

# **BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE**

**PUBLICATION TRIMESTRIELLE**

**SECTION B**

**botanique  
biologie et écologie  
végétales  
phytochimie**

**4<sup>e</sup> SERIE T. 2 1980 N° 4**

*Décembre 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 M<sup>mes</sup> 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<sup>re</sup> série (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La 2<sup>e</sup> série (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La 3<sup>e</sup> 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<sup>o</sup>s 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, n<sup>o</sup>s 1 à 356 ; Sciences de la Terre, n<sup>o</sup>s 1 à 70 ; Botanique, n<sup>o</sup>s 1 à 35 ; Écologie générale, n<sup>o</sup>s 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, n<sup>o</sup>s 1 à 19.

La 4<sup>e</sup> 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**

J. SEVRIN-REYSSAC. — Recherches sur le phytoplancton de la côte brésilienne (aspect qualitatif et quantitatif, biogéographie). Essai de comparaison avec les populations de l'Ouest-Africain.....	295
M. GUYOT, M.-T. CERCEAU-LARRIVAL, M.-C. CARBONNIER-JARREAU, L. DEROUET et J. RELOT. — Corrélations entre types stomatiques et types polliniques dans la tribu des Caucalidées (Ombellifères).....	341
M. LAVAULT, M.-M. DEBRAY et J. BRUNETON. — Constituants alcaloïdiques des feuilles de <i>Hernandia cordigera</i> .....	387



**Recherches sur le phytoplancton de la côte brésilienne  
(aspect qualitatif et quantitatif, biogéographie).  
Essai de comparaison  
avec les populations de l'Ouest-Africain**

par Josette SEVRIN-REYSSAC \*

**Résumé.** — A partir des données des auteurs, on a tenté de définir les caractéristiques qualitatives, quantitatives et biogéographiques du phytoplancton dans les différentes « provinces » de la côte brésilienne. La province « guyanaise », délimitée par la zone d'influence de l'Amazone, et la province « brésilienne » qui s'étend jusqu'au Cabo Frio (23° S), ont un climat marin chaud et une flore dont l'affinité est nettement thermophile. Au sud du Cabo Frio, qui constitue une barrière biogéographique, des influences tropicales (courant chaud du Brésil) et froides (courant des Falklands) se font sentir, ces dernières s'accentuant progressivement du nord au sud. Cette zone intermédiaire, ici appelée province « pauliste », s'étend du Cabo Frio à l'état du Rio Grande du Sud. La proportion des espèces thermophiles diminue du nord au sud au profit des espèces cosmopolites. A côté d'espèces tropicales entraînées par le courant du Brésil, on y trouve *Asteromphalus hookerii* considérée comme caractéristique des eaux antarctiques.

Le phytoplancton de la côte brésilienne se différencie de celui de l'Ouest-Africain sur le plan spécifique (< 30 % d'espèces communes aux deux secteurs) et sur le plan quantitatif. De nombreux upwellings favorisent le développement du phytoplancton dans l'Ouest-Africain alors que, sur la côte brésilienne, les affleurements sont limités au secteur du Cabo Frio. L'effet fertilisant de ce phénomène y est d'ailleurs beaucoup plus atténué qu'en Afrique, surtout dans la région du cap Blanc. Dans les eaux brésiliennes, les plus importantes proliférations de cellules n'ont été trouvées que dans des zones littorales fortement polluées.

Sur le plan biogéographique, la côte ouest-africaine se différencie de la côte brésilienne surtout par la plus grande étendue, sur cette dernière, de la province chaude : de 20° N à 20° S alors que dans l'Atlantique africain elle est comprise entre 10° N et l'Équateur.

**Abstract.** — Considering the data of different authors, we tried to define the qualitative, quantitative and biogeographical characteristics of the phytoplankton in the different "provinces" of the brazilian coast. The "guyanese" province delimited by the Amazon influence area and the "brazilian" province which reach the Cabo Frio (23° S) have a warm marine climate, and a thermophil flora. In the south of Cabo Frio, which is a biogeographic boundary, tropical influences (warm current of Brazil) and cold influences (Falklands current) appear. Cold influences are stronger and stronger from North to South. This intermediate area, called here "paulist" province extends from the Cabo Frio to the state of Rio Grande do Sul. The percentage of thermophil species decreases progressively from North to South at the advantage of cosmopolitan species. Beside tropical species carried by the Brazil current, antarctic species like *Asteromphalus hookerii* can be found here.

The phytoplankton in brazilian waters is different of that of the west coast of Africa at once on the systematic level (< 30 % of the species are common to the two areas) and on the quanti-

\* Muséum national d'Histoire naturelle. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.

tative level. Many upwellings favour the development of phytoplankton in West Africa. On the contrary, in the brazilian waters, the upwellings are limited at the Cabo Frio area. Here, the fertilizing effect of this phenomenon is less important than in Africa, chiefly in the cap Blanc region. In the brazilian waters, the most important developments of cells were only found in coastal and very polluted waters.

On the biogeographical level, the warm province is much wider on the coast of Brazil (from 20° N to 20° S) than on the african Atlantic (from 10° N to the Equator).

## INTRODUCTION

Des comparaisons ont déjà été faites entre l'Amérique tropicale atlantique et l'Afrique occidentale. Si, comme le souligne Th. MONOD (1950), on relève des similitudes de « tonalité » pouvant aller jusqu'à des identités spécifiques, comme pour la faune littorale par exemple, il n'en est pas moins évident que de « substantielles différences justifient la distinction de deux domaines faunistiques littoraux bien distincts ». Chacun des deux bords de l'Atlantique tropical présente une forte endémicité spécifique et souvent générique (Th. MONOD, *ibid.*).

Qu'en est-il en ce qui concerne le phytoplancton ? Les principales caractéristiques des peuplements ouest-africains se retrouvent-ils sur la côte sud-américaine ? Bien qu'un grand nombre d'espèces phytoplanctoniques soient ubiquistes, est-il possible de trouver une concordance entre le climat marin des différents secteurs, sur les deux bords de l'Atlantique, et la structure de ses communautés végétales ? Enfin, l'étude de l'écologie du phytoplancton sur la côte brésilienne permet-elle de faire, comme c'est le cas dans l'Ouest-Africain, une distinction entre les différentes provinces biogéographiques ?

L'Atlantique africain est aujourd'hui bien connu sur le plan du phytoplancton, surtout depuis ces dix dernières années grâce à de très nombreuses campagnes et aux travaux faits par des laboratoires côtiers (REYSSAC, 1971, et *sous presse*). Mais où en sont les recherches concernant le phytoplancton sur la côte brésilienne ? Il semble que l'océanographie brésilienne connaisse depuis quelques années un véritable essor. Elle s'est en effet implantée en plusieurs points de cette côte de 6 000 km : Porto Alegre, Rio de Janeiro, Cabo Frio, Salvador de Bahia, Recife, Fortaleza. Cependant, bien des régions restent encore très peu étudiées, celle de la côte du Nord-Est brésilien, par exemple, dont une bonne connaissance de la biologie marine permettrait une meilleure exploitation des ressources.

En nous basant sur les travaux disponibles, nous essayerons de faire ressortir les principales caractéristiques du phytoplancton de la côte brésilienne et nous verrons si on trouve quelque correspondance avec l'Atlantique africain.

## I. PROVINCES BIOGÉOGRAPHIQUES SUR LES DEUX BORDS DE L'ATLANTIQUE TROPICAL

### 1. Atlantique africain

Nous avons vu (REYSSAC, 1971, et *sous presse*) que la majorité des auteurs y distinguent trois provinces qui sont, du nord au sud, la province atlanto-méditerranéenne, la

province guinéenne et celle du Namaqualand. L'étude de la répartition qualitative et quantitative du phytoplancton permet de bien différencier ces provinces et d'en fixer les frontières approximativement aux mêmes secteurs que ceux indiqués par la plupart des auteurs ayant travaillé sur la répartition de nombreuses espèces animales.

Ainsi, le cap Blanc (Mauritanie) apparaît comme une barrière biogéographique entre la province tempérée atlanto-méditerranéenne au nord (qu'on nomme aussi, pour sa partie la plus méridionale, sous-province mauritanienne) et la province guinéenne qui possède un climat marin nettement plus chaud. A partir du cap Frio ( $20^{\circ}$  S), le climat redevient tempéré à tempéré froid avec la province dite du Namaqualand. C'est là une description très schématique car il existe, en fait, un passage progressif d'une province à l'autre ainsi que de nombreuses complications de détail dans chacune de ces provinces avec notamment l'apparition d'affleurements côtiers saisonniers ou quasi permanents (Maroc, Mauritanie, Sénégal, Côte d'Ivoire, Angola et Sud-Ouest-Africain). Nous n'insisterons pas sur ces phénomènes aujourd'hui bien connus et bien localisés sur l'ensemble de la côte ouest-africaine. En revanche, nous rappellerons ici que la répartition du phytoplancton reflète bien les conditions hydrologiques : développement intense des cellules dans la sous-province mauritanienne et celle du Namaqualand, à la faveur d'importants upwellings. Deux régions sont particulièrement favorisées : celle du cap Blanc ( $21^{\circ}$  N) dans l'hémisphère Nord, celle de Walvis Bay ( $23^{\circ}$  S) dans l'hémisphère Sud. Ces régions ont une flore phytoplanctonique surtout ubiquiste, caractéristique des zones tempérées.

Un contraste très important existe entre ces deux provinces et la province guinéenne où règne une plus grande stabilité des eaux. La richesse du phytoplancton y est limitée à quelques secteurs côtiers où des upwellings saisonniers se manifestent. Le caractère dominant de la flore est thermophile.

## 2. Atlantique brésilien

Rappelons tout d'abord très brièvement quelques données sur la circulation océanique générale dans l'Atlantique Sud.

Le courant sud-équatorial en provenance du golfe de Guinée atteint la côte brésilienne dans les parages du cap São Roque, soit entre  $5$  et  $6^{\circ}$  S (fig. 1). A ce niveau, il se divise en deux branches ; l'une se dirige vers le nord-ouest : c'est le courant de Guyane ; l'autre longe la côte brésilienne vers le sud ; c'est le courant du Brésil. Celui-ci se fait sentir jusqu'au niveau de l'Uruguay ou de la côte nord de l'Argentine (fig. 1). La partie la plus méridionale de l'Amérique du Sud est longée par le courant froid des Falklands qui entraîne jusque sur les côtes sud-brésiliennes des eaux antarctiques et subantarctiques.

Pour l'appellation et la délimitation des provinces biogéographiques, nous tiendrons compte de celles données par ALVES COELHO et ARAUJO RAMOS (1972) qui se sont basés sur la répartition des Crustacés décapodes entre les latitudes  $5^{\circ}$  N et  $39^{\circ}$  S. Ces auteurs définissent ainsi quatre grandes provinces qui sont, du nord au sud, les provinces guyanaise, brésilienne, pauliste et argentine (fig. 1).

Nous allons considérer ces régions successivement et voir, à partir des travaux que nous connaissons, comment on peut caractériser le phytoplancton de chacune d'elles.

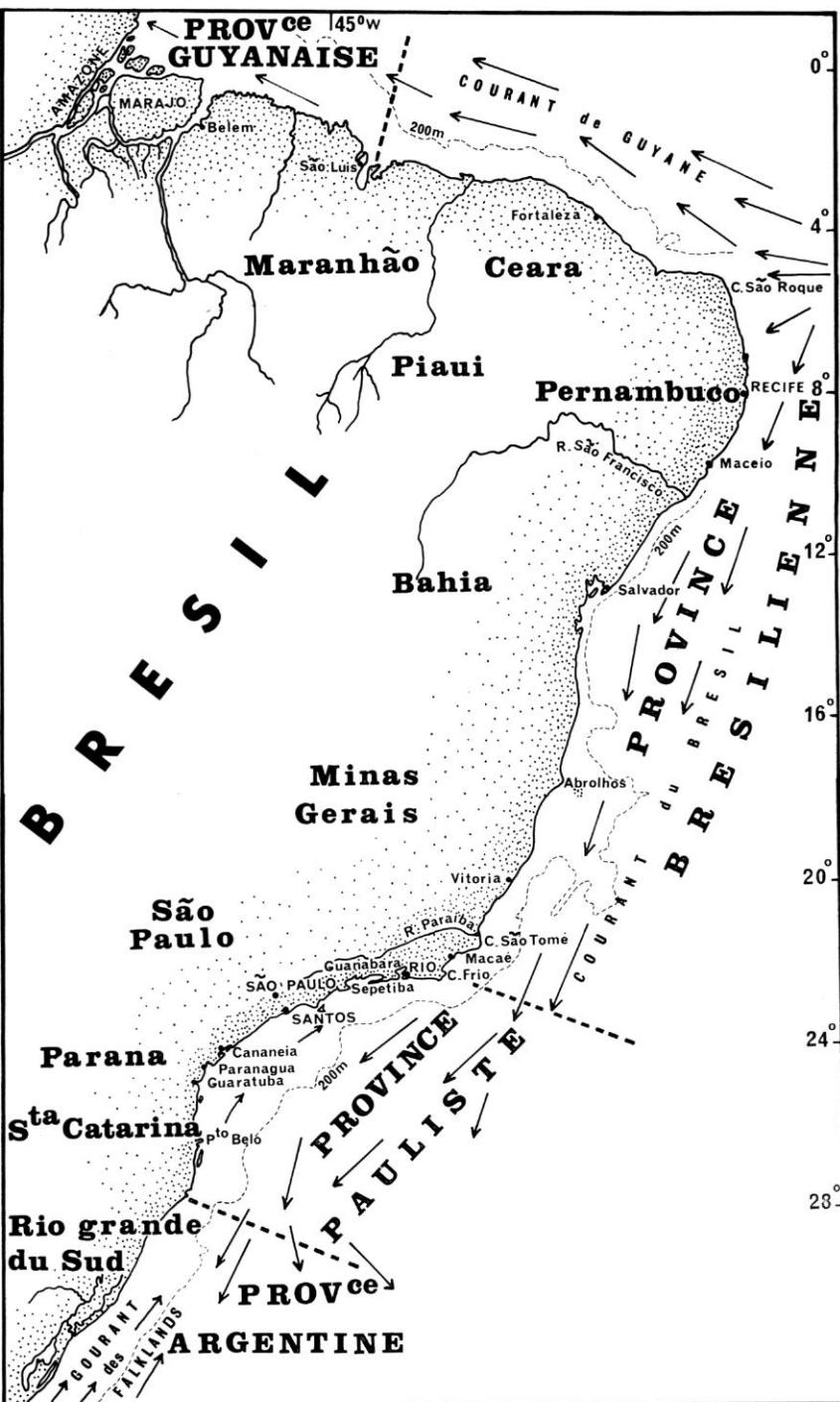


FIG. 1. — La côte brésilienne ; circulation océanique générale, provinces biogéographiques. La limite entre les provinces biogéographiques est figurée par un trait en pointillés.

## II. LE PHYTOPLANCTON DE LA CÔTE BRÉSILIENNE

### A. — PROVINCE GUYANAISE

Dans sa partie brésilienne, le phénomène essentiel qui individualise cette zone équatoriale est la présence du delta de l'Amazone. Les travaux déjà réalisés sur le phytoplancton portent tous sur la région océanique voisine de l'embouchure du fleuve. Ces travaux ont tout d'abord eu trait à la systématique des Diatomées. BAILEY (1862) donne déjà une liste de 92 espèces, HENTSCHEL (1932) étudie quelques prélèvements effectués lors de la campagne du « Meteor ». Plus près de nous, MÜLLER-MELCHERS (1957) fait un inventaire des Diatomées dans quatorze pêches, au niveau de l'embouchure.

Dans une optique plus quantitative, et s'adressant à l'ensemble du phytoplancton, TEIXEIRA (1963) compare le plancton récolté au filet à l'importance du nannoplancton. Les stations où les expériences sont réalisées se situent entre l'embouchure de l'Amazone et les fonds de 200 m. Le phytoplancton récolté au filet représente seulement 9,93 % de la photosynthèse totale et 22,20 % de l'ensemble des organismes comptés à partir d'un échantillon d'eau.

Les travaux de WOOD (1966), de TEIXEIRA et TUNDISI (1967) portent sensiblement sur la même zone : entre l'Équateur (c'est-à-dire l'embouchure de l'Amazone) et 6° N (fig. 2). Le nombre des stations est malheureusement très faible : 15 pour la campagne du « Pillsbury » (WOOD, 1966) et 6 pour la campagne du « Bertioga » (TEIXEIRA et TUNDISI, 1967).

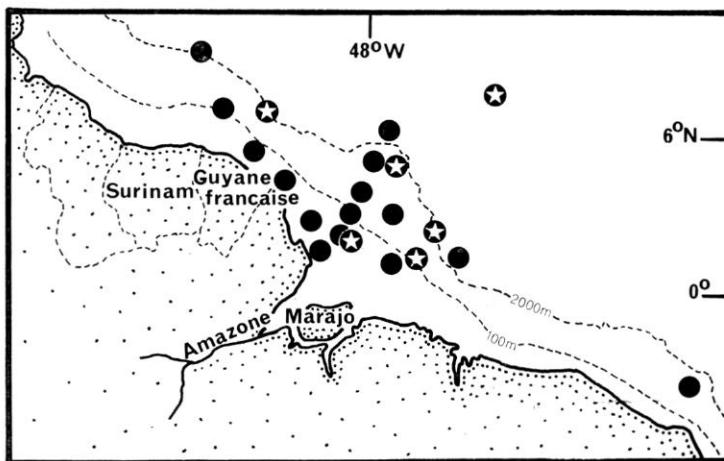


FIG. 2. — Position des stations effectuées dans la région de l'embouchure de l'Amazone au cours de la campagne du « Pillsbury » (WOOD, 1966) et au cours de la campagne du « Bertioga » (TEIXEIRA et TUNDISI, 1967). Les stations du « Pillsbury » sont figurées par un rond noir, celles du « Bertioga » par une étoile.

Les observations de HULBURT et CORWIN (1969) couvrent une aire beaucoup plus étendue : de l'embouchure de l'Amazone jusqu'à l'est des îles Sous-le-Vent et même jusqu'à 20° N (fig. 3).

Les données dont nous disposons sont donc très fragmentaires et très limitées dans le temps puisqu'elles proviennent toutes de campagnes isolées. Elles nous renseignent cependant sur les variations spatiales du phytoplancton en fonction des conditions du milieu et permettent aussi une estimation de l'affinité biogéographique des peuplements.

La situation hydrologique particulière à cette région a été décrite par RYTHER et coll. (1966). Des informations sur les variations mensuelles des directions et des vitesses des courants sont données dans l'atlas de l'Office hydrographique de la Marine des USA (1946). Nous avons vu que le courant de Guyane, de direction nord-ouest, longe cette partie de la côte brésilienne (fig. 1). Au large de la Guinée française, il s'incurve d'abord vers le large pour finalement s'orienter vers le sud-est, à 300 milles de la côte environ.

Une partie des eaux de l'Amazone est entraînée vers le nord-ouest par le courant côtier avant de prendre la direction sud-est avec le contre-courant (DEFANT, 1961 ; RYTHER et coll., 1966).

Contrairement aux eaux des rivières des régions tempérées qui sont très fertiles, les eaux des fleuves tropicaux (sauf exception) sont très pauvres en éléments nutritifs. C'est le cas pour l'Amazone (RYTHER et coll., 1966), comme c'est aussi le cas pour le Congo (DUFOUR et MERLE, 1972). Les eaux de l'Amazone, riches en fer et en silicates, sont en revanche pauvres en phosphates et en nitrates. Dans la région océanique proche de l'embouchure, RYTHER et coll. (1966) estiment que l'enrichissement en sels nutritifs des eaux de surface en certains points est imputable à une remontée des sels nutritifs des couches d'eaux plus profondes et non à une influence provenant du continent. Ces mêmes auteurs ajoutent que des quantités appréciables de phosphates et de nitrates arrivent suffisamment près de la surface pour expliquer une augmentation sensible des populations phytoplanctoniques qui y vivent.

#### a. — *Aspect qualitatif du phytoplancton. Affinité biogéographique des populations*

Dans les quatorze pêches inventoriées par MÜLLER-MELCHERS (1957) une vingtaine d'espèces de Diatomées seulement sont signalées. Parmi elles, six sont bien caractéristiques des eaux chaudes : *Chaetoceros okamurai*, *Coscinodiscus hustedtii*, *Coscinodiscus jonesianus*, *Hemiaulus sinensis*, *Hemiaulus hauckii*, enfin *Ditylum brightwellii* qui est très fréquente. La présence de *Cyclotella striata*, *Cyclotella meneghiniana* et *Coscinodiscus commutatus* est liée à l'existence d'eaux saumâtres.

Dans la région océanique proche de l'embouchure, WOOD (1966) définit trois catégories d'organismes : au nord du canyon de l'Amazone, une communauté essentiellement composée de Diatomées (bien qu'un « bloom » d'*Exuviaella* soit tout de même signalé) ; au sud du canyon, une communauté composée d'une majorité de Dinoflagellés. La 3<sup>e</sup> communauté caractérise les eaux de l'estuaire proprement dit. Voici les principales espèces constituant ces trois types de peuplement.

Principales Diatomées de la région **au nord du canyon**

*Asteromphalus cleveanus*  
*A. elegans*  
*A. flabellatus*  
*Biddulphia aurita*  
*B. sinensis*  
*Cerataulina pelagica*  
*Chaetoceros aequatoriale*  
*C. coarctatum*  
*C. decipiens*  
*Climacodium frauenfeldianum*  
*Hemiaulax indicus*  
*H. sinensis*  
*Lauderia annulata*  
*Pleurosigma distortum*  
*Streptotheca thamensis*  
*Thalassiothrix frauenfeldii*  
*Thalassionema nitzschiooides*

Principaux Dinoflagellés de la région **au sud du canyon**

*Amphidinium klebsi*  
*Ceratium minutum*  
*Dinophysis sphaerica*  
*Katodinium rotundatum*  
*Gymnodinium grammaticum*  
*G. multistriatum*  
*Oxytoxum variabile*  
*Peridinium pedunculatum*  
*Phalacroma pulchellum*  
*P. rotundatum*

Espèces des **eaux de l'estuaire**

*Asterionella japonica*  
*Biddulphia aurita*  
*B. sinensis*  
*Chaetoceros didymum*  
*C. paradoxum*  
*C. peruvianum*  
*C. vanheurkii*  
*Coscinodiscus concinnus*  
*Cyclotella comta*  
*C. meneghiniana*  
*Diploneis crabo*  
*D. fusca*  
*Ditylum brightwellii*  
*D. sol*  
*Nitzschia closterium*  
*N. lorenziana*  
*Rhizosolenia stolterfothii*  
*Skeletonema costatum*

Du point de vue de l'affinité écologique de ces espèces, on remarque que la plupart des principales Diatomées de la région nord du canyon ont une affinité tempérée-tropicale ou franchement tropicale. La communauté de la région sud est typique des eaux tropicales pauvres en éléments nutritifs. La forte diversité spécifique alliée à la dominance des Dinoflagellés traduisent une population vieille à faible pouvoir de multiplication et, par conséquent, pauvre sur le plan quantitatif.

