- HIDEUX, M., M. NIGAUD, C. PARDO & A. VAN DER PLUYM, 1978. — Apport de l'analyse factorielle des correspondances en Palynologie : cas de quelques Ombellifères. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 563-573.
- HOFFMANN, G. F., 1814. — *Genera plantarum umbelliferarum*. Moscow. 181 p.
- 1816. — *Plantarum umbelliferarum genera*. Moscow. 222 p.
- JUSSIEU, A. L. DE, 1783. — Éloge de M. CUSSON. *Hist. Soc. Roy. méd.*
- MAGIN, N., 1978. — Blütenmorphologische untersuchungen an *Actinotus* Lab. (*Hydrocotyloideae*) unter besonderer berücksichtigung des gynoeciums. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 749-764.
- MANDENOVA, I. P., J. CARBONNIER, M. C. CARBONNIER-JARREAU, A. M. CAUWET-MARC, M.-Th. CERCEAU-LARRIVAL, M. GUYOT, D. MOLHO & J.-P. REDURON, 1978. — Contribution à l'étude du genre *Tetrataenium* (DC.) Manden. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 675-725.
- NIGAUD, M., 1970. — Contribution palynologique à l'étude du genre *Peucedanum* L. (*Umbelliferae*). D.E.S. Fac. Sci. Paris. Texte ronéotypé.
- 1975. — Micrographie de détail de la paroi pollinique chez le genre *Peucedanum* L. (*Umbelliferae*). *Bull. Soc. bot. Fr.*, Coll. Palynologie, **122** : 121-124.
- 1978. — Contribution palynologique à l'étude de l'espèce *Peucedanum palustre* Moench (*Umbelliferae*). *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 231-241.
- PARDO, C., 1978. — Contribution palynologique à la taxonomie des espèces espagnoles du genre *Seseli* L. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 243-253.
- PLAHN, 1933. — Zur Systematik der Umbelliferen. *Repertorium nov. spec. Regni veg.*, **31** : 313-320.
- REDURON, J. P., 1978. — Contribution à l'étude morphologique du pétales chez les Ombellifères. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 121-131.
- THEOBALD, W. L., 1971. — Comparative anatomical and developmental studies in the *Umbelliferae*. In : V. H. HEYWOOD (ed.), The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. *Bot. J. Linn. Soc.*, **64**, suppl. 1 : 177-197.
- TOURNEFORT, J. P., 1694. — Éléments de Botanique. 3 vol. Paris.
- VAN DER PLUYM, A., & M. HIDEUX, 1977. — Application d'une méthodologie quantitative à la palynologie d'*Eryngium maritimum* (*Umbelliferae*). *Plant. Syst. Evol.*, **127** : 55-85.

Manuscrit déposé le 4 mars 1980.

Achevé d'imprimer le 31 décembre 1980.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Parait depuis 1935.

A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées. (Format in-4°.)

A — ZOOLOGIE

Dernières parutions

- T. 107 — BEVERIDGE (Ian). — A taxonomic revision of the genera *Cittolaenia* Riehm, 1881, *Ctenolaenia* Railliet, 1893, *Mosgovovia* Spasskii, 1951, and *Pseudocittolaenia* Tenora, 1976 (Cestoda : Anoplocephalidae). 1978, 64 p., 102 fig.
- T. 108 — PEIGNOUX-DEVILLE (Jacqueline). — Rôle du corps ultimobranchial (C.U.B.) dans la régulation du métabolisme calcique chez les Poissons Téléostéens. 1978, 71 p., 17 tabl., 11 pl. h.-t.
- T. 109 — Auteurs multiples (Loïc MATILE, éd.). — Faune entomologique de l'archipel des Comores. 1978, 388 p., fig., pl.
- T. 110 — PELLETIER (Jean). — Révision des espèces du genre *Marcina* F. Walker (Lépidoptères, Noc-tuidae, Ophiderinae). 1978, 143 p., 158 fig., 6 pl. h.-t.
- T. 111 — HEIM (Jean-Louis). — Les squelettes de la sépulture familiale de Buffon à Montbard (Côte d'Or). Étude anthropologique et génétique. 1979, 79 p., 22 tabl., 19 fig., 8 pl. h.-t.
- T. 112 — GUINOT (Danièle). — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogénèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyoures. 1979, 354 p., 70 fig., 27 pl. h.-t.
- T. 113 — BAYSSADE-DUFOUR (Christiane). — L'appareil sensoriel des Cercaires et la systématique des Trématodes digénétiques. 1979, 81 p., 42 fig.

A paraître

- T. 114 — BOUCHER (Guy). — Facteurs d'équilibre d'un peuplement de Nématodes des sables sublitto-raux.
- T. 115 — Atlas des Cercaires.
- T. 116 — BETSCH (Jean-Marie). — Éléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Aptérygotes).
- T. 117 — ILLG (Paul L.) & DUDLEY (Patricia L.). — The family Ascidiicolidae and its subfamilies (Cope-poda, Cyclopoida), with descriptions of new species.
- T. 118 — TILLIER (Simon). — Gastéropodes terrestres et fluviatiles de Guyane française.

B — BOTANIQUE

- T. 26 — Diptérocarpacées. Taxonomie — Phylogénie — Écologie. (Entretiens du Muséum, Paris 14-17 juin 1977.) 1979, 162 p., fig. pl.

C — SCIENCES DE LA TERRE

Dernières parutions

- T. 41 — GAUDANT (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrißiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.
- T. 42 — LANGE-BADRÉ (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.
- T. 43 — Recherches océanographiques dans l'océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig. pl.

A paraître

- T. 44 — GAYET (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Céno-maniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens.

D — SCIENCES PHYSICO-CHIMIQUES

- T. 4 — MERCIER (Christiane). — Synthèse de produits naturels dérivés du noyau diméthyl-2,2-chromène. 1969, 70 p.