En ce qui concerne les espèces signalées comme étant associées aux eaux de l'estuaire, il faut souligner l'abondance particulière de *Chaetoceros didymum* que Wood (1966) regarde comme typique de ces eaux.

Dans les pêches étudiées par cet auteur, le nannoplancton était abondant à toutes les stations, les Coccoolithophoridés étant localisés à la zone soumise à un régime franchement océanique. Dans ces mêmes parages, l'habitat océanique de ces organismes est aussi noté par TEIXEIRA et TUNDISI (1967).

Du point de vue spécifique, le phytoplancton de cette partie de la côte sud-américaine présenterait, selon Wood (1966), un certain nombre de particularités qui le différencient d'autres régions telles que le détroit de Floride ou le golfe de Guinée. Toujours selon le même auteur, les espèces trouvées ici sont celles qu'on peut s'attendre à rencontrer dans des eaux tropicales, mais c'est l'importance relative de ces espèces qui fait la particularité de cette région. Comparons, par exemple, le phytoplancton de la région amazonienne à celui de la province guinéenne dans l'Ouest-Africain, province qui se rapproche le plus de la province guyanaise sur le plan de l'hydroclimat.

On constate que, de part et d'autre de l'Atlantique, les Dinoflagellés sont plus diversifiés que les Diatomées. Ainsi, pour l'ensemble des espèces du microplancton identifiées par Wood (1966) dans la région amazonienne, 55 % sont des Dinoflagellés. Au large de la Côte d'Ivoire, la liste d'espèces donnée par REYSSAC (1970) comporte 61 % de Dinoflagellés. Par contre, la composition systématique des peuplements est très différente (tabl. I).

TABLEAU I. — Pourcentages d'espèces communes à la région amazonienne (Wood, 1966) et à deux secteurs ouest-africains.

	Côte d'Ivoire (REYSSAC, 1970)	Zone du delta du Niger (REYSSAC, 1971)
DIATOMÉES	29	29
DINOFLAGELLÉS	25	17

L'affinité écologique de la flore nord-brésilienne se rapproche de celle de la province guinéenne bien que le caractère thermophile du phytoplancton paraisse plus accentué sur la côte africaine (tabl. II).

TABLEAU II. — Affinité biogéographique des Diatomées et des Dinoflagellés au niveau de l'embouchure de l'Amazone et en différents points du golfe de Guinée (pourcentages comparés).

	Rég. amazonienne (WOOD, 1966)	Côte d'Ivoire (REYSSAC, 1970)	Nigeria (REYSSAC, 1971)	Annonbon (REYSSAC, 1971)
<b>DIATOMÉES</b>				
cosmopolites	65	58	59	55
tempérées-tropicales	21	33	32	32
inter-tropicales	14 } 35	9 } 42	8 } 40	12 } 44
<b>DINOFLAGELLÉS</b>				
cosmopolites	24	15	20	13
tempérées-tropicaux	44 } 75	54 } 82	47 } 78	56 } 85
inter-tropicaux	31	28	31	29

La proportion des espèces cosmopolites, tempérées-tropicales et inter-tropicales est calculée en tenant compte de l'ensemble des récoltes effectuées dans chaque région. Ces récoltes étant échelonnées dans l'espace ou le temps, il est donc possible de donner une idée globale de l'affinité biogéographique du phytoplancton dans un secteur donné puisque les populations sont prélevées à des stades de maturité différents.

#### b. — *Aspect quantitatif du phytoplancton*

Suivant les auteurs, les études quantitatives ont été faites avec des méthodes différentes : numération des cellules par la technique de fluorescence (Wood, 1966), procédé

décrit par ce même auteur en 1962; numération après concentration des organismes par centrifugation et utilisation d'une chambre de comptage (HULBURT et CORWIN, 1969). Des mesures de la production primaire par la méthode du  $^{14}\text{C}$  (*in situ* simulé avec incubation sur le pont du navire) ont également été effectuées par TEIXEIRA et TUNDISI (1967).

Le phytoplancton est assez abondant sur le plateau continental. HULBURT et CORWIN (1969) y estiment les populations à 1 000 à 100 000 cellules/100 ml avec, en particulier, *Skeletonema costatum*, *Skeletonema tropicum*, *Thalassionema nitzschioïdes*, *Chaetoceros subtilis* et *Nitzschia delicatissima*. Ces auteurs constatent que *Chaetoceros didymum*, *Skeletonema tropicum*, *Chaetoceros compressum* et *Leptocylindrus danicus* sont limités au plateau continental. Leur concentration pouvait dépasser 1 000 cellules/100 ml. WOOD (1966) signale un maximum de  $17 \times 10^6$  cellules/l dans les eaux côtières de basse salinité, les populations les plus abondantes coïncidant en effet avec les zones de plus faible salinité. Le phytoplancton diminuerait donc quand on s'éloigne de l'estuaire. À la station la plus éloignée de l'embouchure, au large du Guyana, l'effectif serait inférieur à  $4 \times 10^5$  cellules/l (WOOD, *ibid.*). Ainsi, c'est au nord de l'estuaire, où l'influence de l'Amazone est plus sensible qu'au sud, que le phytoplancton est le plus abondant. Cette différence quantitative va de pair avec une différence qualitative comme nous venons de le voir.

La diminution des effectifs de la côte vers le large est très généralement constatée. TEIXEIRA et TUNDISI (1967) trouvent un maximum supérieur à 500 000 cellules/l au voisinage immédiat de l'estuaire, un minimum de 8 700 cellules/l au large, dans les eaux franchement océaniques. Si, au niveau de l'estuaire de l'Amazone, le phytoplancton est pauvre au-delà du plateau continental, il n'en est pas de même plus au nord, au large de la Guyane française, où de fortes concentrations de cellules se rencontrent au-delà du talus continental (fig. 3). Selon HULBURT et CORWIN (1969), il s'agirait d'espèces néritiques transportées par le courant côtier nord-ouest (courant de Guyane). Ce courant, comme nous l'avons vu, s'éloigne de la côte au niveau de la Guyane. On peut suivre ainsi, loin du continent, le cheminement de ces espèces néritiques qui se mélangent ensuite avec des espèces océaniques. HULBURT et CORWIN (*ibid.*) estiment que la distinction entre phytoplancton néritique et phytoplancton océanique revient à une distinction entre peuplements essentiellement composés de Diatomées et peuplements composés d'autres groupes phytoplanctoniques. Quand la population est abondante ( $> 10^4$  cellules/100 ml), il s'agit de Diatomées. Quand elle est plus clairsemée ( $< 10^3$  cellules/100 ml), il s'agit d'autres espèces.

La distribution verticale quantitative du phytoplancton montre un maximum entre 70 et 90 m aux stations océaniques avec, parfois, un maximum secondaire entre 40 et 50 m, soit dans la région de la thermocline (WOOD, 1966).

Les mesures de production primaire par la méthode du  $^{14}\text{C}$  montrent aussi une diminution de la côte vers le large : de  $0,864 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  à la station la plus proche du continent à  $0,014 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  à la plus océanique (TEIXEIRA et TUNDISI, 1967).

Les valeurs concernant les eaux océaniques de cette région sont du même ordre de grandeur que celles qu'on trouve généralement dans les eaux de l'Atlantique tropical non soumises à un enrichissement.

Ainsi, dans les eaux océaniques de la province guinéenne, au large de la Côte d'Ivoire, STEEMAN-NIELSEN et JENSEN (1957) indiquent des productions de  $0,1$  à  $0,2 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ; de  $0,28 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  au large du Ghana. Dans les parages de Pointe-Noire (Congo), DUFOUR et MERLE (1972) trouvent  $0,40 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ .

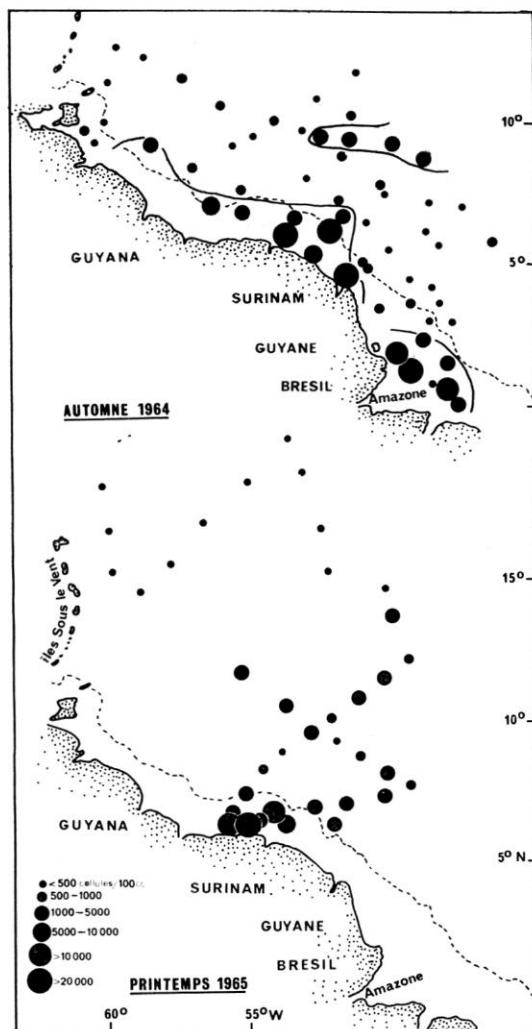


FIG. 3. — Distribution de l'ensemble du phytoplancton entre l'embouchure de l'Amazone et les îles Sous-le-Vent d'après HULBURT et CORWIN, 1969 (modifié).

Pour la zone côtière, la valeur donnée par TEIXEIRA et TUNDISI (1967) est assez élevée pour une région tropicale non soumise à un affleurement. Elle est du même ordre que les productions des eaux littorales de la province guinéenne où, nous l'avons vu, des upwellings saisonniers se manifestent. Dans les parages de Conakry (Guinée), SOROKIN et KLYASH TORIN (1961), ainsi que BESSONOV (1964) signalent respectivement des productions de 0,61 et 1,08 gC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup>.

Dans les eaux littorales ivoiriennes (REYSSAC, 1970) la production varie fortement en fonction de la saison. Elle dépasse 1,2 gC m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> en période d'upwelling et tombe à moins

de  $0,2 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  en dehors de ces périodes. DANDONNEAU (1972), dans le même secteur, arrive à des estimations du même ordre : de  $0,386$  à  $1,166 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ .

La comparaison des eaux du secteur amazonien avec celles de la côte ouest-africaine est évidemment difficile en raison du manque d'informations disponibles sur la côte brésilienne.

En raison des upwellings saisonniers qui se manifestent dans certaines zones littorales de la province guinéenne, et qui entraînent des productions pouvant dépasser  $1 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ , il est donc permis de penser que la fertilité des eaux proches du continent y est plus élevée que dans la province guyanaise où la multiplication du phytoplancton n'est pas favorisée par ces phénomènes hydrologiques fertilisants.

## B. — PROVINCE BRÉSILIENNE

Toujours selon ALVES COELHO et ARAUJO RAMOS (1972), cette province à caractéristique tropicale s'étendrait jusqu'au Cabo Frio ( $23^{\circ} \text{ S}$ ).

Notre étude s'adressant au phytoplancton, nous n'envisagerons pas les travaux s'adressant aux Diatomées benthiques (ESKINAZI-LEÇA, 1965).

Les données dont nous disposons sur cette partie de la côte brésilienne concernent principalement la région comprise entre Recife ( $8^{\circ} \text{ S}$ ) et l'embouchure du rio São Francisco ( $10^{\circ}30' \text{ S}$ ), ainsi que celle de Cabo Frio.

### 1. Région de Recife et de l'embouchure du rio São Francisco

Les travaux ont d'abord eu un caractère strictement qualitatif. Le premier en date est celui de MÜLLER MELCHERS (1955) qui fait l'inventaire des Diatomées dans deux collectes effectuées dans l'embouchure du rio São Francisco. Un inventaire plus complet est ensuite réalisé par ESKINAZI-LEÇA (1967b). Il porte sur neuf pêches au filet faites dans la région océanique, au voisinage de l'embouchure.

Sur le plateau continental, dans les parages de Recife, des données sur le phytoplancton nous sont aussi fournies par ESKINAZI-LEÇA (1967a). Bien que ce travail concerne seulement des Diatomées et soit aussi strictement qualitatif (prélèvements au filet), il porte cependant sur une évolution des populations au cours d'une année entière en quatre stations.

L'ensemble du microphytoplancton est ensuite étudié par ESKINAZI-LEÇA et PASSAVANTE (1972) en une station du plateau continental et pendant une année. Des informations quantitatives sont ici indiquées, les cellules ayant été comptées dans un volume d'eau mesuré. Selon la même méthode, PASSAVANTE (1979a) donne une liste des Dinoflagellés récoltés pendant une année dans les mêmes parages (vingt pêches inventoriées). Ce travail constitue donc le premier inventaire, sur la plate-forme continentale, au niveau de Recife. Enfin le même auteur (1979b) apporte des données sur la production primaire de cette région et sur son évolution au cours d'un cycle annuel.

La situation météorologique et hydrologique propre au secteur de Recife est décrite par CAVALCANTI et KEMPF (1970). On peut distinguer une saison sèche de septembre à février, une saison pluvieuse de mars à août, les températures les plus basses coïncidant

avec la saison des pluies. Elles atteignent 24°C alors que les précipitations peuvent être supérieures à 100 mm. En saison sèche, les températures varient entre 26,50 et 28,70°C. La salinité est alors sous la dépendance des précipitations avec des maxima pendant la saison sèche (36,4 ‰ en février) et des minima pendant la saison pluvieuse (34 ‰ en mai).

Les prélèvements effectués par ESKINAZI-LEÇA (1967b) au niveau de l'embouchure du rio São Francisco correspondent à la saison chaude (décembre) alors que la température superficielle est généralement comprise entre 26 et 27°C. La salinité, très variable suivant les stations, a été de 26,6 ‰ près de l'embouchure à plus de 36 ‰ dans les eaux océaniques. La dessalure se fait beaucoup plus sentir au sud qu'au nord de l'embouchure, ce qui est l'inverse au niveau de l'Amazone. Au sud du rio São Francisco, les salinités peuvent tomber à 25 ‰ alors que les eaux côtières, au nord de l'embouchure, peuvent être à 35 ‰ (CAVALCANTI et coll., 1967).

a. — *Aspect qualitatif du phytoplancton. Affinité biogéographique des populations*

Dans les parages de Recife, la flore des Diatomées est constituée par une communauté typique des eaux chaudes (ESKINAZI-LEÇA, 1967a). Les espèces les plus fréquentes sont nettement thermophiles : *Bacteriastrum hyalinum*, *Chaetoceros coarctatum*, *C. diversum*, *C. rostratum*, *Rhizosolenia calcar-avis*. De même, la plupart des espèces pérennes signalées par ESKINAZI-LEÇA et PASSAVANTE (1972) sont caractéristiques des eaux chaudes : *Chaetoceros didymum*, *Isthmia enervis*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *R. hebetata* f. *semispina*, *Ceratium massiliense*, *C. furca* v. *furca*, *Pyrocystis pseudonoctiluca* et *Dinophysis caudata*. Ajoutons que les résultats obtenus par ces auteurs montrent que les Diatomées sont les éléments prépondérants du phytoplancton (fig. 5). Au niveau de l'embouchure du rio São Francisco, 83 % des espèces reconnues par ESKINAZI-LEÇA (1967b) appartiennent au genre *Rhizosolenia* avec principalement *R. calcar-avis*, *R. hebetata* f. *semispina*, *R. styliformis* et *R. imbricata* v. *schrubsolei*, cette dernière montrant un développement maximum aux stations les plus atteintes par les eaux douces.

Ici encore, il s'agit d'une flore très thermophile comme en atteste l'importance particulièrement grande de *Rhizosolenia calcar-avis*, *R. imbricata* v. *schrubsolei*, *Chaetoceros coarctatum* et *C. diversum*.

Le phytoplancton, et particulièrement les Diatomées qui sont les mieux étudiées ici, ont ainsi, dans ces parages, une affinité biogéographique comparable à celle des populations trouvées près de l'embouchure de l'Amazone (tabl. II et III).

TABLEAU III. — Affinité biogéographique des Diatomées et Dinoflagellés sur la côte nord-est du Brésil (Recife, embouchure du rio São Francisco). Pourcentages comparés.

	Recife (ESKINAZI-LEÇA, 1967a)	Recife (ESKINAZI- LEÇA et PASSAVANTE, 1972)	Embouchure du rio São Francisco (ESKINAZI-LEÇA, 1967b)
DIATOMÉES			
cosmopolites	66	56	63
tempérées-tropicales	30	36	25
inter-tropicales	4 } 34	8 } 44	8 } 33

	Recife (ESKINAZI-LEÇA, 1967a)	Recife (ESKINAZI- LEÇA et PASSAVANTE, 1972)	Embouchure du rio São Francisco (ESKINAZI-LEÇA, 1967b)
<b>DINOFLAGELLÉS</b>			
cosmopolites		45	
tempérés-tropicaux		57	88
inter-tropicaux		31	

Si on compare la liste de Diatomées que donne ESKINAZI-LEÇA (1967a) à Recife avec celle de REYSSAC (1970) pour les eaux de Côte d'Ivoire, on constate que 32 % des espèces sont communes aux deux régions. En ce qui concerne les Dinoflagellés de Recife (PASSAVANTE, 1979a), ils sont surtout représentés par le genre *Ceratium* dont certaines espèces sont pérennes : *C. furca* v. *furca*, *C. tripos*. La presque totalité des espèces signalées par PASSAVANTE sont aussi présentes dans le golfe de Guinée (REYSSAC, 1971), mais la population de Dinoflagellés de Recife est cependant différente de celles qu'on trouve dans les eaux tropicales africaines où les Dinoflagellés sont beaucoup plus diversifiés avec, en particulier, des *Peridinium*, *Gonyaulax*, *Dinophysis*, non représentés ici. Alors que REYSSAC (1970) signale vingt genres de Dinoflagellés en Côte d'Ivoire, PASSAVANTE (1979a) note seulement la présence de sept genres dans la région de Recife.

Quant aux Diatomées récoltées au voisinage de l'embouchure du rio São Francisco par ESKINAZI-LEÇA (1967b), elles comportent 26 % d'espèces communes avec la Côte d'Ivoire. On voit donc la différence profonde entre la flore planctonique de l'Afrique tropico-équatoriale et celle de cette province brésilienne qui est également tropicale mais non soumise, comme c'est le cas dans l'Ouest-Africain, à des upwellings côtiers saisonniers.

#### b. — Aspect quantitatif du phytoplancton

Bien qu'il n'ait pas été fait de numérotations de cellules dans le travail de ESKINAZI-LEÇA (1967a), celui-ci fournit cependant quelques informations quantitatives (distinction entre espèces rares, pérennes, abondantes), mais son intérêt réside surtout dans le fait qu'il est le premier à donner la description d'un cycle annuel des Diatomées dans les eaux de Recife. Ainsi la période de développement de ces organismes correspondrait à l'hiver (mars à juillet), l'apogée étant atteinte en avril et mai. Les principales espèces appartiennent alors aux genres *Rhizosolenia* et *Chaetoceros*, mais *Coscinodiscus granii* et *Cerataulina bergonii* sont également très abondantes. Au cours de l'été, en revanche, les Diatomées passent par une phase de déclin, avec un maximum de pauvreté en janvier et février. Cette différence quantitative entre l'été et l'hiver est aussi soulignée par ESKINAZI-LEÇA et PASSAVANTE (1972) dans un travail s'adressant à l'ensemble du microphytoplancton (fig. 4).

Les comptages faits à partir de récoltes au filet (volume d'eau filtrée connu) s'adressent ici non à l'ensemble du phytoplancton mais, seulement, aux éléments du microplancton. Pendant l'été, la densité moyenne du microplancton à Recife est estimée à une vingtaine de cellules/l. En hiver qui, nous l'avons vu, correspond à la saison des pluies, le développement des cellules est plus intense avec un maximum en juin où ESKINAZI-LEÇA et PASSAVANTE trouvent un « pic » de 2 852 cellules/l (fig. 4).

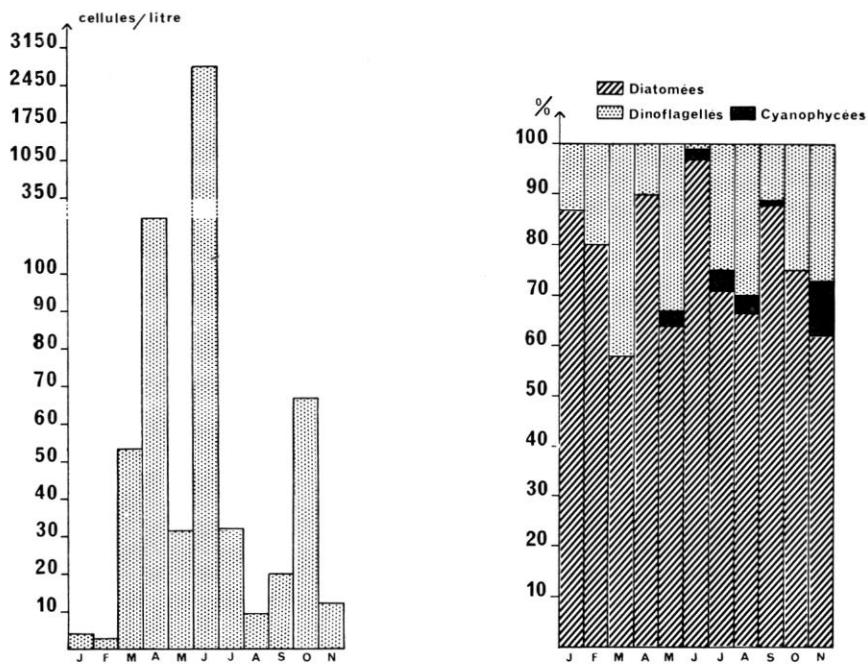


FIG. 4 (à gauche). — Variations quantitatives du microplancton côtier en 1965 dans les parages de Recife d'après ESKINAZI-LEÇA et PASSAVANTE (1972).

FIG. 5 (à droite). — Importances relatives des Diatomées, Dinoflagellés et Cyanophycées en 1965 dans les parages de Recife d'après les données de ESKINAZI-LEÇA et PASSAVANTE (1972).

Les estimations quantitatives de la chlorophylle a et de la production primaire effectuées par PASSAVANTE (1979b) dans une zone de type lagunaire, à 50 km au nord de Recife (canal de Santa Cruz), donnent les résultats suivants : chlorophylle a comprise entre 0,73 et 11,9 mg m<sup>-3</sup>, production primaire (méthode du 14C *in situ*) comprise entre 0,94 et 76,59 mg C m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>. En ce qui concerne la chlorophylle a, les valeurs sont généralement comprises entre 2 et 6 mg m<sup>-3</sup>. La production primaire, maximale en hiver et au printemps, est élevée pour une région tropicale. La plupart des mesures effectuées par PASSAVANTE (1979b) indiquent, en effet, des productions supérieures à 7 mg C m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>, la moyenne étant égale à 17,68 mg C m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>. PASSAVANTE (*ibid.*) estime que la production primaire moyenne pour l'ensemble de la couche euphotique serait de 36,69 mg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>. Ce sont là des valeurs supérieures à celles obtenues par REYSSAC (1970) dans les eaux littorales de Côte d'Ivoire en période d'upwelling (production primaire moyenne en surface estimée à 2,67 mg C m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>), mais cette différence peut s'expliquer par la position des récoltes en zone lagunaire au Brésil, zone enrichie en sels nutritifs par les eaux de ruissellement, et d'ailleurs considérée comme eutrophique (PASSAVANTE, 1979b).

Nous verrons maintenant rapidement les résultats de deux campagnes océanographiques qui touchent la province brésilienne : celle de la « Calypso » en janvier-février 1962 et celle du N/O « Almirante Saldanha » en avril et mai 1969. Dans la province ici étudiée, la campagne de la « Calypso » intéresse la région de Salvador (13° S) et celle de l'archipel des Abro-

lhos (18° S). Au cours de celle de l' « Almirante Saldanha », 27 stations ont été effectuées sur le plateau continental entre Maceio (10° S) et le cap São Tomé (22° S). Il s'agit dans les deux cas de pêches au filet. Malgré l'absence d'estimations quantitatives, les résultats ont cependant un intérêt non négligeable sur le plan biogéographique.

Les données fournies par la campagne de la « Calypso » (SEGUIN, 1965), montrent que, dans la région de Salvador, comme près de l'archipel des Abrolhos, les Diatomées sont peu diversifiées. Les Dinoflagellés comportent un plus grand nombre d'espèces qui appartiennent principalement aux genres *Ceratium*, *Amphisolenia*, *Ornithocercus*. C'est, encore là, une flore très différente de celle de la Côte d'Ivoire et de l'ensemble du golfe de Guinée, la principale différence résidant dans la rareté des *Peridinium* et *Dinophysis* sur la côte sud-américaine alors que ces deux genres comportent un très grand nombre d'espèces dans l'Ouest-Africain. Si nous comparons la liste des Diatomées et Dinoflagellés trouvés par SEGUIN (1965) dans la province brésilienne à celle de REYSSAC (1970) en Côte d'Ivoire, nous voyons que la proportion des Diatomées communes aux deux régions est de 21 %, celle des Dinoflagellés de 20 %.

Du point de vue biogéographique, la proportion des espèces thermophiles est très importante, autant dans le secteur de Salvador que dans celui des Abrolhos (tabl. IV). L'affinité de la flore est, encore ici, très proche de celle du golfe de Guinée.

Les caractéristiques hydrologiques correspondant aux prélèvements de l' « Almirante Saldanha » (températures de 26 à 28°C, salinités supérieures à 36 ‰) montrent que les observations se situent dans les eaux du courant du Brésil. Une thermocline était présente à 50 m. Les pêches ayant été faites avec un filet de 100 nm de vide de maille, les résultats peuvent difficilement être comparés à ceux obtenus avec les filets plus fins généralement utilisés. Bornons-nous donc seulement à dire que, d'après MACEDO SAIDAH et MOREIRA FILHO (1977), les Dinoflagellés sont plus abondants que les Diatomées avec, en particulier : *Ceratium tripos*, *C. candelabrum*, *Ceratocorys horrida* et *Ornithocercus steinii*. La flore a un caractère thermophile très net (tabl. IV).

TABLEAU IV. — Affinité biogéographique des Diatomées et Dinoflagellés en plusieurs points de la province brésilienne d'après les résultats obtenus au cours des campagnes de la « Calypso » et de l' « Almirante Saldanha ». Pourcentages comparés.

	Archipel des Abrolhos (SEGUIN, 1965)	Région de Salvador (SEGUIN, 1965)	Courant du Brésil entre 10° et 22° S (MACEDO SAIDAH et MOREIRA-FILHO, 1977)
<b>DIATOMÉES</b>			
cosmopolites	61	53	58
tempérées-tropicales	25	35	28
inter-tropicales	13 { 38	10 { 45	14 { 42
<b>DINOFLAGELLÉS</b>			
cosmopolites	22	21	20
tempérés-tropicaux	51 { 69	47 { 77	58 { 78
inter-tropicaux	18	30	20

La forte diversification des Diatomées signalée par MACEDO SAIDAH et MOREIRA FILHO (1977) et la forte proportion des Dinoflagellés traduisent, comme on pouvait s'y attendre dans ces eaux tropicales pauvres, un phytoplancton très probablement clairsemé, un système en équilibre, une population vieille, arrivée au stade final d'une « succession » selon la définition de MARGALEF (1956). Quelques « noyaux » de développement de Diatomées ont cependant été rencontrés. C'est le cas sur la radiale au large de Vitoria (20° S) où se situent des hauts-fonds couverts d'algues calcaires (KEMPF, 1971). La présence de ces hauts-fonds provoque un biotope côtier, donc un effet fertilisant entraînant la multiplication de Diatomées typiquement néritiques comme *Nitzschia closterium* et *N. delicatissima*. Toujours selon la théorie de MARGALEF (*ibid.*), il y aurait donc ici retour à un stade plus jeune d'une « succession » (présence de petites Diatomées, population abondante).

## 2. Région de Cabo Frio (23° S)

Nous abordons maintenant la partie la plus méridionale de la province brésilienne sur laquelle les recherches se sont beaucoup intensifiées depuis 1973 grâce au « projecto Cabo Frio » élaboré par l'Institut de Recherche de la Marine de Rio de Janeiro.

La région du Cabo Frio présente un intérêt tout particulier puisqu'elle est marquée par un upwelling bien connu aujourd'hui grâce aux travaux de MOREIRA DA SILVA (1960, 1971, 1973, 1977a), SIGNORINI (1976), MENDONÇA (1977), MOREIRA DA SILVA et MENDONÇA (1977). L'hydrologie des environs du Cabo Frio est également connue par les travaux de IKEDA (1974, 1976) qui portent sur le secteur compris entre le Cabo Frio et la baie de Guanabara. La situation hydrologique est aussi décrite par MASCARENHAS et coll. (1971) entre le cap São Tomé et la baie de Guanabara.

Nous nous bornerons à rappeler ici que cet upwelling a la particularité d'entraîner les eaux profondes riches en sels nutritifs jusqu'à la couche de surface, mais seulement jusqu'à une profondeur de 40-50 m. L'upwelling maintient donc à cette profondeur des eaux dont la teneur en phosphate est de 0,7 µg at/l (fig. 6). Elles correspondent à l'isotherme de 14° C. Les caractéristiques de cette eau de résurgence ( $T: < 15^{\circ}\text{C}$ ;  $S: 35,2-35,6^{\circ}/\text{oo}$ ) montrent qu'il s'agit de l'eau centrale de l'Atlantique sud, présente en profondeur dans cet océan.

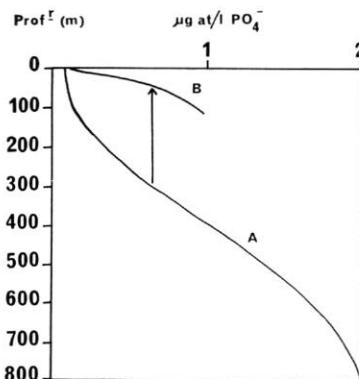


FIG. 6. — Schéma montrant le mécanisme de l'upwelling dans la région du Cabo Frio. La courbe A indique la distribution normale des phosphates dans l'Atlantique sud. La courbe B indique l'effet de l'upwelling près du Cabo Frio (d'après MOREIRA DA SILVA, 1977).

Les travaux portant sur le phytoplancton dans les parages du Cabo Frio sont très nombreux. Ils ont trait à la systématique, aux variations qualitatives et quantitatives dans le temps, à l'écologie. Beaucoup se rapportent aussi à des cultures d'algues phytoplanctoniques mais, comme ils sortent du cadre biogéographique que nous nous sommes fixé dans ce travail, bornons-nous à rappeler ici qu'il a été tenté, à partir du phytoplancton naturel, d'isoler et de cultiver les algues les plus importantes dans la chaîne alimentaire. On montre aussi que l'eau profonde (50 m), amenée dans des conditions d'éclairement favorable à la multiplication des cellules (procédé de pompage décrit par MOREIRA DA SILVA, 1977b), a la capacité de produire la matière organique nécessaire à l'alimentation des animaux herbivores.

a. — *Aspect qualitatif du phytoplancton. Affinité biogéographique des populations*

MACEDO et coll. (1975) nous font connaître les variations qualitatives et quantitatives du phytoplancton pendant près d'une année, en une station fixe située au point même de l'affleurement. Parmi les 151 espèces déterminées, la plus grande partie était des Diatomées avec surtout : *Pseudoeunotia doliolus*, *Rhizosolenia setigera*, *R. fragilissima*, *R. stolterfothii*, *Melosira sulcata*, *Diploneis bombus*, *Nitzschia closterium*, *N. delicatula*, *Coscinodiscus excentricus*, *C. radiatus*, *C. oculus-iridis*, *Asterionella japonica* et *Pleurosigma naviculaceum*. Les Dinoflagellés les plus représentatifs ont été des *Prorocentrum*, *Peridinium*, *Gonyaulax* et *Gymnodinium*.

Comme dans toutes les régions d'upwelling, les espèces les plus fréquentes ou les plus abondantes sont cosmopolites. La flore du Cabo Frio a une affinité très nettement tempérée (tabl. V). Les Diatomées sont prépondérantes et très diversifiées. En revanche, MACEDO et coll. (1975) ne signalent qu'une vingtaine d'espèces de Dinoflagellés, la plupart étant cosmopolites.

Nous examinerons aussi les résultats fournis par VALENTIN et coll. (1978) à partir de 17 prélèvements effectués en février 1977 au cours d'une campagne océanographique intéressant le secteur compris entre le Cabo Frio et l'embouchure du rio Paraíba (22°30' S). Les eaux sont ici faiblement salées (< 35 ‰) et ont de fortes teneurs en silicates consécutives à une influence fluviatile (rios Paraíba, São Joao et Macaé). Cette région au nord du Cabo Frio possède donc des caractéristiques estuariennes. Au cours de cette campagne, un fort vent du nord-est avait déplacé l'eau superficielle vers le Cabo Frio, provoquant ainsi une remontée intense d'eaux profondes. L'affleurement se faisait surtout sentir entre Macaé et le cap São Tomé. La côte est parallèle aux vents dominants, situation favorable à une résurgence maximale. Ainsi, près de Macaé, à une profondeur de 10 m, la température était de 14°C seulement, c'est-à-dire aussi basse qu'à proximité du Cabo Frio, point considéré comme le plus froid de toute la région (MOREIRA DA SILVA, 1973).

Le travail de VALENTIN et coll. (1978) aborde principalement l'aspect quantitatif du phytoplancton, que nous verrons plus loin, ainsi que les relations des communautés avec les conditions du milieu, mais une liste d'espèces est cependant donnée. Du point de vue spécifique, les Diatomées dominent largement les Dinoflagellés qui sont aussi peu diversifiés (12 espèces seulement signalées).

La majorité des espèces est cosmopolite (tabl. V).

TABLEAU V. — Affinité biogéographique des Diatomées dans les parages du Cabo Frio et en deux secteurs du littoral ouest-africain. Pourcentages comparés.

ESPÈCES	Région du Cabo Frio (VALENTIN et coll., 1978)	Cabo Frio (MACEDO et coll., 1975)	Cap Blanc (REYSSAC, 1975)	Walvis Bay (REYSSAC, 1973)
cosmopolites	82	77	68	77
tempérées-tropicales	14	17	25	19
inter-tropicales	3	5	4	3

Du point de vue de son affinité biogéographique, la flore des Diatomées peut être rapprochée de celle de la région du cap Blanc en Mauritanie (REYSSAC, 1975) ou de celle de Walvis Bay (REYSSAC, 1973) qui l'une et l'autre sont soumises à des affleurements (tabl. V).

Encore ici, on remarque une forte différence spécifique entre les deux bords de l'Atlantique. Si on compare la flore trouvée à proximité du Cabo Frio à celle de deux secteurs ouest-africains dont l'hydroclimat offre quelques ressemblances, on voit que 24 % des Diatomées sont communes avec la région du cap Blanc et 12 % seulement avec celle de Walvis Bay. Cette différence est due, en grande partie, à la présence près du Cabo Frio de très nombreuses Diatomées benthiques arrachées du fond par un fort courant ascendant (MACEDO et coll., 1975).

#### b. — Aspect quantitatif du phytoplancton

Au nord du Cabo Frio, dans la zone étudiée par VALENTIN et coll. (1978), le phytoplancton est assez peu abondant ( $< 10^4$  cellules/l en général, les stations les plus riches étant celles de la radiale de Buzios. Un « bloom » de  $2 \cdot 10^6$  cellules/l a été observé près du Cabo Frio, à 10 m de profondeur (fig. 7).

Comme DANDONNEAU (1971) l'a mis en évidence dans les eaux de Côte d'Ivoire, VALENTIN et coll. (1978) font également ressortir que la zone influencée par les eaux continentales est caractérisée par la présence de Diatomées du genre *Chaetoceros* : ici, *C. affine* et *C. danicum*. Cette communauté disparaît complètement aux stations non influencées par les eaux fluviales. La dominance des *Chaetoceros* est principalement associée au flux du rio Paraíba. Les Dinoflagellés dominent dans les eaux franchement océaniques. Une autre communauté composée de *Asterionella japonica* caractérise la masse d'eau au niveau de Macaé. Dans d'autres masses d'eau, on relève la présence de Diatomées benthiques : *Melosira nummuloides*, *M. sulcata*, et *M. moniliformis*, espèces euryhalines assez communes dans les eaux saumâtres.

L'ensemble des résultats obtenus montre que, du point de vue planctonique, la région possède les caractéristiques d'une zone d'estuaire (VALENTIN et coll., 1978). L'influence terrigène sur l'écosystème marin n'a pas un effet fertilisant, la prolifération de *Nitzschia delicatula* près du Cabo Frio étant une conséquence biologique de l'affleurement. Il en est de même pour la prolifération de *Chaetoceros affine* aux stations de la radiale de Buzios, des eaux profondes remontant en surface dans le golfe de Macaé.

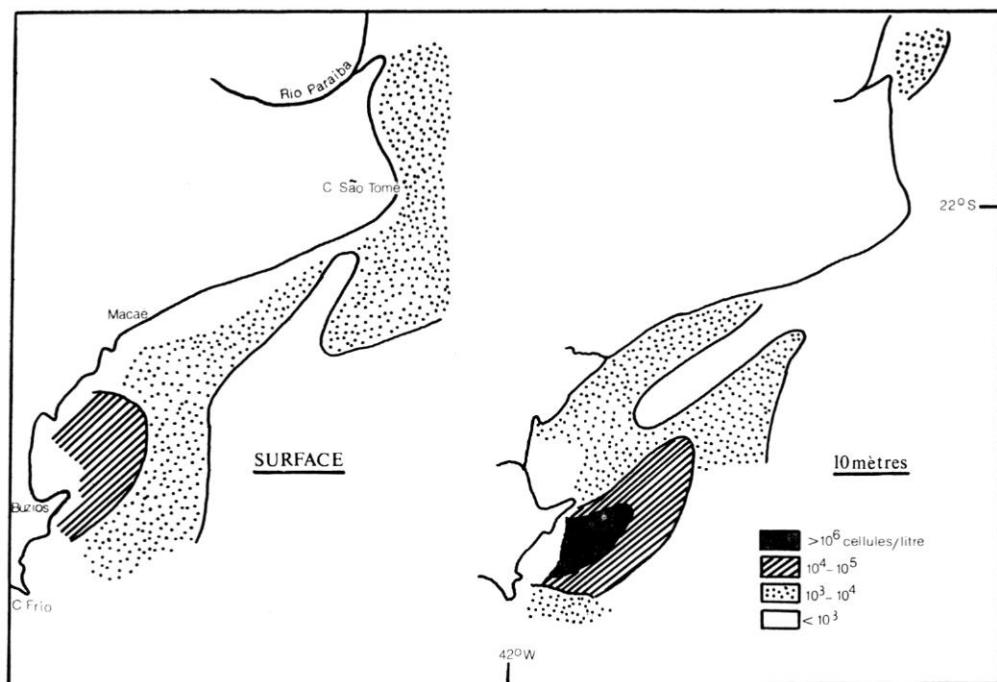


FIG. 7. — Répartition quantitative du phytoplancton en surface et à 10 m entre l'embouchure du rio Paraiba et le Cabo Frio en février 1977 (d'après VALENTIN et coll., 1978).

Dans une optique très écologique, MACEDO et coll. (1975) définissent des communautés phytoplanctoniques en relation avec diverses structures hydrologiques à la station fixe océanique proche du Cabo Frio.

Les résultats quantitatifs sont établis à partir de comptages au microscope inversé.

Dans les eaux froides d'affleurement récent (< 15°C) le phytoplancton est très pauvre quantitativement et qualitativement. Il est surtout constitué de Diatomées benthiques. La biomasse phytoplanctonique devient plus importante lorsqu'on s'éloigne du point d'affleurement, fait constaté plusieurs fois (MARGALEF, 1971) et notamment dans l'upwelling mauritanien (REYSSAC, 1977).

Dans les eaux chaudes, en dehors des périodes d'affleurement (> 21°C), le phytoplancton, typiquement néritique, est fortement diversifié dans toute la colonne d'eau (collectes faites entre la surface et 50 m).

Les comptages, qui s'adressent seulement aux formes du microplancton, montrent que celui-ci est resté inférieur à 5 000 cellules/l avec quelques pics dépassant 100 000 cellules/l. Les auteurs soulignent la rareté des Coccoïlithophorides, ce qui ne saurait surprendre puisque ces organismes sont surtout thermophiles.

VALENTIN et coll. (1977) arrivent aux mêmes conclusions en ce qui concerne les variations temporelles du phytoplancton : populations très pauvres et composées principalement d'espèces benthiques quand la température est inférieure à 15°C, populations plus abondantes

et constituées d'espèces nérithiques lorsque diminue le phénomène. Cette diminution s'accompagne d'une structure thermique favorable aux mélanges verticaux, conditions propices au développement des cellules. Les résultats quantitatifs qu'ils donnent (comptages portant uniquement sur les Diatomées et Dinoflagellés du microplancton) sont du même ordre que ceux indiqués précédemment.

Il semble que ce secteur du Cabo Frio soit soumis à des conditions hydrologiques qui varient très rapidement dans le temps. VALENTIN et coll. (1977) constatent que ces perturbations hydrologiques peuvent avoir une périodicité inférieure à deux jours. Seules des observations très rapprochées dans le temps permettent de suivre le phénomène et ses effets biologiques. Ainsi, le 21 mars à 12 h, ces auteurs observent que l'isotherme de 15°C, généralement à 50 m de profondeur, s'est très rapidement rapprochée de la surface et occupe, à cette heure, son point le plus élevé. Vingt-quatre heures plus tard, l'isotherme de 15°C est de nouveau à 50 m. Enfin, le 23 mars, la colonne d'eau normalement stratifiée du point de vue thermique, est devenue homogène et on se trouvait donc dans des conditions de mélanges verticaux favorables à la prolifération des cellules.

Les dosages de la chlorophylle a effectués en surface par VALENTIN et coll. (*ibid.*) montrent des maxima de 1,52 à 1,80 mg m<sup>-3</sup>, mais en général les teneurs ne dépassent pas 0,5 mg m<sup>-3</sup>.

Si on compare ces résultats à ceux que l'on obtient dans l'upwelling du cap Blanc, on constate que les valeurs de chlorophylle a sont très nettement supérieures dans ce dernier. A la station la plus proche du point d'affleurement, REYSSAC (1977) obtient les résultats suivants : maxima compris entre 8,89 mg m<sup>-3</sup> en septembre-novembre et 25,57 mg m<sup>-3</sup> en avril-mai, période pendant laquelle l'upwelling est le plus intense. Pour la période septembre-novembre, la teneur moyenne était de 1,65 à 4,35 mg m<sup>-3</sup> et, pour la période avril-mai, de 2,19 à 8,33 mg m<sup>-3</sup>.

La richesse des eaux près du Cabo Frio est donc bien moindre que celle des eaux mauritaniannes. Elle se rapproche, en revanche, de celle des eaux de Côte d'Ivoire en période d'upwelling. Pendant cette période, REYSSAC (1970) trouve des moyennes de 0,80 mg m<sup>-3</sup> avec des pics supérieurs à 2 et même 3 mg m<sup>-3</sup>.

En ce qui concerne les numérasions de cellules (microplancton uniquement) au microscope inversé, DANDONNEAU (1973) indique pour la Côte d'Ivoire des valeurs comparables à celles trouvées dans les parages du Cabo Frio mais signale cependant des pics supérieurs à 300 000 cellules/l. Dans les parages du cap Blanc, en revanche, l'effectif des Diatomées qui constitue l'essentiel de la biomasse phytoplanctonique, dépasse souvent 1 million de cellules/l (REYSSAC, 1977).

#### C. — PROVINCE PAULISTE

La limite nord de la province pauliste est marquée par la zone froide du Cabo Frio, mais nous verrons que l'effet fertilisant provoqué par ce phénomène est très localisé. La limite sud de cette province se situerait, selon ALVES COELHO et ARAUJO RAMOS (1972), vers 28° S, soit approximativement au niveau de la frontière entre l'état de Santa Catarina et celui du Rio Grande du Sud (fig. 1).

Les travaux dont nous disposons ici sont très nombreux mais essentiellement limités à certains points côtiers dont les conditions du milieu se rapprochent de celles des milieux lagunaires ou d'estuaires : baie de Guanabara (état de Rio de Janeiro), baies de Ubatuba et de Santos, région lagunaire de Cananéia (état de São Paulo), baies de Paranagua et de Guaratuba (état du Paraná).

Chacun de ces secteurs possède ses caractéristiques propres : eaux plus ou moins diluées par des apports de rivières, pollution plus ou moins intense. En raison de cette hétérogénéité, nous estimons préférable de traiter de ces différentes régions successivement, en envisageant l'aspect qualitatif et quantitatif du phytoplancton de chacune d'elles en fonction des conditions particulières du milieu. Mais, auparavant, il faut rappeler quelle est la situation hydrologique dans la zone océanique de cette province pauliste.

Sur cette partie de la côte brésilienne, aucun phénomène de remontée d'eau ne se manifeste. On peut y distinguer quatre types d'eau (MOREIRA, 1976) :

— les eaux tropicales (S :  $> 36^{\circ}/\text{oo}$  ; T :  $> 20^{\circ}\text{C}$ ) qui sont celles du courant du Brésil ; nous avons vu que ce courant longeait la côte à partir du cap São Roque (entre 5 et  $6^{\circ}$  S) ;

— les eaux subtropicales (S : 35 à  $36^{\circ}/\text{oo}$  ; T : 10 à  $20^{\circ}\text{C}$ ), sous-jacentes aux eaux tropicales et de direction nord ;

— les eaux de plate-forme (S : 35 à  $36^{\circ}/\text{oo}$  ; T :  $> 20^{\circ}\text{C}$ ) résultat d'un mélange des deux catégories déjà mentionnées avec les eaux côtières ;

— les eaux côtières (S :  $< 35^{\circ}/\text{oo}$  ; T :  $> 20^{\circ}\text{C}$ ) résultant d'un mélange avec les eaux douces continentales.

### 1. Baie de Guanabara et secteur océanique voisin ( $22^{\circ} 50'$ S)

Dans la baie de Guanabara et le secteur océanique avoisinant, les recherches se sont intensifiées ces dernières années, d'abord sous l'impulsion de la FEEMA<sup>1</sup>, puis de l'Université Santa Úrsula de Rio de Janeiro. C'est là une initiative très heureuse car, sur le plan du phytoplancton, les recherches étaient à la fois rares et partielles (FARIA et CUNHA, 1917 ; OLIVEIRA, 1950 ; MOREIRA FILHO, 1964 ; MOREIRA FILHO et coll., 1977).

Avant d'envisager la baie de Guanabara, nous verrons d'abord le secteur océanique voisin à travers le travail de MOREIRA FILHO (1964) qui porte sur dix récoltes au filet effectuées entre le Cabo Frio et Rio de Janeiro, puis celui de MOREIRA FILHO et coll. (1977) qui étudient le microphytoplancton en treize stations situées dans les mêmes parages après récoltes au filet (vide de mailles : 100 nm). Nous terminerons par le travail de SEVRIN-REYSSAC et coll. (1979) qui s'adresse à une aire très limitée dans l'espace (zone influencée par un des plus importants égouts de Rio de Janeiro). Les variations quantitatives du phytoplancton y sont suivies pendant trois mois.

Les récoltes inventoriées par MOREIRA FILHO (1964) se situent toutes sur le plateau continental. Les plus éloignées de la côte sont dans des eaux « tropicales », les plus rapprochées dans des eaux de « plate-forme ». Ces observations ont été faites à la fin de l'hiver (septembre), période pendant laquelle les températures superficielles étaient de 20 à  $22^{\circ}\text{C}$ .

1. Fundação Estadual de Engenharia do Meio Ambiente (organisme surtout chargé du contrôle de la qualité des eaux).

Les eaux sont pauvres en éléments nutritifs : teneurs en phosphates de l'ordre de 0,1 à 0,3  $\mu\text{g/l}$ .

Le travail de MOREIRA FILHO est essentiellement un inventaire des Diatomées. Quatre-vingt-dix espèces sont identifiées parmi lesquelles dominent : *Biddulphia sinensis*, *B. mobiliensis*, *Bacteriastrum hyalinum*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *R. alata*, *R. setigera*, *Chaetoceros affine*, *C. compressum*, *Stephanopyxis turris*, *S. palmeriana*, *Thalassionema nitzschioïdes*, *Synedra tabulata*, *Skeletonema costatum*, *Coscinodiscus gigas*, *C. asteromphalus*, et *C. jonesianus*.

La présence d'espèces thermophiles comme *Biddulphia sinensis*, *B. mobiliensis*, *Asterolampra marylandica*, *Bacteriastrum hyalinum*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *Coscinodiscus gigas* ou d'espèces dont l'affinité est plus nettement inter-tropicale comme *Stephanopyxis palmeriana* et *Coscinodiscus jonesianus* traduisent une influence du courant du Brésil (eaux tropicales). En revanche, d'après MOREIRA FILHO (*ibid.*), *Asteromphalus hookerii* serait indicatrice des eaux antarctiques et sub-antarctiques (influence du courant des Falklands). Il semble que le point le plus septentrional où elle ait été trouvée soit le Cabo Frio (MACEDO et coll., 1975).

Sur le plan biogéographique, les peuplements étudiés par MOREIRA FILHO (1964) ont une affinité comparable à ceux prélevés au niveau même ou dans les parages nord du Cabo Frio (MACEDO et coll., 1975 ; VALENTIN et coll., 1978). La proportion des espèces thermophiles est relativement faible : 76 % de Diatomées cosmopolites, alors que 19 % sont tempérées-tropicales et 5 % inter-tropicales.

Sur le plan quantitatif, MOREIRA FILHO (1964) note une diminution des effectifs de la côte vers le large, les populations proches du rivage étant plus diversifiées sur le plan spécifique.

Les récoltes inventoriées par MOREIRA FILHO et coll. (1977) ont été faites en été (décembre). C'est probablement en raison de leur caractère estival que les pêches ont fourni plus d'espèces thermophiles que celles du mois de septembre. La proportion des Diatomées cosmopolites n'est plus que de 67 % mais, malgré le caractère plus chaud de la flore comme en atteste l'abondance de certaines Diatomées thermophiles (*Climacodium frauenfeldianum*, *Hemiaulus membranaceus*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *Planctoniella sol*), les influences froides persistent avec encore la présence de *Asteromphalus hookerii*. Ce travail confirme bien que nous nous trouvons ici dans une zone intermédiaire entre une province tropicale et une province tempérée.

Les résultats quantitatifs donnés par SEVRIN-REYSSAC et coll. (1979) au large de Rio de Janeiro, à proximité de l'égout sous-marin déjà mentionné, montrent que le phytoplancton est assez pauvre malgré l'influence fertilisante qu'aurait pu avoir l'arrivée importante de résidus domestiques sur le développement des cellules. Pendant la période des observations (mai à juillet 1978), les concentrations en chlorophylle a ont été rarement supérieures à 1  $\text{mg m}^{-3}$ . Les moyennes mensuelles, comprises entre 0,5 et 1  $\text{mg m}^{-3}$ , sont du même ordre de grandeur que celles trouvées dans d'autres régions littorales tropicales soumises à des influences continentales fertilisantes. En Côte d'Ivoire, par exemple, REYSSAC (1970) trouve une moyenne annuelle de 0,55  $\text{mg m}^{-3}$  sur les fonds de 25 m. Dans les eaux côtières de Madagascar, SOURNIA (1968) obtient des valeurs comparables. Soulignons aussi que les quantités de chlorophylle a que nous venons d'indiquer pour la région de Rio de Janeiro sont également très proches de celles du point fixe océanique étudié par VALENTIN et coll.

(1977) dans les eaux de l'upwelling de Cabo Frio. Nous avons vu que ces auteurs indiquaient des maxima de 1,52 à 1,80 mg m<sup>-3</sup>, tout en constatant qu'en général les teneurs ne dépassaient pas 0,5 mg m<sup>-3</sup>. La principale influence fertilisante à laquelle sont soumises les stations à proximité de Rio de Janeiro est, vraisemblablement, liée à une arrivée d'eau très polluée provenant de la baie de Guanabara.

Ces dernières années, une grande attention a été portée aux problèmes de la pollution en baie de Guanabara. Cette baie de 400 km<sup>2</sup> constitue une zone de très grande ressource biologique et sa richesse sur le plan ichtyologique est bien connue. Il n'est donc pas vain d'insister sur ce qu'a de regrettable, ou plutôt de catastrophique, le fait qu'elle soit devenue un des secteurs les plus pollués de la côte brésilienne. Les travaux menés par la FEEMA montrent que les rejets de matériaux organiques et de déchets divers sont si importants qu'ils peuvent parfois former de véritables masses d'effluents solides flottant à la surface des eaux. Ces masses de déchets, sortes d'îles flottantes, sont entraînées par les courants en dehors de la baie. Elles peuvent atteindre des dimensions considérables. On en a signalé une qui avait 150 km de long et 20 km de large.

Très peu de rejets d'égout sont traités avant d'être déversés dans la baie. A cette pollution domestique, s'ajoute une pollution industrielle considérable. Selon la FEEMA, 5 000 industries rejettent leurs déchets dans la baie.

Celle-ci reçoit, surtout dans sa partie nord, de nombreuses petites rivières qui diluent ses eaux. Les salinités, qui sont voisines de 34 ‰ à l'entrée de la baie, sont inférieures à 30 ‰ dans la partie la plus interne. Les températures sont du même ordre que dans la zone océanique adjacente soit de 22 à 24°C en moyenne pendant la période hivernale (SEVRIN-REYSSAC et coll., 1979).

L'étude systématique du phytoplancton de la baie est en cours, notamment grâce aux récoltes faites par l'Université Santa Úrsula. La liste donnée par FARIA et CUNHA (1917) est très sommaire, mais cet auteur ainsi qu'OLIVEIRA (1950) nous apprennent que des eaux rouges s'y sont manifestées, entraînant la mort de plusieurs espèces de poissons. Ces eaux rouges seraient dues à la prolifération de Dinoflagellés : *Glenodinium trochoideum*, *Prorocentrum*, *Noctiluca miliaris* mais aussi à celle des Cyanophycées.

Les principales espèces signalées par SEVRIN-REYSSAC et coll. (1979) pendant la période mai-juillet 1978 sont *Cyclotella meneghiniana*, *C. striata*, *Thalassiosira* sp., *Rhizosolenia fragilissima*, *Nitzschia closterium*, *Skeletonema costatum*, *Gonyaulax diacantha*, *G. catenata* et *Prorocentrum micans*. Il s'agit là d'un peuplement côtier à caractère saumâtre.

Pendant cette période, les Cyanophycées et les Diatomées de petite taille formaient l'essentiel de la biomasse phytoplanctonique (fig. 9).

L'importance des Cyanophycées est considérable dans la baie de Guanabara, surtout dans la partie nord (fig. 9). On les trouve fréquemment à raison de plusieurs dizaines de millions de filaments par litre. Une concentration de 45 millions de filaments/l a même été rencontrée.

Les Diatomées forment également des peuplements très denses dans toute la baie : souvent plus de 5 millions de cellules/l et près de 27 millions de cellules/l dans la partie la plus interne.

Quant aux Flagellés nus, ils constituent, dans la majorité des récoltes, une part importante de la biomasse phytoplanctonique (30 à 35 % en moyenne). Dans la partie la plus interne de la baie, ils ont dépassé 10 millions de cellules/l. Comme pour l'ensemble du phy-

toplankton, les populations ont toujours été moins importantes aux stations les plus proches de l'entrée de la baie (SEVRIN-REYSSAC et coll., 1979).

Les conditions du milieu dans la baie de Guanabara (conditions dues à la pollution en particulier) paraissent tout à fait favorables au développement d'un Phytoflagellé appartenant au groupe des Chloromonadines. Des pullulations de ces organismes ont, à plusieurs reprises, provoqué des phénomènes d'eaux rouges (jusqu'à près de 20 millions de cellules/l) sans qu'il ait été observé de mortalité de poissons (SEVRIN-REYSSAC et coll., *ibid.*).

Les concentrations en chlorophylle a sont très importantes surtout dans la partie la plus interne où elles dépassent fréquemment  $20 \text{ mg m}^{-3}$ . La valeur maximale relevée par les mêmes auteurs correspondait à un prélèvement fait dans des eaux rouges :  $47,7 \text{ mg m}^{-3}$ .

La production primaire mesurée *in situ* par la méthode du  $^{14}\text{C}$  est également très élevée : moyennes mensuelles supérieures à  $600 \text{ mgC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ , le maximum observé étant de  $1374 \text{ mgC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ .

La richesse exceptionnelle du phytoplankton dans la baie de Guanabara doit être considérée comme caractéristique d'une région eutrophique.

Dans quelle mesure peut-on comparer les résultats obtenus dans un milieu si profondément modifié à ceux provenant d'autres eaux côtières dont les caractéristiques sont restées naturelles ?

Nous avons voulu cependant rapprocher les données concernant la baie de Guanabara à celles d'une baie africaine de superficie à peu près égale et située, comme la baie de Guanabara, à proximité d'un tropique ( $21^{\circ}$  N). Il s'agit de la baie du Lévrier, en Mauritanie (tabl. VI).

TABLEAU VI. — Comparaison de quelques caractéristiques concernant le phytoplankton de la baie de Guanabara (SEVRIN-REYSSAC et coll., 1979) et de la baie du Lévrier (REYSSAC, 1977).

	BAIE DE GUANABARA	BAIE DU LÉVRIER
Source d'enrichissement des eaux	pollution d'origine variée	upwelling
Nombre total de cellules	$> 10 \text{ millions/l}$ fréquemment	$1 \text{ à } 2 \text{ millions/l}$
Groupes dominants	Diatomées, Cyanophycées	Diatomées, Dinoflagellés, Coccolithophoridées
Eaux rouges	Chloromonadines	<i>Gymnodinium galatheanum</i>
Chlorophylle a	$> 20 \text{ mg m}^{-3}$ fréquemment	$< 10 \text{ mg m}^{-3}$ en général
Maximum de chlorophylle a observé	$47,7 \text{ mg m}^{-3}$ (prolifération de Chloromonadines)	$45 \text{ mg m}^{-3}$ (prolifération de Diatomées)
Production primaire <i>in situ</i> ( $^{14}\text{C}$ )	$> 600 \text{ mg m}^{-3} \text{ j}^{-1}$	$< 500 \text{ mg m}^{-3} \text{ j}^{-1}$
Maximum de production observé en surface	$1374 \text{ mg m}^{-3} \text{ j}^{-1}$	$929 \text{ mg m}^{-3} \text{ j}^{-1}$
Maximum de production observé pour l'ensemble de la couche eutrophique	$3,6 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$	$3,0 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$

Bien que les eaux de la baie du Lévrier soient déjà souillées localement par des rejets industriels et domestiques, le degré de pollution n'est en rien comparable à celui de la baie de Guanabara. Il est donc encore possible de considérer, surtout à la période où ont été faites les observations (1972 et 1973), que les phénomènes biologiques n'étaient pas modifiés par une pollution. On peut constater (tabl. VI) que les valeurs obtenues en baie de Guanabara sont très nettement supérieures à celles de la baie du Lévrier, c'est-à-dire que l'effet fertilisant, dû à l'intense pollution dont nous avons parlé, provoque un développement du phytoplancton plus important que dans une des zones les plus riches du monde grâce à un upwelling quasi permanent.

Avant d'envisager le phytoplancton de la côte de l'état de São Paulo, signalons que des recherches sur le phytoplancton sont en cours dans la baie de Sepetiba et Ilha Grande (fig. 1). Très riche sur le plan ichthyologique, cette baie dont la superficie est supérieure à celle de la baie de Guanabara, se situe sur le littoral sud de l'état de Rio de Janeiro, c'est-à-dire qu'elle est peu éloignée de la baie de Guanabara.

Un travail très sommaire de OLIVEIRA (1946), qui identifie quelques espèces récoltées au filet, nous fait savoir que les Dinoflagellés du genre *Ceratium* y sont bien représentés mais que les Diatomées sont dominantes avec principalement des *Chaetoceros*.

## 2. Baie de Ubatuba (22° 30' S)

Du point de vue hydrologique, cette baie est occupée soit uniquement par des eaux côtières, de salinité inférieure à 35 ‰ et pouvant même atteindre 33 ‰ en période de pluies, soit à la fois par des eaux côtières et des eaux de « plate-forme » (ALMEIDA PRADO, 1962). Pendant l'hiver, les températures superficielles sont de l'ordre de 22°C. Elles dépassent 27°C en été (TEIXEIRA, 1973a).

Laissant de côté le travail de KUTNER (1961) sur les Diatomées benthiques, nous ferons ici mention de celui de ALMEIDA PRADO (1962) qui étudie le phytoplancton récolté au filet en quatre stations pendant l'été (octobre-décembre 1960).

L'auteur constate que les populations sont plus denses dans les eaux de « plate-forme » que dans les eaux côtières et que, par ailleurs, l'abondance du phytoplancton augmente lorsqu'on se rapproche de la fin de l'année. Nous verrons que ce maximum estival est aussi constaté en d'autres points de la côte pauliste.

Des dosages de la chlorophylle a et des mesures de la production primaire par le 14C (méthode *in situ*) ont été effectués en hiver et en été par TEIXEIRA (1973a). La chlorophylle a est beaucoup plus abondante en été (jusqu'à 4,2 mg m<sup>-3</sup> en surface) qu'en hiver. C'est au mois d'août qu'a été trouvée la valeur minimale : 1,1 mg m<sup>-3</sup>. Les mesures ayant été faites dans toute la colonne d'eau, on peut voir que les différences sont peu accentuées entre les différents niveaux étudiés. Toutefois, c'est aux profondeurs correspondant à 25 % ou 10 % de l'éclairement superficiel que sont les teneurs les plus élevées.

TEIXEIRA (1973a) estime que, dans cette région, le facteur limitant la multiplication des cellules est la concentration en nitrates. En effet, la concentration en phosphates est relativement élevée puisqu'elle est parfois supérieure à 1 µg at/l. TEIXEIRA (*ibid.*) constate que l'addition de nitrates fait passer la quantité de chlorophylle a de 1,62 à 7,56 mg m<sup>-3</sup> après 53 heures d'incubation.

La production primaire est également beaucoup plus élevée en été (jusqu'à 337,92

mg C m<sup>-3</sup> j<sup>-1</sup>) qu'en hiver (56,80 mg C m<sup>-3</sup> j<sup>-1</sup>). A partir des données fournies par TEIXEIRA (*ibid.*), nous avons calculé la production totale journalière de l'ensemble de la couche d'eau<sup>1</sup>. D'après ces estimations, elle serait de 146 et 649 mg C m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> respectivement en hiver et en été à la station la plus côtière, et de 248 et 987 mg C m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> à la sortie de la baie. Pour expliquer les résultats moins élevés à la station la plus proche du rivage, il faut préciser que, vu la faible profondeur, les expériences n'ont pas pu être faites aux niveaux correspondant à 25 % et 1 % de l'éclairement lumineux superficiel, alors que les mesures ont été réalisées dans l'ensemble de la couche euphotique à l'autre station.

Ces résultats montrent que les eaux de Ubatuba sont relativement riches. Pour TEIXEIRA (1973a), elles seraient soumises à deux sources d'enrichissement : une influence des eaux froides d'origine océanique et, en saison des pluies, une arrivée d'eaux continentales enrichies par des apports terrigènes.

### 3. Baie de Santos (24° S)

Avec la baie de Santos, nous retrouvons un milieu dont la pollution est comparable à celle de la baie de Guanabara. Elle reçoit une très grande quantité de résidus organiques ou inorganiques d'origine domestique ou industrielle. GALVÃO (1978) y effectue une étude quantitative du phytoplancton en trois stations (fig. 8). Sur le plan qualitatif, cet auteur signale, parmi les principales espèces : *Skeletonema costatum* qui représente, en moyenne, 45 % des populations, *Nitzschia closterium*, *Asterionella japonica* et *Leptocylindrus* sp.

Des anomalies morphologiques sont relevées sur les *Skeletonema* et *Leptocylindrus*. GALVÃO (1978) relie ces anomalies à la présence de produits toxiques provenant des égouts ou des industries. Ces aberrations morphologiques pourraient être causées par une altération de la composition ionique du milieu dû à un excès de sels nutritifs ou à la présence de métaux lourds.

Dans ces mêmes parages, SOUZA (1950) étudiant les variations morphologiques dans le genre *Ceratium*, trouve un échantillon anormal de *C. furca*. Celui-ci était pourvu d'un troisième prolongement sur la plaque antapicale droite.

Mais c'est surtout sur le plan quantitatif que GALVÃO (1978) donne des résultats d'un grand intérêt. Comme dans la baie de Guanabara, les conditions de pollution provoquent ici un intense développement du phytoplancton (fig. 9). Les populations les plus denses se rencontrent en été, cette richesse correspondant au maximum des précipitations et de la radiation solaire (jusqu'à  $51,2 \times 10^6$  cellules/l). L'importance moyenne du phytoplancton a varié de 14 à  $21,4 \times 10^6$  cellules/l aux trois stations étudiées de février à décembre 1976. La phase de déclin se situe en hiver (minimum :  $74 \times 10^3$  cellules/l). Ce sont là des valeurs du même ordre de grandeur que celles données par SEVRIN-REYSSAC et coll. (1979) dans la baie de Guanabara (fig. 9).

Dans la baie de Santos, le phytoplancton paraît peu diversifié puisque, d'après GALVÃO (1978), près de 85 % des cellules est constitué par quatre genres de Diatomées : *Skeletonema* (45 %), *Cyclotella* (14 %), *Leptocylindrus* (13 %) et *Chaetoceros* (11 %). Le déve-

1. Si P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, P<sub>3</sub> sont les productions en mg C m<sup>-3</sup> j<sup>-1</sup> aux profondeurs p<sub>1</sub>, p<sub>2</sub>, p<sub>3</sub>..., la production totale journalière par mètre carré et par jour est égale à :  $\frac{P_1 P_2}{2} (p_2 - p_1) + \frac{P_2 P_3}{2} (p_3 - p_2) + \dots$

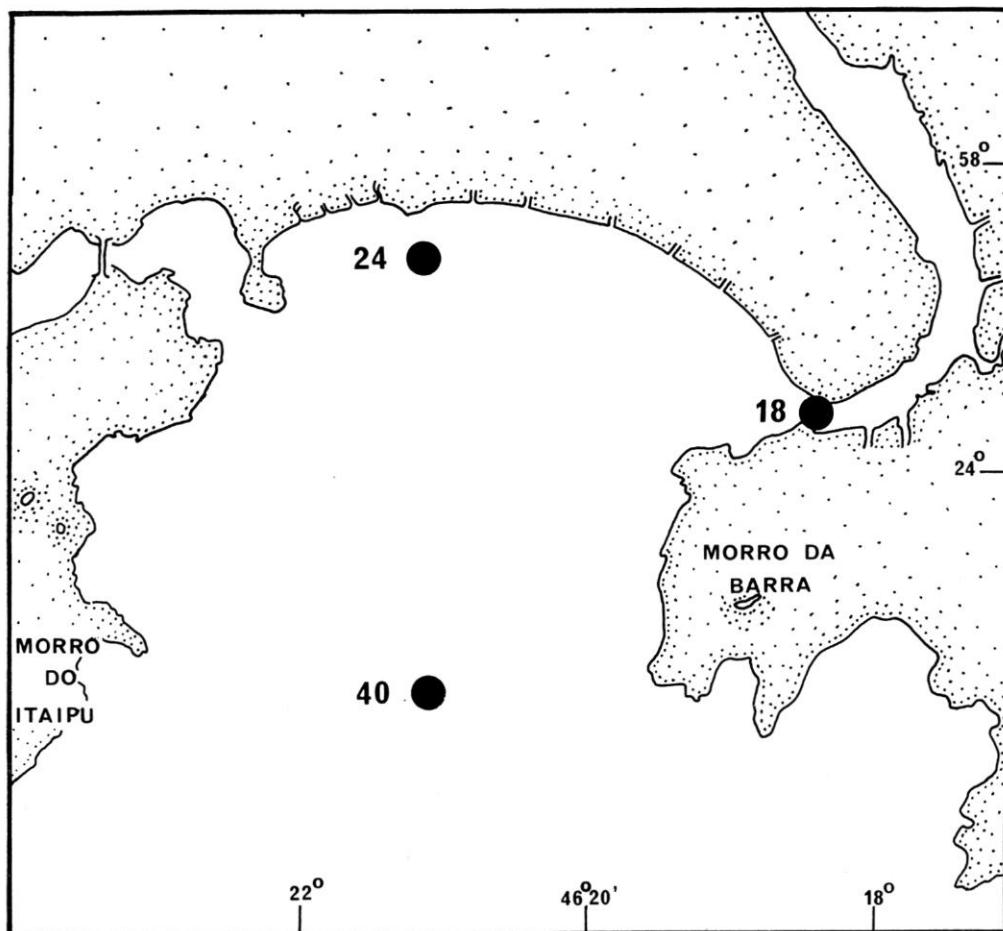


FIG. 8. — Position des stations étudiées par GALVÃO (1978) en baie de Santos.

loppement des *Skeletonema* peut devenir considérable puisque le même auteur signale un maximum estival de  $39 \times 10^6$  cellules/l.

Les quantités de chlorophylle a trouvées par GALVÃO (*ibid.*) sont également très élevées et caractéristiques d'une région eutrophique : variations comprises entre 3,5 et 55,3 mg m<sup>-3</sup>. Même en hiver, période correspondant à un certain déclin du phytoplancton, GALVÃO indique jusqu'à 22,0 mg m<sup>-3</sup>. Cette région est aussi caractérisée par de fortes variations temporelles et spatiales de ce pigment (fig. 10). Ce type de variation est d'ailleurs habituel dans de tels milieux (CAPERON et coll., 1971).

Si nous rapprochons ces résultats de ceux obtenus à la même saison par SEVRIN-REYS-SAC et coll. (1979) dans la baie de Guanabara, nous voyons que l'ordre de grandeur est semblable dans les deux secteurs. Dans la partie la plus interne de la baie de Guanabara, les

quantités de chlorophylle a sont même nettement plus élevées. En revanche, à l'extérieur de la baie, l'importance de la chlorophylle a comme les résultats des numérasions de cellules sont bien moindres que dans la baie de Santos (fig. 9).

Les résultats des mesures de production primaire effectuées par GALVÃO montrent aussi des valeurs très fortes avec un maximum estival : 48,0 à 488,4 mg C m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup> en été, 22,6 à 204,2 mg C m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup> en hiver. Une estimation de la production journalière pour les eaux de superficie donne : 242 à 2 354 mg C m<sup>-3</sup> j<sup>-1</sup> en hiver et 524 à 6 344 mg C m<sup>-3</sup> j<sup>-1</sup> en été. On constate donc, comme pour la chlorophylle a, des variations saisonnières bien marquées.

Des productions aussi élevées se retrouvent dans d'autres eaux eutrophiques comme celles de la baie de Guanabara (SEVRIN-REYSSAC et coll., 1979).

Remarquons d'autre part que, si ces deux baies sont le siège d'un important développe-

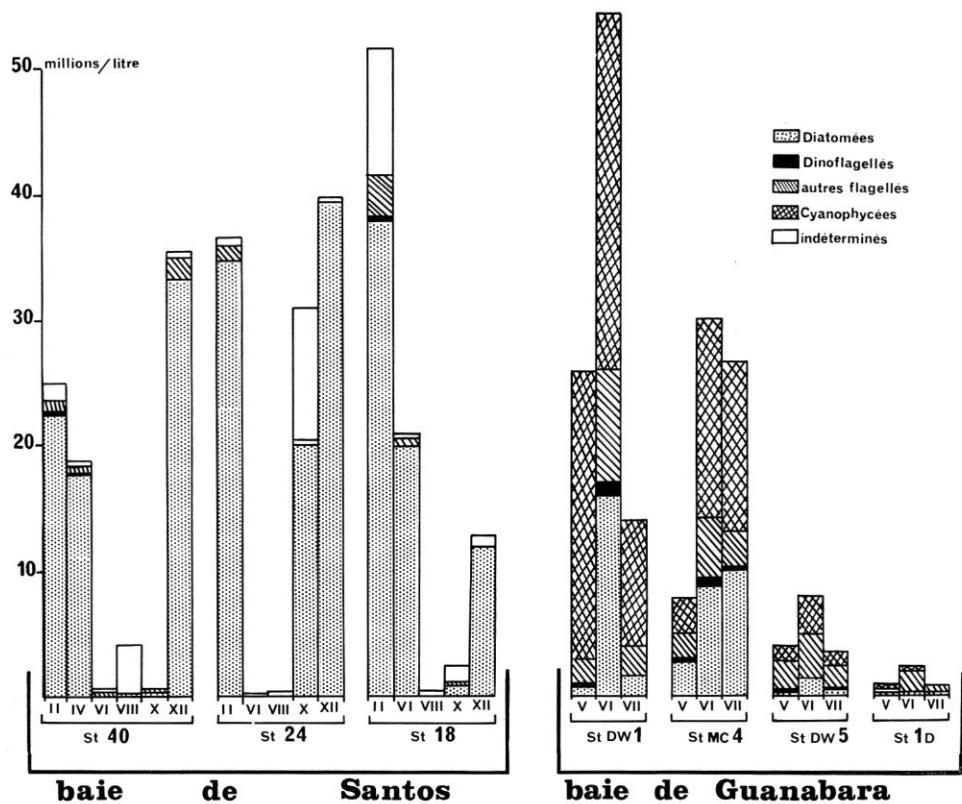


FIG. 9. — Variations quantitatives comparées du phytoplancton en baie de Santos (d'après les données de GALVÃO, 1978) et en baie de Guanabara (d'après SEVRIN-REYSSAC et coll., 1979). Pour la position des stations en baie de Santos, se reporter à la figure 8. Dans la baie de Guanabara, l'emplacement des stations est le suivant : DW1 dans la partie la plus interne de la baie, MC4 dans la zone intermédiaire, DW5 près de la sortie. La station 1D, extérieure à la baie, se trouve en zone côtière, au niveau de Rio de Janeiro.

ment des Diatomées, en revanche les Cyanophycées, si abondantes dans la baie de Guanabara, sont très rares dans celle de Santos (fig. 9).

Il semble que les résultats se rapportant à la baie de Santos soient difficilement comparables à ceux d'autres régions littorales de la province pauliste non soumises à une aussi forte pollution comme les baies de Ubatuba et de Cananéia, par exemple. En revanche, on retrouve ici des conditions similaires à celles de la baie de Guanabara du point de vue du degré d'eutrophisation. Il s'ensuit, dans ces deux secteurs, un développement anormalement intense du phytoplancton.

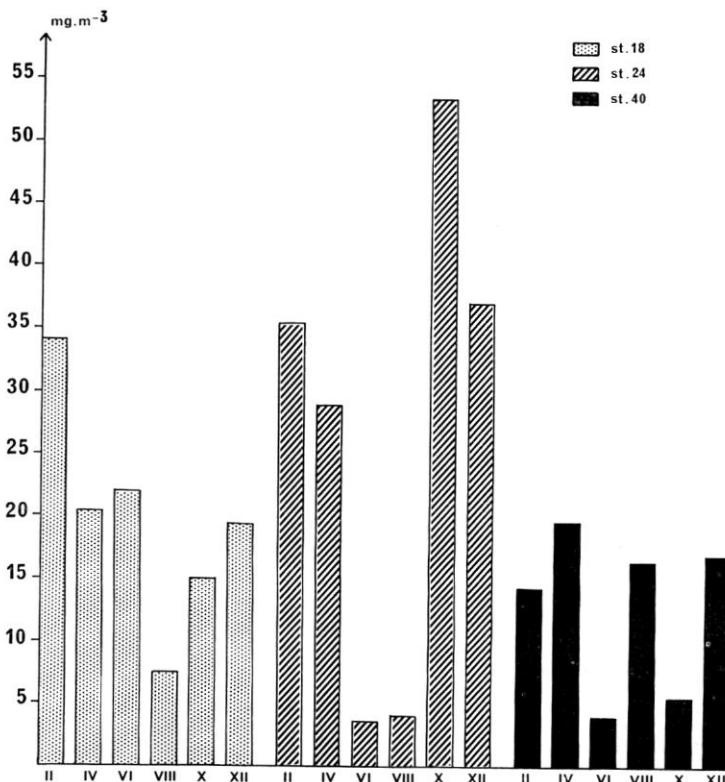


FIG. 10. — Concentrations de la chlorophylle a à 3 stations situées en baie de Santos (d'après les données fournies par GALVÃO, 1978). Pour la position des stations, voir la figure 8.

#### 4. Baie de Cananéia (25° S)

Cette zone lagunaire bordée de mangroves (fig. 11) est le point de la province pauliste le mieux étudié, notamment grâce à l'Institut océanographique de São Paulo. On trouve ici bon nombre de travaux tant systématiques, CARVALHO (1950), TEIXEIRA et KUTNER (1961), que quantitatifs : GARCIA OCCHIPINTI et coll. (1961), TEIXEIRA et KUTNER (1962), TEIXEIRA et coll. (1965 et 1967), TUNDISI et TEIXEIRA (1968), TEIXEIRA (1969), TUNDISI (1969), AIDAR (1970a) et KUTNER (1972).

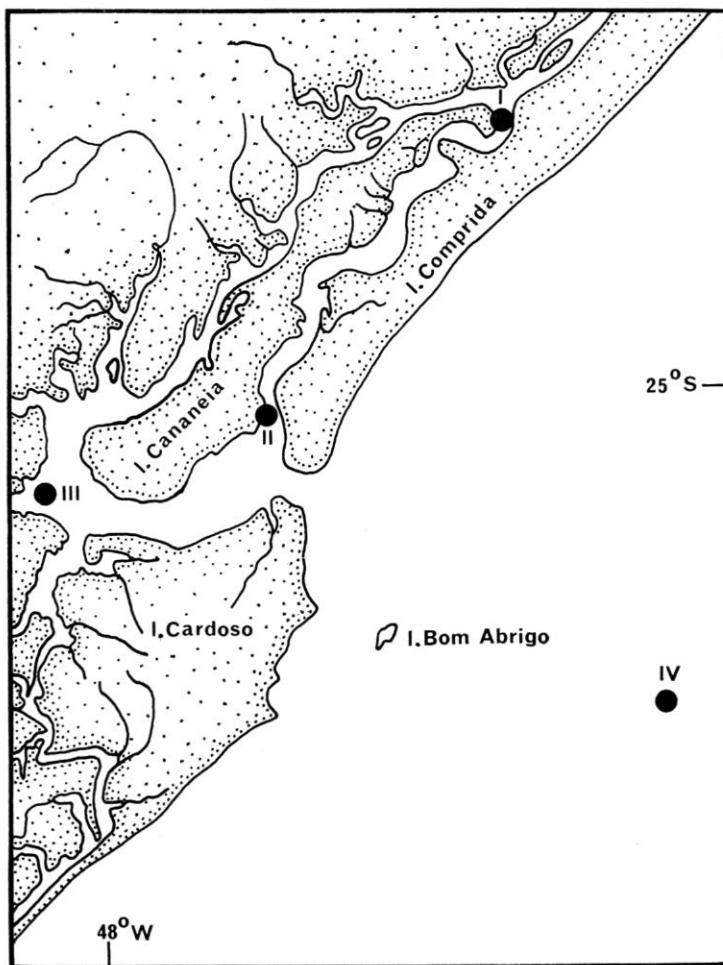


FIG. 11. — La région lagunaire de Cananéia. Position des récoltes effectuées par TEIXEIRA et coll. (1965).

Dans le cadre de notre étude qui envisage les aspects qualitatifs, quantitatifs et biogéographiques du phytoplancton, nous nous bornerons à citer les travaux plutôt axés sur les problèmes de culture (VIEIRA, 1977) ou de méthodologie comme ceux de TEIXEIRA (1973b) et de AIDAR (1970a), ce dernier auteur comparant les résultats de production primaire obtenus à Cananéia en utilisant la méthode *in situ* et *in situ* simulé.

Par ailleurs, certains auteurs ont réalisé des séries d'expériences sur le fractionnement du phytoplancton pour juger du rôle joué dans la fixation du  $^{14}\text{C}$  par les différentes catégories de taille de cellules (TUNDISI et TEIXEIRA, 1968 ; TUNDISI, 1969). Nous les verrons très brièvement.

Le principal intérêt de cette région est qu'elle possède plusieurs types de milieux, très différents les uns des autres.

Du point de vue climatologique, les caractéristiques sont les mêmes que plus au nord dans la région de Rio.

Le maximum des pluies se situe en été, le minimum en hiver. La salinité est donc sous la dépendance de ce régime mais elle reste très basse dans tout le secteur (voisine en général de 30 ‰). Les valeurs les plus faibles se rencontrent en été. Une salinité de 5,22 ‰ a été signalée dans l'un des nombreux bras de ce système complexe formé d'un ensemble de petits estuaires auxquels s'ajoutent quelques lagunes côtières (fig. 11).

Les températures estivales en surface peuvent dépasser 25°C alors qu'en hiver elles sont de 19 à 20°C.

Dans un travail s'adressant uniquement aux Diatomées, TEIXEIRA et KUTNER (1961) définissent trois types de communauté en rapport avec la salinité :

- dans les eaux à faible variation de la salinité, mais à salinité élevée (type océanique), les espèces caractéristiques seraient : *Chaetoceros costatum*, *C. curvisetum*, *Corethron hystrix*, *Rhizosolenia hyalina*, *Ditylum brightwellii* ;
- dans les eaux à forte variation de salinité (de 12 à 23 ‰) on trouverait *Lauderia borealis*, *Skeletonema costatum*, *Guinardia flaccida*, *Rhizosolenia alata*, *Leptocylindrus danicus* et *Schröederella delicatula* ;
- dans les eaux ayant constamment une basse salinité, les espèces caractéristiques seraient : *Pinnularia interrupta*, *P. latevittata*, *Hidrosera triquetra*, *Eunotia major*, *E. pectinalis* var. *elongata* et *Cyclotella meneghiniana*.

D'une façon générale, les Diatomées constituent toujours les éléments dominants à Cananéia. TEIXEIRA et coll. (1965) y trouvent des *Skeletonema* en nombre considérable. Parmi les Dinoflagellés, les genres les mieux représentés seraient, selon les mêmes auteurs : *Ceratium*, *Noctiluca*, *Dinophysis*, *Peridinium*, *Prorocentrum*, *Exuviaella*, *Goniaulax*, *Gymnodinium* et *Ornithocercus*.

La présence des Coccoolithophoridés est surtout liée aux eaux océaniques. Ces organismes sont peu fréquents dans les eaux saumâtres. Nous l'avons déjà vu dans la région influencée par l'estuaire de l'Amazone. REYSSAC et coll. (1979) notent aussi leur faible fréquence dans la baie de Guanabara.

Quant aux Chlorophycées, TEIXEIRA et coll. (1965) les signalent comme très abondantes, surtout dans les eaux les plus dessalées. Quelques « blooms » de Cyanophycées (*Oscillatoria*) sont aussi observés par ces auteurs.

CARVALHO (1950), inventariant 70 pêches au filet provenant du Rio Maria Rodrigues, l'un des estuaires appartenant au « complexe » de Cananéia, donne une liste de 32 Diatomées et de 8 Dinoflagellés. Il souligne le caractère tempéré de cette flore qui comporte surtout des espèces cosmopolites avec, en particulier, *Coscinodiscus excentricus*, *C. radiatus*, *C. granii*, *Chaetoceros curvisetum*, *Thalassionema nitzschiooides* et *Thalassiothrix frauenfeldii*.

D'après l'inventaire fait par cet auteur, on peut en effet estimer à moins de 1 % la proportion des espèces thermophiles. La rareté des Dinoflagellés contribue aussi à souligner le caractère peu thermophile de la flore planctonique.

Pour définir l'affinité biogéographique du phytoplancton de cette partie de la côte brésilienne, nous utiliserons la liste donnée par TEIXEIRA et KUTNER (1961) qui signalent

162 espèces de Diatomées à Cananéia. En raison de leur très grande rareté, nous ne tiendrons pas compte des Dinoflagellés. Ainsi, à Cananéia, comme le soulignent plusieurs auteurs, la flore est nettement cosmopolite (82 % d'espèces cosmopolites), la flore thermophile étant représentée par 15 % d'espèces tempérées-tropicales et 3 % d'espèces inter-tropicales. On voit que l'affinité biogéographique des Diatomées de Cananéia est très voisine de celle de la région du Cabo Frio (voir plus haut).

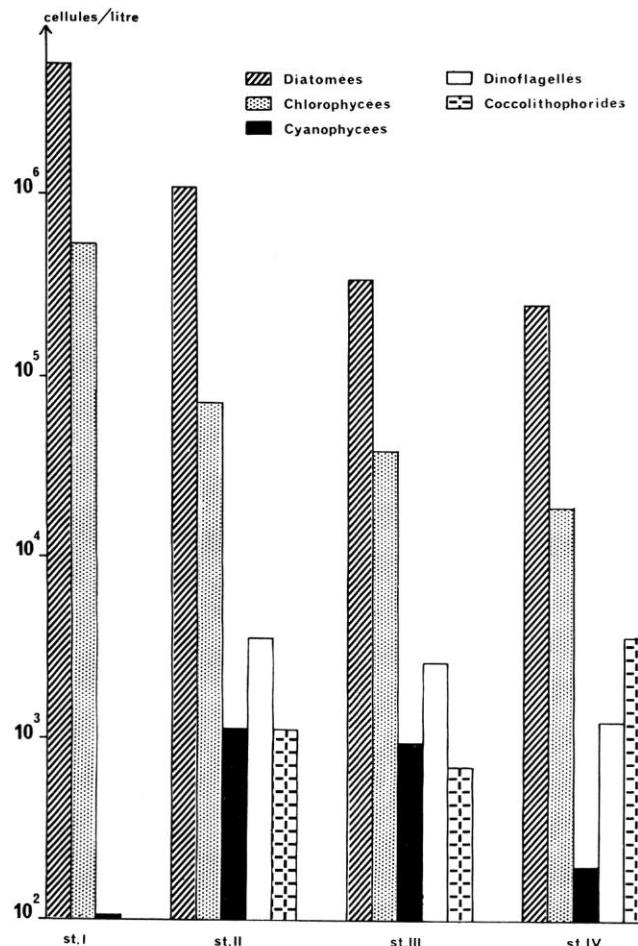


FIG. 12. — Abondance des principaux groupes du phytoplancton en quatre stations dans la région de Cananéia (d'après TEIXEIRA et coll., 1965). Pour la position des stations, voir la figure 11.

Comparons cette population de Diatomées à celle donnée par REYSSAC (1973) pour le Sud-Ouest-Africain et plus précisément pour le secteur de Walvis-Bay dont la latitude ( $23^{\circ}$  S) est proche de celle de Cananéia ( $25^{\circ}$  S). Certes, l'hydrologie au large du Sud-Ouest-

Africain est très différente de celle de la côte pauliste. Les températures y sont beaucoup plus basses (12 à 16°C) en raison d'abord de la présence du courant froid du Benguela, ensuite parce qu'il se manifeste ici des upwellings saisonniers très intenses. Nous avons déjà vu que, dans la région de Walvis Bay, le phytoplancton était surtout composé d'espèces cosmopolites (77 %), proportion proche de celle qu'on trouve à Cananéia. Mais si on compare la composition floristique de ces deux secteurs, on constate, encore ici, très peu d'analogies. La proportion d'espèces communes n'est que de 13 %.

Un intéressant travail comparatif entre la zone de Cananéia et le secteur océanique adjacent a été effectué par TEIXEIRA et coll. (1965). Trois stations sont situées dans les eaux lagunaires, une station dans les eaux marines (fig. 11). La répartition qualitative et quantitative du phytoplancton est très hétérogène (fig. 12). La densité moyenne des peuplements dépasse un million de cellules/l en zone lagunaire (comptages au microscope inversé) alors qu'à la station océanique, cette densité moyenne est de l'ordre de 250 000 cellules/l, soit très proche de celle trouvée par GARCIA OCCHIPINTI et coll. (1961) qui indiquent des concentrations inférieures à 300 000 cellules/l pour les mêmes parages. Le maximum de développement est en janvier, le minimum en juillet.

Parmi les Diatomées, qui sont les principaux constituants (fig. 12), TEIXEIRA et coll. (1965) notent la grande importance des *Skeletonema* dont le pourcentage varie, suivant les saisons, entre 18,2 et 63,6 % de la totalité du phytoplancton.

Cette importance des Diatomées, et surtout de l'espèce *Skeletonema costatum* (jusqu'à 517 000 cellules/l), est encore soulignée par TEIXEIRA (1969). De fortes dominances spécifiques s'observent en été au moment où les populations sont les plus denses. L'hiver, en revanche, la diminution quantitative s'accompagne d'une forte diversité spécifique. Pendant la période des observations faites par TEIXEIRA (1969), soit deux séries d'expériences pendant l'été, deux pendant l'hiver, l'amplitude des variations quantitatives des Diatomées était de 120 000 à 850 000 cellules/l. Les phytoflagellés nus, qui constituent également une proportion importante de la biomasse phytoplanctonique, atteignaient 896 000 cellules/l en été, le minimum se situant en hiver (2 000 à 68 000 cellules/l). Toujours sur le plan quantitatif, les Dinoflagellés étaient très peu importants en été comme en hiver (TEIXEIRA, *ibid.*).

La concentration de la chlorophylle a variait de 2,17 à 9,89 mg m<sup>-3</sup>. Elle était minimale à la station la plus proche de l'océan, constatation que SEVRIN-REYSSAC et coll. (1979) font aussi pour la baie de Guanabara.

Les valeurs de production primaire sont assez élevées surtout dans les zones les plus éloignées des eaux océaniques (TEIXEIRA, 1969). Ainsi, de la partie la plus interne étudiée à la sortie même de ce complexe lagunaire, TEIXEIRA (*ibid.*) trouve les valeurs suivantes à trois stations :

de 117,37 à 229,64 mg C m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>  
de 96,33 à 173,90 mg C m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>  
de 54,44 à 105,48 mg C m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>

Les maxima se situent en été (mesures effectuées en février et juillet par TEIXEIRA). Une comparaison avec la région de Ubatuba (voir plus haut), montre que les eaux de Cananéia sont beaucoup plus riches.

Dans la zone océanique proche de Cananéia, GARCIA OCCHIPINTI et coll. (1961) font,

outre les comptages de cellules déjà mentionnés, des mesures de la chlorophylle a et de la production primaire (méthode de l'oxygène) en un point situé à 4 milles au sud-est de Cananéia ( $25^{\circ}07' S$ ,  $47^{\circ}51' W$ ). Bien que très isolées dans le temps, les mesures effectuées donnent cependant une idée de la richesse des eaux : chlorophylle a comprise entre 1,3 et  $8,2 \text{ mg m}^{-3}$  dans un intervalle de 24 h ; production primaire comprise entre  $0,271$  et  $0,399 \text{ g C m}^{-3} \text{ j}^{-1}$  en surface et entre  $0,369$  et  $0,410 \text{ g C m}^{-3} \text{ j}^{-1}$  à une profondeur de 2 m.

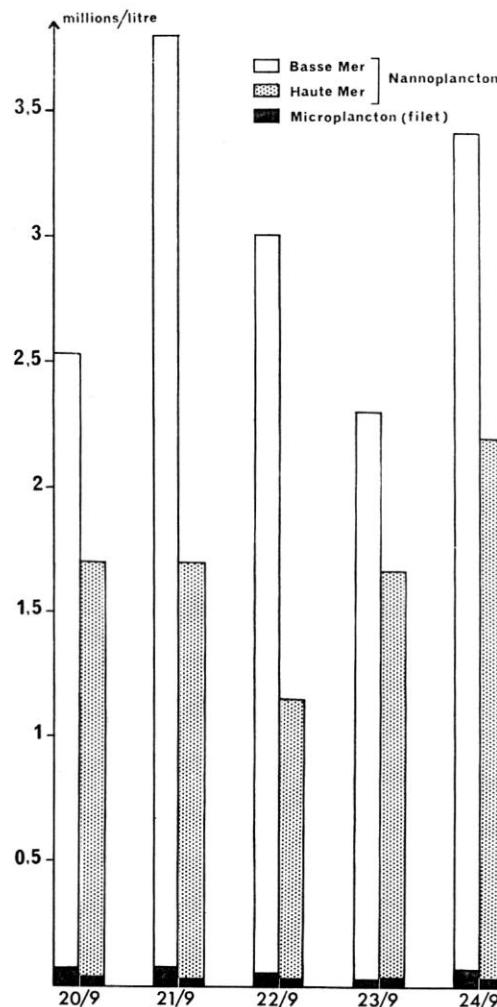


FIG. 13. — Comparaison des effectifs récoltés en surface après filtration au filet (mailles de 65 nm) et filtration avec un filtre Millipore dans les eaux de Cananéia (d'après les données de TEIXEIRA et KUTTNER, 1962).

Le rôle très important du nannoplankton dans les eaux de Cananéia est mis en évidence par TEIXEIRA et coll. (1967). Les auteurs montrent que celui-ci est responsable de

l'assimilation du  $^{14}\text{C}$  dans une proportion allant jusqu'à 95,8 % et que cette fixation reste élevée toute l'année. Pour TUNDISI et TEIXEIRA (1968), la fraction de phytoplancton dont la taille est supérieure à 50 nm est celle qui fixe le moins de  $^{14}\text{C}$ . Elle est d'ailleurs très faible dans les régions estuariennes où les cellules de petite taille sont toujours dominantes. C'est ce que montrent TEIXEIRA et KUTNER (1962) à Cananéia où ils comparent le phytoplancton récolté après filtration à travers un filet de 65 nm de vide de maille et le nannoplancton retenu sur un filtre Millipore. L'expérience est faite au cours de cinq jours consécutifs à marée haute et à marée basse (fig. 13). A la station étudiée, la salinité en surface était de 15 à 18 ‰ à marée basse, de 20 à 25 ‰ à marée haute. Elle était toujours plus élevée en sub-surface et au fond comme c'est le cas général en zone d'estuaire.

TEIXEIRA et KUTNER (*ibid.*) estiment ainsi qu'en moyenne le nannoplancton est 97 % plus abondant que le plancton filtré avec un filet fin. D'autre part, le phytoplancton dans son ensemble est toujours plus abondant à marée basse qu'à marée haute (fig. 13).

### 5. Baie de Paranaguá (25° 16' S)

Pour la partie la plus méridionale de la province pauliste, nous n'avons trouvé que des travaux qualitatifs réalisés à partir de récoltes au filet. Il semble cependant que l'aspect quantitatif du phytoplancton de la baie de Paranaguá ait été abordé par AIDAR (1970b) mais, à notre connaissance, les résultats n'ont pas été publiés. Nous nous en tiendrons donc au travail de MOREIRA FILHO et coll. (1975).

Dans cette région de type estuarien comme Cananéia, ces auteurs dressent un inventaire des Diatomées comprenant 154 espèces dont 140 sont marines et 14 d'eaux douces. Les prélèvements s'échelonnant pendant près d'une année, il est donc possible de relever quelques caractéristiques du phytoplancton. Les espèces les plus fréquentes ont été : *Chaetoceros affine*, *Thalassionema nitzschioides*, *Cyclotella stylorum*, *Melosira moniliformis*, *Nitzschia sigma*, *Rhizosolenia acuminata*, *Asterionella japonica*, *Coscinodiscus asteromphalus*, *Leptocylindrus danicus*, *Skeletonema costatum*. Dans la liste des 154 espèces donnée par MOREIRA FILHO et coll. (1975), 75 sont aussi signalées à Cananéia par TEIXEIRA et KUTNER (1961).

Comme à Cananéia, les eaux de la baie de Paranaguá sont propices au développement de *Skeletonema costatum* qui est une des espèces dominantes tout au long de l'année avec *Thalassionema nitzschioides* et *Chaetoceros affine*.

### 6. Baie de Guaratuba (25°50' S)

Cette baie, située sur le littoral de l'état du Paraná, possède également des caractéristiques d'estuaire. Elle est totalement sous l'influence des marées mais elle reçoit une trentaine de petites rivières qui diluent ses eaux. Dans les collectes étudiées par MOREIRA FILHO (1961), la salinité a varié de 19,1 à 22,6 ‰, mais ce même auteur signale que des variations d'amplitude plus forte ont été observées : de 5 à 33 ‰.

Les températures superficielles seraient de l'ordre de 22°C en hiver, de 25 à 26°C pendant l'été.

Dans 28 prélèvements (effectués à des saisons différentes) MOREIRA FILHO (1961) détermine 102 espèces de Diatomées, les plus fréquentes étant : *Actinocyclus ehrenbergii*, *Actinoptychus campanulifer*, *A. undulatus*, *Asterionella japonica*, *Bacteriastrum hyalinum*,

*Biddulphia mobiliensis*, *Chaetoceros curvisetum*, *C. peruvianum*, *Coscinodiscus asteromphalus*, *C. excentricus*, *C. granii*, *C. oculus-iridis*, *C. radiatus*, *Cyclotella stylorum*, *Ditylum brightwellii*, *Melosira sulcata*, *Rhizosolenia alata*, *Stephanopyxis palmeriana*, *Surirella gemma*, *Thalassionema nitzschiooides*, *Triceratium favus* et *Pleurosigma affine*.

Quant à *Skeletonema costatum*, dont nous avons déjà vu la grande abondance en d'autres points de la province pauliste, elle est, ici aussi, très bien représentée puisque MOREIRA FILHO (*ibid.*) la cite parmi les espèces marines prépondérantes.

Par suite de leur forte dessalure, les eaux de la baie de Guaratuba favorisent le développement de Diatomées saumâtres parmi lesquelles : *Coscinodiscus kurzii*, *Synedra tabulata*, *Achnanthes brevipes*, *A. brevipes* var. *intermedia*, *Diploneis didyma*, *Gyrosigma balticum*, *Caloneis bivittata*, *Rhopalodia musculus*, *Nitzschia granulata* et *N. triblyonella*. De nombreuses espèces d'eaux douces sont aussi présentes : *Eunotia monodon*, *Cocconeis placentula* var. *lineata* et *Anomeoneis serians* sont les principales.

Bien que rare, la présence de *Asteromphalus hookerii* est importante du point de vue biogéographique. Présente aussi à Cananéia et dans la baie de Paranaguá, cette espèce largement répandue dans les eaux antarctiques indique une influence froide sur cette partie de la côte brésilienne, influence due au courant des Falklands.

Toutefois, la présence d'espèces thermophiles comme *Biddulphia sinensis*, *Stephanopyxis palmeriana* ou *Hemiaulus sinensis* peut, en revanche, passer pour indicatrice du courant venant de l'Équateur (courant du Brésil) qui est de sens opposé, par conséquent, au courant des Falklands.

Parmi les 102 espèces de Diatomées reconnues par MOREIRA FILHO (*ibid.*), 62 sont aussi présentes à Cananéia (TEIXEIRA et KUTNER, 1961).

## 7. Baie de Pôrto Belo (27° S)

Le travail effectué dans la baie de Pôrto Belo par MOREIRA FILHO (1967) porte aussi sur un inventaire des Diatomées. Seules quatre pêches au filet ont été examinées, les autres prélèvements portant sur des espèces fixées sur les algues ou le substrat. La liste donnée comprend donc une proportion d'espèces benthiques.

Les récoltes ont été faites en été (janvier), période pendant laquelle la température des eaux était de 25°C, la salinité proche de 30 ‰.

La liste des 104 espèces de Diatomées reconnues par MOREIRA FILHO (*ibid.*) permet de juger du caractère essentiellement tempéré de cette flore : 83 % des espèces sont cosmopolites, 12 % sont tempérées-tropicales et 5 % sont inter-tropicales. L'auteur ne signale pas ici *Asteromphalus hookerii*, espèce caractéristique des eaux antarctiques. On note, en revanche, la présence d'espèces liées en général aux eaux tropicales (*Amphora biggibba*, *Cerataulus turgidus*, *Biddulphia sinensis*, *Coscinodiscus jonesianus*, *Hemiaulus sinensis*). Le fait de rencontrer ces espèces thermophiles peut résulter de l'influence du courant chaud dont nous avons parlé précédemment, mais il faut aussi souligner que ces prélèvements ont été effectués en été, donc à la période de l'année la plus favorable au développement de ces espèces.

Pour en terminer avec la province pauliste, ajoutons que, dans une optique biogéographique, MÜLLER MELCHERS (1955) tire les conclusions suivantes après avoir examiné trois

séries d'échantillons de phytoplancton provenant de plusieurs points de la côte brésilienne mais tout particulièrement de la province pauliste. Les populations provenant de la côte du Rio Grande du Sud, région appartenant à la province argentine (fig. 1), ont une forte ressemblance spécifique avec ceux récoltés au large de l'Uruguay. La présence de *Chaetoceros furcellatus* considérée par MÜLLER MELCHERS (*ibid.*) comme caractéristique des eaux froides peut s'expliquer par l'influence du courant des Falklands qui aurait entraîné cette Diatomée le long des côtes brésiliennes.

Du Rio Grande du Sud à Rio de Janeiro, MÜLLER MELCHERS (*ibid.*) note le caractère transitionnel de la province pauliste. Au sud, elle est froide à tempérée froide mais, lorsqu'on se rapproche de Rio de Janeiro, elle devient subtropicale. Dans les pêches effectuées au large de la côte sud-brésilienne, MÜLLER MELCHERS remarque que la composition systématique du phytoplancton est très proche de celle qu'on observe sur les côtes de l'Uruguay et de l'Argentine. Cet auteur identifie 182 espèces de Diatomées sur la côte sud-brésilienne parmi lesquelles 126 sont aussi en Uruguay et 114 en Argentine.

#### DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Dans ce travail, nous ne prétendons pas avoir fait état de toutes les études concernant le phytoplancton de la côte brésilienne. Nous avons pleinement conscience de l'existence de nombreux travaux individuels (thèses notamment) ou collectifs qui, faute souvent de moyens, n'ont pas été publiés. Il ne nous a pas été possible, par conséquent, de les consulter.

Quoiqu'il en soit, il n'en reste pas moins évident que la connaissance du phytoplancton est encore, pour une large part, limitée à quelques zones de la côte brésilienne. Nous ne savons rien, en particulier, sur la portion du littoral comprise entre Recife et l'embouchure de l'Amazone. D'une façon générale, les estimations quantitatives du phytoplancton sont relativement peu abondantes. De plus, suivant les auteurs, elles sont faites avec des méthodes différentes. Les comptages de cellules se rapportent soit à l'ensemble du phytoplancton sédimenté (méthode d'Utermöhl), soit au microplancton seul, celui-ci étant compté à partir d'un échantillon d'eau ou bien après une pêche au filet « quantitatif ». La production primaire est mesurée soit par la méthode de l'oxygène, soit par celle du  $^{14}\text{C}$ . Les incubations *in situ* ou *in situ* simulé sont utilisées. Il est donc difficile de comparer des résultats obtenus avec des méthodes différentes.

D'autre part, la grande majorité des travaux sur la côte brésilienne porte sur des milieux marins transformés soit par d'importants apports d'eau douce (régions de l'embouchure de l'Amazone et du rio São Francisco, baies de Ubatuba, Cananéia, Paranaguá), soit par une forte pollution (baies de Guanabara ou de Santos et secteurs environnants). Les travaux ayant trait à la zone océanique proprement dite sont encore peu nombreux et donnent des résultats très fragmentaires. Comparer le phytoplancton de la côte brésilienne à celui de l'Ouest-Africain, aujourd'hui beaucoup mieux connu, peut paraître une entreprise un peu prématurée. Aussi, dans l'état actuel de nos connaissances sur le phytoplancton des eaux brésiliennes, ce travail doit être considéré non comme une peinture définitive des communautés phytoplanctoniques mais comme une base utile pour des recherches futures. Il nous semblait par ailleurs indispensable, vu l'absence de travaux

généraux, de faire une mise au point de ce qui avait été réalisé sur le phytoplancton brésilien.

Ces réserves étant faites, il nous a été toutefois possible, à partir des données bibliographiques disponibles, de donner une idée des principales caractéristiques du phytoplancton dans chacune des provinces biogéographiques de l'Atlantique brésilien telles qu'elles ont été définies au début de ce travail.

Par suite de la présence du courant chaud (courant du Brésil) qui longe la côte à partir du cap São Roque (entre 5 et 6° S), le climat marin dans la province appelée ici « brésilienne » est peu différent, du point de vue thermique, de celui de la province « guyanaise ». L'affinité biogéographique du phytoplancton est franchement thermophile jusqu'au niveau de la zone influencée par l'affleurement du Cabo Frio (23° S). Par suite du nombre de données très insuffisant sur cette zone, bornons-nous à dire ici que, pour le phytoplancton, il s'agit là d'une vaste province tropico-équatoriale, sans fixer de frontière entre province « guyanaise » et province « brésilienne ».

Le Cabo Frio joue un rôle de barrière biogéographique entre ce domaine tropico-équatorial et une province « pauliste » tempérée chaude dans sa partie nord, tempérée dans sa partie la plus méridionale. C'est, en effet, seulement à partir du Cabo Frio qu'on voit la proportion des espèces thermophiles diminuer. Les Dinoflagellés deviennent beaucoup moins fréquents et diversifiés, la proportion des Diatomées cosmopolites augmente fortement. En effet, au Cabo Frio, elle atteint 77 à 82 % alors que dans la province tropico-équatoriale les pourcentages calculés à partir des données de plusieurs auteurs varient entre 53 et 65 %. L'ensemble des Diatomées thermophiles représente 20 % environ au Cabo Frio au lieu de 35 à 45 % plus au nord. La portion de la côte comprise entre le Cabo Frio et l'état de Rio Grande du Sud (c'est-à-dire la province pauliste) est, sur le plan biogéographique, une zone intermédiaire dans laquelle les espèces thermophiles diminuent progressivement du nord au sud au profit des espèces cosmopolites. Ces dernières représentent 64 à 76 % dans les parages de Rio de Janeiro (22°50' S), 82 % à Cananéia (25° S), 83 % à Pôrto Belo (27° S). On peut considérer que cette province pauliste reçoit à la fois des influences tropicales grâce au courant du Brésil qui vient de la zone équatoriale et entraîne un certain nombre d'espèces caractéristiques des eaux chaudes (*Biddulphia sinensis*, *B. mobiliensis*, *Asterolampra marylandica*, *Bacteriastrum hyalinum*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *Coscinodiscus gigas*, *C. jonesianus*, *Stephanopyxis palmeriana*). En revanche, la présence de *Asteromphalus hookerii*, qui est largement répandue dans les eaux antarctiques et sub-antarctiques, traduit une influence du courant froid des Falklands. Cette espèce est signalée jusqu'au Cabo Frio qui semble marquer la limite nord de sa répartition.

Avec la province « argentine » à laquelle appartient seulement une aire très réduite du littoral brésilien (côte du Rio Grande du Sud), nous arrivons dans des eaux tempérées froides à froides. MÜLLER MELCHERS (1955) met en évidence la grande ressemblance spécifique entre le plancton du sud-brésilien, celui de l'Uruguay et de l'Argentine. La présence de *Chaetoceros furcellatus*, considérée par MÜLLER MELCHERS comme caractéristique des eaux froides, au large du Rio Grande du Sud atteste de l'influence du courant froid des Falklands.

Tout au long de ce travail, nous avons vu la forte différence existant entre la flore planctonique brésilienne et celle de l'Ouest-Africain. En comparant des zones dont l'hydro-climat présente des ressemblances sur les deux bords de l'Atlantique, nous avons constaté,

en effet, que si l'affinité biogéographique du phytoplancton est très voisine (proportion à peu près équivalente en espèces thermophiles), la composition systématique est assez différente. La proportion des espèces communes au littoral africain et au littoral brésilien est généralement restée inférieure à 30 %. Pour les Dinoflagellés, on constate une moins grande diversification sur la côte brésilienne. C'est dire que l'endémicité, déjà constatée pour d'autres organismes, et en particulier pour la faune littorale, se retrouve aussi pour le phytoplancton.

Ce n'est d'ailleurs pas seulement sur le plan spécifique que les différences se font sentir entre les populations phytoplanctoniques brésiliennes et celles de l'Ouest-Africain. Il est bien connu que l'hydrologie de la côte occidentale d'Afrique avec ses upwellings saisonniers, ou presque permanents, comme au niveau du cap Blanc, est beaucoup plus propice au développement des cellules que la côte brésilienne. Le seul affleurement qui se manifeste sur cette dernière se trouve au niveau du Cabo Frio. Toutefois, ce phénomène ne se fait pas toujours sentir jusqu'à la surface. Les eaux profondes riches en éléments nutritifs arrêtent souvent leur mouvement ascendant à une cinquantaine de mètres de profondeur, donc en dessous de la couche euphotique. Même pendant la période où les eaux profondes arrivent jusqu'à la surface, l'effet fertilisant de l'upwelling du Cabo Frio est bien moindre que celui du cap Blanc en Mauritanie : maxima de chlorophylle a inférieurs à  $2 \text{ mg m}^{-3}$  dans le premier cas, maxima compris entre 8 et  $25 \text{ mg m}^{-3}$  dans le second.

Les seules valeurs très élevées, concernant l'abondance du phytoplancton, que nous ayions relevées sur la côte brésilienne se situent dans des zones très côtières, soumises à une forte pollution (baie de Guanabara, baie de Santos).

Sur le plan biogéographique, un des caractères les plus frappants qui différencie la côte ouest-africaine de la côte brésilienne est l'étendue sur cette dernière de la province chaude. En effet, dans l'Atlantique sud-américain, toute la zone comprise entre les Antilles et la région au nord du Cabo Frio, soit approximativement entre  $20^\circ \text{ N}$  et  $20^\circ \text{ S}$ , est une province chaude. En revanche, en Afrique occidentale, elle est limitée à la portion de la côte comprise entre le cap Verga en Guinée ( $10^\circ \text{ N}$ ) et le cap Lopez au Gabon qui se trouve au niveau de l'Équateur. Cette province africaine chaude appelée province « guinéenne » est d'ailleurs le siège d'upwellings côtiers saisonniers qui rendent certains secteurs (Côte d'Ivoire, Togo, Dahomey) alternativement chauds et froids.

Malgré le développement que connaît maintenant l'océanographie brésilienne, bien des travaux restent encore à effectuer pour mieux faire connaître les phénomènes hydrologiques et biologiques qui se manifestent tout au long de cette côte de 6 000 km.

Bien qu'il y ait, comme nous l'avons vu, transport des eaux de la côte occidentale d'Afrique vers l'Amérique du Sud par le courant sud-équatorial, une profonde dissymétrie dans le climat marin comme dans les peuplements phytoplanctoniques oppose les deux bords de l'Atlantique. Reprenant un vœu exprimé en 1950 par Th. MONOD, nous dirons la nécessité d'une collaboration entre les chercheurs « atlantiques » : ceux du Brésil et ceux d'Afrique occidentale. Il faut qu'ils « échangent des informations, des idées, ou des matériaux d'étude, se communiquent leurs travaux. Le jour peut venir où des formes plus directes de collaboration s'avèreront possibles, par exemple l'organisation en commun de croisières océanographiques ou des échanges de personnel scientifique ».

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AIDAR, E., 1970a. — Produção primária em função de diferentes métodos de incubação em uma região estuarina. Dissert. Mestrado, Inst. Oceanogr. São Paulo : 1-27 (non publié).
- 1970b. — O fitoplâncton da Baía de Paranaguá. Relatório apresentado a SUDEPE, Curitiba : 1-14 (non publié).
- ALMEIDA PRADO, M. S. DE, 1962. — Sobre o plancton da enseada do mar virado e os métodos de coletas. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **12** (3) : 49-68.
- ALVES COELHO, A., et M. ARAUJO RAMOS, 1972. — A constituição e a distribuição da fauna de decapodos do litoral leste da América do Sul entre as latitudes de 5° N e 39° S. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **13** : 133-236.
- ANDRADE, M. H. DE A., et C. TEIXEIRA, 1957. — Contribuição para o conhecimento das Diatomáceas do Brasil. Gêneros *Amphora*, *Diploneis*, *Gyrosigma*, *Mastogloia*, *Navicula*, *Oestrupia* e *Pleurosigma*. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **8** (1-2) : 171-216.
- ANONYME, 1946. — U. S. Navy Hydrographic Office, Current Atlas of the North Atlantic Ocean, H. O. Misc. 10688.
- BAILEY, L. W., 1862. — Notes on new species of microscopical organisms, chiefly from the Para River, South America. *J. nat. Hist.*, **7** : 329-352.
- BALECH, E., et L. O. SOARES, 1966. — Dos dinoflagelados de la Bahía de Guanabara y proximidades (Brasil). — Buenos Aires, Imprenta y Casa Ed. « Coni ». Separata de *Neotropica*, **12** (39) : 103-109.
- BESSONOV, N. M., 1964. — Some features of changes of hydrochemical characteristics in the Dakar and Takoradi fisheries area. *Okeanologia*, **4** (5) : 813-824.
- CAPERON, J., S. A. CATELL et J. KRANI, 1971. — Phytoplankton kinetics in a subtropical estuary : eutrophication. *Limnol. Oceanogr.*, **16** (4) : 599-607.
- CARVALHO, J. P., 1950. — O plâncton do Rio Maria Rodrigues (Cananéia). I : Diatomáceas e Dinoflagelados. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **1** (1) : 27-44.
- CAVALCANTI, L. B., P. A. COELHO, M. KEMPF, J. M. MABESOONE et O. C. DA SILVA, 1967. — Shelf off Alagoas and Sergipe (Northeastern Brazil) I. Introduction. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **7-8** : 137-150.
- CAVALCANTI, L. B., et M. KEMPF, 1970. — Estudo da plataforma continental da área de Recife. II. Meteorologia e hidrologia. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **9-11** : 149-158.
- CUNHA, A. M., et O. DA FONSECA, 1918. — O microplâncton das costas meridionais do Brasil. *Mems Inst. Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro, **10** (2) : 99-103.
- DANDONNEAU, Y., 1971. — Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. I. Groupes d'espèces associées. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. *Océanogr.*, **9** (2) : 247-265.
- 1972. — Aspects principaux du phytoplancton sur le plateau continental ivoirien. *Doc. Sci., Centre ORSTOM*, Abidjan, **3** (2) : 32-59.
- 1973. — Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. III. Facteurs dynamiques et variations spatio-temporelles. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. *Océanogr.*, **9** (4) : 431-454.
- DEFANT, A., 1961. — Physical oceanography. Vol. 1. Pergamon Press. New York, 729 p.
- DRUEHL, L. D., et Y. YONESHIGUE-BRAGA, 1976. — Growth and succession of tropical phytoplankton cultured in deep water. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **93** : 1-13.
- DUFOUR, P., et J. MERLE, 1972. — Station côtière en Atlantique tropical. Hydroclimat et production primaire. *Doc. Sci., Centre ORSTOM*, Pointe-Noire, nouv. sér., **025** : 1-48.
- DUSTAN, W. M., et D. W. MENZEL, 1971. — Continuous cultures of natural populations of phytoplankton in dilute treated sewage effluent. *Limnol. Oceanogr.*, **16** (4) : 623-632.

- DUSTAN, W. M., et K. R. TENORE, 1972. — Intensive outdoor culture of marine phytoplankton enriched with treated sewage effluent. *Aquaculture*, **1** : 181-192.
- ESKINAZI-LEÇA, E., 1965. — Estudo da barra das Jangadas. Parte VI. Distribuição des Diatomáceas. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **7-8** : 17-32.
- 1967a. — Estudo da plataforma continental na área do Recife (Brasil). IIIa. Diatomáceas do Fitoplancton. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **9-11** : 159-172.
- 1967b. — Shelf off Alagoas and Sergipe (Northeastern Brazil) : 3. Diatoms from the São Francisco river mouth. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **9-11** : 181-192.
- ESKINAZI-LEÇA, E., et J. Z. DE O. PASSAVANTE, 1972. — Estudo da plataforma continental na áreas do Recife (Brasil). IV. Aspectos quantitativos do fitoplancton. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **13** : 83-106.
- ESKINAZI-LEÇA, E., et S. SATO, 1966. — Contribuição ao estudo das diatomáceas da praia da Piedade. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **5-6** : 73-114.
- ESKINAZI-LEÇA, E., et A. VASCONCELOS FILHO, 1972. — Diatomáceas no conteúdo estomacal de *Mugil* spp. (pisces Mugilidae). *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **13** : 107-118.
- FARIA, J. G., et A. M. CUNHA, 1917. — Estudos sobre o microplancton da baía de Rio de Janeiro e suas imediações. *Mems Inst. Oswaldo Cruz*, **9** (1) : 68-93.
- GALVÃO, S., 1978. — Produção primária da baía de Santos, estado de São Paulo : aspectos sobre a eficiência fotossintética num ambiente marinho poluído. These mestrado. Inst. Oceanogr. São Paulo : 1-53.
- GARCIA OCCHIPINTI, A., A. MAGLIOCCA et C. TEIXEIRA, 1961. — Diurnal variation of phytoplankton production and solar radiation in coastal waters off Cananéia. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **11** (3) : 17-39.
- GONZALEZ-RODRIGUEZ, E., et Y. YONESHIGUE-BRAGA, 1977. — Estudos em laboratório do comportamento e crescimento do fitoplancton introduzido e autoctone usando a água profunda como meio básico. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **104** : 1-7.
- HENTSCHEL, E., 1932. — Die biologischen Methoden und das biologische Beobachtungs-material. *Wiss. Ergebni. Dtsch. Atlant. Exped. « Meteor »*, **10** : 1-274.
- HULBURT, E. M., et N. CORWIN, 1969. — Influence of the Amazon River outflow on the Ecology of the Western Tropical Atlantic. III. The planktonic Flora between the Amazon River and the Windward Islands. *Sears. Found. J. mar. Res.*, **27** (1) : 55-72.
- IKEDA, Y., 1976. — Variações em escala média da temperatura e da salinidade do mar na região entre a baía de Guanabara e Cabo Frio (17/08 a 26/08 1971). *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **25** (2) : 221-280.
- IKEDA, Y., L. B. DE MIRANDA et N. J. ROCK, 1974. — Observations on stages of upwelling in the region of Cabo Frio (Brazil) as conducted by continuous surface temperature and salinity measurements. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **23** : 33-46.
- KEMPF, M., 1971. — A plataforma continental da costa leste brasileira, entre o Rio São Francisco e a ilha de São Sebastião (10°30-25° Lat. S) : Notas sobre os principais tipos de fundo. *An. hidrogr., Min. Marinha*, Rio de Janeiro : 45 p.
- KEMPF, M., J. P. LISSALDE, A. MÜLLER-FEUGA, J. VALENTIN et F. VALLET, 1974. — Conséquences biologiques de la résurgence de Cabo Frio, Brésil. 2<sup>e</sup> Coll. Int. Exploit. Océans, Bordeaux, oct. 1974, **2**, Bx 107 : 15 p.
- KEMPF, M., J. P. LISSALDE et J. VALENTIN, 1974. — O plancton na ressurgência de Cabo Frio (Brasil). I. Modalidades e técnicas de trabalho no mar. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **81** : 1-13.

- KUTNER, M. B., 1961. — Algumas diatomáceas encontradas sobre algas superiores. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **11** (3) : 3-11.
- 1972. — Variação estacional e distribuição do fitoplanton na região de Cananéia. These doct. Univ. São Paulo, Inst. Biociências : 1-104 (non publié).
- MACEDO, F. E., D. R. TENENBAUM et J. VALENTIN, 1975. — O plancton na ressurgência de Cabo Frio (Brasil). VI. Composição florística e suas variações de comportamento nas águas de uma estação fixa oceânica. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **87** : 1-9.
- MACEDO, F. E., et J. VALENTIN, 1974. — O plancton na ressurgência de Cabo Frio (Brasil). III. Primeiras observações sobre o microfitoplanton. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **84** : 1-10.
- MACEDO-SAIDAH, F. E., et H. MOREIRA FILHO, 1977. — Composição e distribuição do microfitoplanton nas águas do Atlântico leste do Brasil. (Da Região do Cabo São Tomé, R. J. a Maceió, AL) *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **107** : 1-7.
- MARGALEF, R., 1956. — Información y diversidad específica en las comunidades de organismos. *Investigación pesq.*, **3** : 99-106.
- 1961. — Distribución ecologica y geográfica de los especies del fitoplanton marino. *Investigación pesq.*, **19** : 81-101.
- 1971. — Una campaña oceanográfica del « Cornide de Saavedra » en la région de afloramiento del noroeste africano. *Investigación pesq.*, **35** (supl.) : 1-29.
- MASCARENHAS, A. S., L. B. MIRANDA, et N. J. ROCK. — 1971. A study of the oceanographic conditions in the region of Cabo Frio. In « Fertility of the sea », Gordon and Breach Sci. Publish., New York, Lond., Paris : 285-308.
- MENDONÇA, C. DA F., 1974. — Características mais frequentes das massas d'água na região de Cabo Frio e comprovação da origem profunda da água litoral. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **080**.
- 1977. — Pesquisa da origem das águas de baixa salinidade associadas à ressurgência em Cabo Frio. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **102** : 1-5.
- MONOD, Th., 1950. — Sur les deux bords de l'Atlantique sud. *Bolm Inst. paul. Oceanogr.*, **1** (2) : 29-38.
- MOREIRA, G. S., 1976. — Sobre o migração vertical diária do plancton ao largo de Santos, Estado de São Paulo, Brasil. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **25** (1) : 55-76.
- MOREIRA DA SILVA, P. de C., 1960. — Estudo das condições oceanográficas sobre a plataforma continental, entre Cabo Frio e Vitória, durante o outono (abril-maio). *Anais hidrogr.*, Rio de Janeiro, **18** : 261-289.
- 1971. — Upwelling and its biological effects in Southern Brazil. In « Fertility of the Sea », Gordon and Breach Sci. publish., New York, Lond., Paris : 469-474.
- 1973. — A ressurgência em Cabo Frio. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **78** : 1-56.
- 1977a. — Upwelling and its biological effects in southern Brazil. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **112** : 1-6.
- 1977b. — Fertilization of the sea as a by-product of an industrial utilization of deep water. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **113** : 1-6.
- 1977c. — Profundidade ideal dos tarques de cultura de fitoplanton. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **116** : 1-13.
- MOREIRA DA SILVA, P. de C., et C. DA F. MENDONÇA, 1977. — Origem da água da ressurgência de Cabo Frio. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **114** : 1-10.
- MOREIRA FILHO, H., 1961. — Diatomáceas da Baía de Guaratuba (Paraná, Brasil). *Bolm Univ. Paraná*, Bot., **3** : 35 p.
- 1964. — Contribuição ao estudo das Diatomáceas da Região de Cabo Frio. *Bolm Univ. Paraná*, Bot., **14** : 1-11.

- MOREIRA FILHO, H., et M. B. KUTNER, 1962. — Contribuição para o conhecimento das diatomáceas do manguesal de Alexandra, Paraná, Brasil. *Bolm Univ. Paraná*, Bot. **4** : 1-24.
- MOREIRA FILHO, H., F. E. MACEDO SAIDAH et I. M. V. MOREIRA, 1977. — Estudo do microfitoplanton na região da ponta de Guaratiba a Cabo Frio (Estado de Rio de Janeiro, Brasil). *Acta Biol. Par.*, Curitiba, **6** (1, 2, 3, 4) : 21-33.
- MOREIRA FILHO, H., Y. MARUO, et I. M. MOREIRA, 1967. — Diatomáceas da Enseada de Pôrto Belo (Est. Santa Catarina, Brasil). *Bolm Univ. Paraná*, Bot., **19** : 1-13.
- MOREIRA FILHO, H., Y. MARUO, I. M. MOREIRA et E. ESKINAZI-LEÇA, 1968. — Diatomáceas da lagoa Olho d'Água. (Est. Pernambuco, Brasil). *Bolm Univ. Paraná*, Bot., **21** : 1-15.
- MOREIRA FILHO, H., et D. M. MOMOLI, 1962. — Sobre a presença de Diatomáceas, em alguns sambaquis do litoral paranaense. *Bolm Univ. Paraná*, Bot., **5** : 1-9.
- MOREIRA FILHO, H., I. M. V. MOREIRA et I. TRIPPPIA CECY, 1975. — Diatomáceas da baía de Paranaguá (estado do Paraná, Brasil). Chrysophyta. Bacillariophyceae. *Bolm Mus. Bot. munic.*, Curitiba, Paraná, Brasil, **20** : 1-21.
- MÜLLER-MELCHERS, F. C., 1955. — Las Diatomeas del Plancton marino de las Costas del Brasil. *Bolm Inst. Oceanogr.*, S. Paulo, **6** (1-2) : 93-142.
- 1957. — Plankton Diatoms of the « Toko Maru » voyage (Brazil Coast). *Bolm Inst. Oceanogr.*, S. Paulo, **8** (1-2) : 111-138.
- OLIVEIRA, L. P. H., 1946. — Estudos sobre o microplancton capturado durante a viagem do navio hidrográfico Lahmeyer nos baías de Ilha Grande e Sepetiba. *Mems Inst. Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro, **44** (3) : 441-488.
- 1950. — Levantamento biogeográfico da Baía de Guanabara, *Mems Inst. Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro, **48** : 363-391.
- PARANAGUÁ, M. N., 1966. — Sobre o plancton comprendido entre as latitudes 3° S et 13° S ao largo do Brasil, *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **5-6** (1693-1964) : 125-139.
- 1970. — Estudo da plataforma continental na área do Recife (Brasil). IIIb. Composição e variação do zooplâncton. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **9-11** : 173-180.
- PASSAVANTE, J. Z. DE O., 1979a. — Contribuição ao estudo dos dinoflagelados da plataforma continental de Pernambuco (Brasil), *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **14** : 31-54.
- 1979b. — Produção primária do fitoplâncton do canal de Santa Cruz (Itamaracá, Pernambuco). Thèse Doc. Inst. océanogr. Univ. São Paulo : 1-188.
- REYSSAC, J., 1970. — Phytoplancton et production primaire au large de la Côte d'Ivoire. *Bull. Inst. Fond. Afr. noire*, **32** (4) : 869-981.
- 1971. — Contribution à la connaissance du phytoplancton de la côte occidentale d'Afrique (biogéographie, variations saisonnières, production primaire, structure des communautés etc...). Thèse Doc. Fac. Sci. Paris, CNRS, Nº AO 5560.
- 1973. — Diatomées et Dinoflagellés au large de Walvis Bay (Sud-Ouest Africain). *Bull. Inst. Fond. Afr. noire*, sér. A, **35** (2) : 273-286.
- 1975. — Contribution à la connaissance des populations phytoplanctoniques au large du Cap Blanc. *Bull. Inst. Fond. Afr. noire*, sér. A, **37** (1) : 1-14.
- 1977. — Hydrologie, phytoplancton et production primaire de la baie du Lévrier et du banc d'Arguin. *Bull. Inst. Fond. Afr. noire*, sér. A, **39** (3) : 487-554.
- (Sous presse). — Principales caractéristiques du phytoplancton marin dans les différentes provinces biogéographiques de l'Atlantique africain. *Vie Milieu*.
- RODRIGUES DE BRITTO, E., 1978. — Monitoragem do emissário submarino de esgotos de Ipanema. Notas de aulas. Curso de extensão, Univ. Santa Úrsula, juillet 1978 : 1-58 (non publié).
- RYTHER, J. H., D. W. MENZEL, et N. CORWIN, 1966. — Influence of the Amazon river outflow on the ecology of the western tropical Atlantic. I. Hydrography and nutrient chemistry. *Sears Found. J. mar. Res.*, **25** (1) : 69-83.

- SATO, S., M. N. PARANAGUA, et E. ESKINAZI, 1966. — On the mechanism of red tide of *Trichodesmium* in Recife Northeastern Brazil with some considerations of the relations to the human disease « Tamandari fever ». *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **5-6** : 7-49.
- SEGUIN, G., 1965. — Contribution à la connaissance des eaux du Brésil (Copépodes et Amphipodes exceptés) et comparaison avec celui du Sénégal (Campagne de la Calypso, janvier-février 1962). *Pelagos, Bull. Inst. Océanogr.*, Alger, **2** (3) : 5-44.
- SEVRIN-REYSSAC, J., M. C. MACHADO, M. L. MOTTA-SCHUTZE, S. GASPAR BIBAS, I. COSTA DE LIMA, C. ARAUJO LIMA, et C. P. ESTEVES, 1979. — Biomasse et production du phytoplancton de la baie de Guanabara (État de Rio de Janeiro, Brésil) et du secteur océanique adjacent. Variations de mai à juillet 1978. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., **1** (4), sect. B : 329-354.
- SIGNORINI, S. R., 1976. — Contribuição ao estudo da circulação e do transporte de volume da corrente do Brasil entre o Cabo de São Tomé e a baía de Guanabara. *Bolm Inst. oceanogr., S. Paulo*, **25** (2) : 157-220.
- SOROKIN, Y. E., et L. B. KLYASHTORIN, 1961. — Primary production in the Atlantic. *Tr. Vses. hidrobiol. ob.*, **11** : 265-284.
- SOURNIA, A., 1968. — Variations saisonnières et nyctémérales du phytoplancton marin et de la production primaire dans une baie tropicale à Nosy-Bé (Madagascar). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **53** (1) : 1-76.
- SOUZA, J. DE A., 1950. — Nota sobre variação específico em *Ceratium furca* Dujardin do plancton do litoral paulista. *Bolm Inst. paul. Oceanogr.*, **1** (2) : 93-97.
- STEEMAN-NIELSEN, E., et E. A. JENSEN, 1957. — Primary organic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. *Galathea Rep.*, **1** : 49-136.
- TCHERNIA, P., 1978. — Océanographie régionale. Description physique des océans et des mers. École nat. sup. Techn. avanc., Paris : 1-257.
- TEIXEIRA, C., 1958. — A new genus and a new species of diatom from brazilian marine waters. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **9** (1-2) : 31-36.
- 1961. — Diatomáceas dos sedimentos de doze estações oceanográficas na costa brasileira. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **11** (4) : 3-43.
- 1963. — Relative rates of photosynthesis and standing stock of the net phytoplankton and nannoplankton. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **13** (2) : 53-60.
- 1969. — Estudo sobre algumas características do fitoplanton da região de Cananéia, e o seu potencial fotossintético. Thèse doc. Univ. São Paulo : 1-82 (non publié).
- 1973a. — Preliminary studies of primary production in the Ubatuba region (Lat. 23°30 S-Long. 45°6 W) Brazil. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **22** : 49-58.
- 1973b. — Introdução aos métodos para medir a produção primária do fitoplanton marinho. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **22** : 59-92.
- TEIXEIRA, C., et M. B. KUTNER, 1961. — Contribuição para o conhecimento das diatomáceas da região de Cananéia. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **11** (3) : 41-74.
- TEIXEIRA, C., et M. B. KUTNER, 1962. — Plankton studies in a mangrove environment. I. First assessment of standing stock and principal ecological factors. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **12** (3) : 101-124.
- TEIXEIRA, C., et J. TUNDISI, 1967. — Primary production and phytoplankton in equatorial waters. *Bull. mar. Sci.*, **17** (4) : 884-891.
- TEIXEIRA, C., J. TUNDISI et M. B. KUTNER, 1965. — Plankton studies in a mangrove environment. II. The standing-stock and some ecological factors. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **14** (1) : 13-42.
- TEIXEIRA, C., J. TUNDISI, et Y. J. SANTORO, 1967. — Plankton studies in a mangrove environment. IV. Size fractionation of the phytoplankton. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **16** (1) : 39-42.

- TEIXEIRA, C., J. TUNDISI et J. Y. SANTORO, 1969. — Plankton studies in a mangrove environment. VI. Primary production, zooplankton standing-stock and some environmental factors. *Int. Rev. Geo. Hydrobiol.*, **54** (2) : 289-301.
- TUNDISI, J. G., 1969. — Produção primária, « standing-stock » e fracionamento do fitoplanton na região lagunar de Cananéia. Thèse doc. Univ. São Paulo : 1-130 (non publié).
- 1971. — Size distribution of the phytoplankton and its ecological significance in tropical waters. In : COSTLOW, Fertility of the Sea : 603-612.
- TUNDISI, J. G., M. B. KUTNER, et T. M. TUNDISI, 1969. — Plankton studies in a mangrove environment. VIII. Primary production, standing stock of phyto and zooplankton and some environmental factors. *Intern. Symp. Fert. Sea*, São Paulo, Dec. 1-6, Abstr. 39.
- TUNDISI, J. G., et C. TEIXEIRA, 1968. — Plankton studies in a mangrove environment. VII. Size fractionation of the phytoplankton : some studies on methods. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **17** : 39-94.
- VALENTIN, J., D. L. ANDRÉ, W. M. MONTEIRO RIBAS, et D. RIVERA TENENBAUM, 1978. — Hidrologia e plancton da região costeira entre Cabo Frio e o estuário do rio Paraíba (Brasil). *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **127** : 1-24.
- VALENTIN, J., R. BARTH, M. E. CARIS, F. E. MACEDO SAIDAH, W. MONTEIRO RIBAS, M. A. MUREB, E. PESSOTTI et D. R. TENENBAUM, 1977. — Evolução das características biológicas nas águas da ressurgência de Cabo Frio (Brasil) durante um fundeio de 4 dias na estação fixa. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **103**.
- VALENTIN, J., F. E. MACEDO, W. M. MONTEIRO, et M. A. MUREB, 1975. — O plancton na ressurgência de Cabo Frio. V. Analise comparativa entre duas estações da Baía de Arraial do Cabo e uma estação fixa oceânica. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **86** : 1-11.
- VIEIRA, A. A. H., 1975. — Estudos experimentais em fitoplanton marinho : culturas e aspectos ecofisiológicos. Dissert. Mestrado, Inst. Oceanogr. São Paulo : 1-115 (non publié).
- 1977. — Métodos de cultura de algas de plancton marinho : Estudos realizados nas regiões de Cananéia et de Ubatuba, S. P. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **26** : 303-338.
- WOOD, E. J. F., 1962. — A method for phytoplankton study. *Limnol. Oceanogr.*, **7** : 32-35.
- 1966. — A phytoplankton study of the Amazon region. *Bull. mar. Sci.*, **16** (1) : 102-123.
- YONESHIGUE-BRAGA, Y., S. ABDALA JACOB, D. L. ANDRÉ, I. DINIZ, E. MALHEIRO VERGARA, et R. COUTINHO, 1977. — A preliminary study using untreated municipal sewage as a basic algal culture media. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **105** : 1-6.
- YONESHIGUE-BRAGA, Y., et L. D. DRUEHL, 1977. — Further studies on seasonal growth and succession of tropical phytoplankton cultured in deep water. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **108** : 1-22.
- YONESHIGUE-BRAGA, Y., et E. G. RODRIGUEZ, 1975. — Estudos preliminares do crescimento de *Isochrysis galbana* Parke, usando a água profunda como meio básico. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **90** : 1-7.
- ZIMMERMANN, C., 1913-1919. — Contribuição para o estudo das Diatomáceas dos Estados Unidos do Brasil. *Broteria*, sér. Botânica, **11** à **17**.

Manuscrit déposé le 16 avril 1980.



## Corrélations entre types stomatiques et types polliniques dans la tribu des Caucalidées (Ombellifères)

par Michel GUYOT, Marie-Thérèse CERCEAU-LARRIVAL,  
Marie-Claire CARBONNIER-JARREAU, Lise DEROUET et Josette RELOT \*

**Résumé.** — L'étude systématique de la tribu des Caucalidées (Umbelliferae) a été entreprise à l'aide des caractères offerts par la Phytodermologie et la Palynologie. Des définitions phytodermologiques et palynologiques au niveau de la tribu, des genres et des espèces sont proposées, ainsi que des séries phylogénétiques établies d'après les caractères des stomates et des pollens. Ce travail, qui privilégie certains caractères, met en évidence le parallélisme existant entre les types stomatiques et les types polliniques, avec, dans les deux cas, l'expression de caractères à l'échelle cellulaire.

**Abstract.** — The systematic study of the tribe Caucalideae (Umbelliferae) was done by the means of characters given by Phytodermatology and Palynology. At the tribe level, genera level and species level, phytodermological and palynological definitions are proposed, as also phylogenetic series established on the characters of stomata of the epidermises and pollen grains. This research, that gives a preferential rank to some characters, shows up the parallelism between stomatological types and palynological types, with the expression of characters at the cellular scale, in the two cases.

---

A la suite de travaux réalisés séparément (CERCEAU-LARRIVAL, 1962 ; GUYOT, 1965, 1966), puis en collaboration à partir de 1971<sup>1</sup>, nous avons constaté qu'il existe chez les Ombellifères de remarquables corrélations entre les types polliniques et les types stomatiques. Ces corrélations observées à l'échelle de la famille (GUYOT, 1965, 1966) ont été ensuite retrouvées à l'échelle des tribus (GUYOT, 1971a) du groupe des *Eryngium* (CERCEAU-LARRIVAL, 1971a, 1973 ; GUYOT, 1971b) des genres *Tetrataenium*<sup>2</sup>, *Heracleum*<sup>2</sup> et *Bupleurum*<sup>2</sup> (MANDENOVA & coll., 1978 ; CAUWET & coll., 1978) et de l'espèce monotypique *Vanasushava pedata*<sup>2</sup> (CERCEAU-LARRIVAL & coll., 1977 ; GUYOT, 1978a).

Le présente note est le résultat de recherches phytodermatologiques et palynologiques entreprises en commun, dans le cadre de la RCP 286, au niveau d'une tribu, celle des Cau-

\* M. GUYOT, et J. RELOT : Laboratoire de Biologie cellulaire et végétale, Faculté des Sciences Mirande, 21000 Dijon.

M.-Th. CERCEAU-LARRIVAL, M.-C. CARBONNIER-JARREAU et L. DEROUET : CNRS AI 1254, Laboratoire de Palynologie de l'ÉPHÉ, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

1. Dans le cadre de la RCP 286 : « Recherches multidisciplinaires sur la Systématique des Angiospermes : application aux Ombellifères ».

2. Genres étudiés au cours de la RCP 286.

calideae, à partir de la « check-list »<sup>1</sup> proposée par S. JURY et V. H. HEYWOOD en décembre 1973, aux membres de la RCP 286. La liste des espèces retenues par JURY & HEYWOOD, comme formant l'arrangement le plus naturel et constituant la tribu des Caucalideae (67 espèces, 20 genres), a été établie d'après des observations faites essentiellement sur les fruits (anatomie, morphologie, phytochimie : AL ATTAR, 1974 ; HEYWOOD, 1968 ; MCNEIL *et al.*, 1969 ; HEYWOOD & DAKSHINI, 1971 ; CROWDEN *et al.*, 1969 ; HARBORNE, 1971, 1976 ; HARBORNE & WILLIAMS, 1972 ; WILLIAMS & HARBORNE, 1972 ; HARBORNE & KING, 1976).

Cette note a également pour but de proposer une discussion, fondée sur des critères d'ordre cellulaire, afin de définir la tribu, le genre, l'espèce au moyen des caractères stomatiques et polliniques, avec la mise en corrélation des données offertes par les poils (trichomes) et la plantule (type cotylédonaire, ontogénie foliaire).

Une remise en cause des classifications établies à l'intérieur de la Famille des Ombellifères a été proposée par l'un d'entre nous (CERCEAU-LARRIVAL, 1962, 1979), et une première révision palynologique de la tribu des Caucalideae au sens Bentham et Hooker, portant sur 38 espèces, a déjà été entreprise (CERCEAU-LARRIVAL, 1965). Ces résultats ont d'ailleurs été confirmés par l'étude des types stomatiques (GUYOT, 1965, 1966, 1971a et b).

#### MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'originalité du travail réalisé repose essentiellement sur le fait que ce sont les mêmes échantillons qui ont servi à faire les prélèvements de pollen et d'épiderme. Ces échantillons, pour la très grande majorité, proviennent des Herbiers du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, des collections de Kew et de celles du Département des Sciences des Plantes de l'Université de Reading ; un certain nombre de spécimens frais, cultivés dans les serres du Laboratoire d'Écologie générale du Muséum à Brunoy, ont également été étudiés.

Les techniques d'étude de Palynologie et de Phytodermologie ont déjà été exposées dans nos précédents travaux (CERCEAU-LARRIVAL, 1962, 1971b ; CERCEAU-LARRIVAL et coll., 1970 ; GUYOT, 1966). Elles sont aujourd'hui classiques et il n'est pas nécessaire de nous y attarder.

Il paraît, par contre, important de revenir sur les définitions que nous utilisons pour décrire les pollens et les stomates.

— Dans la Famille des Ombellifères, cinq types polliniques fondamentaux ont été établis (d'après le contour interne de l'endexine, en coupe optique mérienne), et mis en série phylétique : le type subrhomboïdal Rh → le type subcirculaire C → le type ovale O → le type subrectangulaire Rg → le type équatorialo-constricté E (CERCEAU-LARRIVAL, 1959, 1962, 1967, 1971b) (cf. tabl. I).

Cette série phylétique a été confirmée par différents tests de méthodologie (RCP 286), par des observations ultrastructurales et ontogéniques (CERCEAU-LARRIVAL, 1979 ; CERCEAU-LARRIVAL & ROLAND-HEYDACKER, 1976, 1978 ; ROLAND-HEYDACKER & CERCEAU-LARRIVAL, 1978), par la biogéographie (CERCEAU-LARRIVAL, 1968, 1973, 1974), par la décou-

1. Voir cette check-list en annexe, elle a également été reprise par S. JURY dans sa Thèse de Dr en Ph. (1978a).

TABLEAU I. — Types polliniques rencontrés chez les Caecalideae.

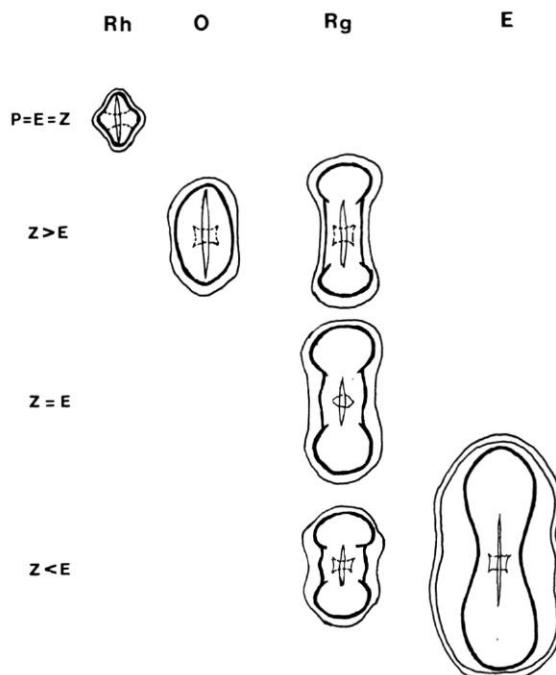
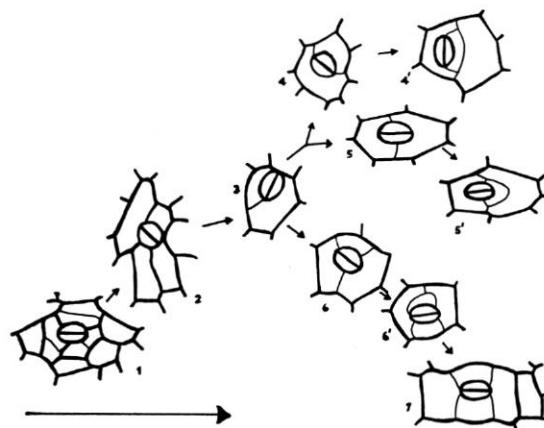


TABLEAU II. — Relations phylogéniques des divers types de stomates rencontrés chez les Ombellifères.



Les différents types de stomates sont représentés schématiquement : 1, stomate anomocytique périgène ; 2, stomate anomocytique mésopérigène ; 3, stomate anisocytique mésopérigène ; 4, 4', stomates bacytiques paracytiques ; 5, 5', stomates bacytiques diacytiques ; 6, stomate anisocytique mésogène ; 6', stomate tétracytique rattachable au type anisocytique ; 7, stomate tétracytique.

Le sens de l'évolution des types stomatiques est indiqué par des flèches.

verte de pollens fossiles de type subrhomboïdal, subcirculaire et ovale dans des sédiments de la base du Tertiaire (GRUAS-CAVAGNETTO & CERCEAU-LARRIVAL, 1978).

— L'ontogénie des stomates et la disposition à l'état adulte des cellules épidermiques qui les entourent permettent de reconnaître chez les Ombellifères les types stomatiques suivants (GUYOT, 1966, 1971a) : anomocytique périgène (1), anomocytique mésopérigène (2), anisocytique mésopérigène (3), paracytique (4), diacytique (5), anisocytique mésogène (6) et tétracytique (7) (cf. tabl. II).

Il doit être remarqué que la définition de ces types n'est pas en contradiction avec celles proposées par VAN COTTHEM (1970) et FRYNS-CLAESSENS & VAN COTTHEM (1973), ou plus récemment par PAYNE (1979). Comme nous l'avons indiqué (GUYOT, 1966), FRANCEY (1936) avait déjà reconnu trente-quatre types de stomates. Ce qui nous paraît important, ce n'est pas le dénombrement de tous les cas possibles, mais l'établissement entre ces types, de parentés, notamment des relations ontogéniques, qui en simplifient la description tout en augmentant leur signification systématique.

### RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

Plutôt que de consacrer à chaque espèce une description particulière, nous avons d'emblée retenu seulement les données palynologiques et phytodermologiques qui nous ont déjà apporté des corrélations intéressantes (types polliniques et valeur de P — axe polaire — et de E — diamètre équatorial — ; types stomatiques et taille des stomates).

De façon à rendre compte de l'abondance relative des stomates de différents types, pour chaque espèce, est indiqué soit un seul chiffre correspondant au type le plus largement représenté, soit plusieurs chiffres, les types minoritaires étant indiqués entre parenthèses, les exceptionnels entre doubles parenthèses. Une telle représentation a déjà été utilisée antérieurement (GUYOT, 1978b ; MANDENOVA & coll., 1978).

Le tableau III donne l'ensemble des résultats stomatiques et palynologiques.

TABLEAU III.

ÉCHANTILLONS EXAMINÉS	TYPES STOMATIQUES	TAILLE (en $\mu\text{m}$ )	TYPES POLLINIQUES	VALEURS DE P et E
<b>Agrocharis</b> Hochst.				
<i>incognita</i> (Norman) Heywood & Jury	(3), 5	35	O	31 $\times$ 22
<i>melanantha</i> Hochst.	(4), 5	35	O	30 $\times$ 20
<i>pedunculata</i> (Baker) Heywood & Jury	5	38	O	40 $\times$ 24
<b>Ammodaucus</b> Cosson & Dur.				
<i>leucotrichus</i> (Coss. & Dur.) Cos. & Dur.	3, (5), 6	36	Rg	36 $\times$ 17
<b>Angoseseli</b> Chiovenda				
<i>mossamedensis</i> (Helw. ex Hiern) Norman	2, 3, ((5))	38	Rg	38 $\times$ 18

ÉCHANTILLONS EXAMINÉS	TYPES STOMATIQUES	TAILLE (en $\mu\text{m}$ )	TYPES POLLINIQUES	VALEURS DE P et E
<b>Aphanopleura</b> Boiss.				
<i>breviseta</i> (Boiss.) Heywood & Jury	2, 3, (5)	36	Rg	27 $\times$ 12
<i>capillifolia</i> (Regel & Schmalh.) Lipsky	3, (5), ((6))	28	Rg	25 $\times$ 12
<i>leptoclada</i> (Aitch. & Hemsley) Lipsky	3, (5), ((6))	32	Rg	26 $\times$ 12
<i>trachycarpa</i> Boiss.	3, (5), ((6))	23	Rg	32 $\times$ 16
<b>Artemia</b> L.				
<i>squamata</i> L.	3, (4), 5	29	Rh	17 $\times$ 15
<b>Astrodaucus</b> Drude				
<i>littoralis</i> (Bieb.) Drude	—	—	Rg	45 $\times$ 19
<i>orientalis</i> (L.) Drude	3, (5)	32	Rg	37 $\times$ 15
<i>persicus</i> (Boiss.) Drude	3, (5)	28	Rg	38 $\times$ 16
<b>Caucalis</b> L.				
<i>platycarpos</i> L.	2, 3, ((5)), (6)	38	E	48 $\times$ 21
<b>Chaetosciadium</b> Boiss.				
<i>trichospermum</i> (L.) Boiss.	(3), 5	—	E	29 $\times$ 12
<b>Cuminum</b> L.				
<i>borszczowii</i> (Regel & Schmalh.) K-Pol.	(3), 5	30	Rg	33 $\times$ 18
<i>cyminum</i> L.	3, 5	30	Rg	30 $\times$ 15
<i>setifolium</i> (Boiss.) K-Pol.	3, 5	30	Rg	26 $\times$ 13
<b>Daucus</b> L.				
SECT. <i>Daucus</i> (incl. sect. <i>Meoides</i> (Lange) Calest.)				
<i>blanchei</i> Reuter	—	—	Rg	30 $\times$ 14
<i>carota</i> L.	5	37	Rg	27 $\times$ 12
<i>crinitus</i> Desf.	5	32	Rg	46 $\times$ 20
<i>gracilis</i> Steinh.	5	36	—	—
<i>guttatus</i> Sibth. & Sm.	5	27	Rg	40 $\times$ 20
<i>littoralis</i> Sibth. & Sm.	5	40	Rg	44 $\times$ 22
<i>sahariensis</i> Murb.	5	23	Rg	35 $\times$ 16
<i>setifolius</i> Desf.	5	29	Rg	40 $\times$ 16
<i>syrticus</i> Murb.	5	30	Rg	36 $\times$ 15
<i>tenuisectus</i> Cosson ex Battand.	5	29	E	50 $\times$ 21
SECT. <i>Anisactis</i> DC.				
<i>durieua</i> Lange	5	24	Rg	30 $\times$ 14
<i>glochidiatus</i> (Labill.) Fischer & C. A. Meyer	3, 5	36	O	28 $\times$ 20
<i>hochstetteri</i> A. Braun ex Engler	(4), 5	34	O	—
<i>montanus</i> Humb. & Bonpl. ex Sprengel	5	35	—	—
SECT. <i>Leptodaucus</i> Thell.				
<i>pusillus</i> Michx.	(3), 5	25	O	27 $\times$ 18

ÉCHANTILLONS EXAMINÉS	TYPES STOMATIQUES	TAILLE (en $\mu\text{m}$ )	TYPES POLLINIQUES	VALEURS DU P et E
<b>SECT. <i>Chrysodaucus</i> Thell.</b> <i>aureus</i> Desf.	5	19	Rg	30 $\times$ 15
<b>SECT. <i>Platyspermum</i> (Hoffm) DC.</b> <i>muricatus</i> (L.) L.	(3), 5 même 3,5	30	Rg	33 $\times$ 14
<b>SECT. <i>Pseudoplatyspermum</i></b> <i>bicolor</i> Sibth. & Sm.	(3), 5	40	Rg	40 $\times$ 21
<b>Kozlovia</b> Lipsky <i>paleacea</i> (Regel & Schmalh.) Lipsky	2, 3	47	Rg	35 $\times$ 15
<b>Orlaya</b> Hoffm. <i>daucooides</i> (L.) Greuter <i>daucorlaya</i> Murb. <i>grandiflora</i> (L.) Hoffm.	5 5 5	32 32 25	E — E	55 $\times$ 22 — 60 $\times$ 25
<b>Pachyctenium</b> Maire & Pamp. <i>mirabile</i> Maire & Pamp.	5	34	Rg	31 $\times$ 16
<b>Psammogeton</b> Edgew. <i>canescens</i> (DC.) Vatke var. <i>canescens</i> var. <i>bitternatus</i> var. <i>cabulicus</i> var. <i>buschirensis</i>	2, 3, (5), (6)	38	Rg Rg Rg Rg	31 $\times$ 15 32 $\times$ 12 31 $\times$ 15 33 $\times$ 15
<b>Pseudorlaya</b> Murb. <i>pumila</i> (L.) Grande ssp. <i>microcarpa</i>	5	32	Rg	35 $\times$ 15
<b>Szovitsia</b> Fischer & Meyer <i>callicarpa</i> Fisch. & Mey.	3, (4), 5, (6)	28	Rg	35 $\times$ 15
<b>Torilis</b> Adans. <i>arvensis</i> (Hudson) Link <i>japonica</i> (Houtt.) DC. <i>leptocarpa</i> (Hochst.) C. C. Townsend <i>leptophylla</i> (L.) Reichenb. fil. <i>nodosa</i> (L.) Gärtner <i>stocksiana</i> (Boiss.) Drude <i>tenella</i> (Delile) Reichen. fil. <i>ucranica</i> Sprengel	(3), 5 (3), 5 — (3), 5 (3), 5 (3), 5 (3), 5 —	36 21 — 24 34 30 25 —	Rg Rg Rg Rg Rg — Rg Rg	28 $\times$ 13 26 $\times$ 11 32 $\times$ 14 32 $\times$ 16 26 $\times$ 12 — 24 $\times$ 13 28 $\times$ 11
<b>Turgenia</b> Hoffm. Subgenus <i>Turgenia</i> <i>latifolia</i> (L.) Hoffm. <i>lisaeoides</i> C. C. Townsend	5 (3), 5	45 38	E —	64 $\times$ 40 —

ÉCHANTILLONS EXAMINÉS	TYPES STOMATIQUES	TAILLE (en $\mu\text{m}$ )	TYPES POLLINIQUES	VALEURS DE P et E
Subgenus <i>Lisaea</i>				
<i>heterocarpa</i> DC.	5	29	E	74 $\times$ 40
<i>papyracea</i> (Boiss.) Al-Eisawi & Heywood	5	28	E	64 $\times$ 35
<i>strigosa</i> (Banks & Sol.) Al-Eisawi & Hey.	5	32	E	70 $\times$ 35
<b>Turgeniopsis</b> Boiss.				
<i>foeniculaceae</i> (Fenzl.) Boiss.	2, 3	26	Rg	38 $\times$ 19
<b>Yabea</b> Kozo-Pol.				
<i>microcarpa</i> (Hooker & Arnott) K.-Pol.	2, 3	27		

## RÉSULTATS SYSTÉMATIQUES

**Définition de l'espèce par les types stomatiques**

Il apparaît, d'après le tableau précédent, que pour chaque espèce se trouve réalisée une sorte de *diagnose épidermique* dans laquelle n'interviennent que les types stomatiques rencontrés et la longueur maximale des cellules de garde.

En effet, d'autres caractères tels que la morphologie des parois des cellules épidermiques banales ou la longueur des trichomes sont apparus comme très variables à l'intérieur d'une même espèce, voire sur un même échantillon. En outre, l'étude du trichome sur matériel d'herbier reste très aléatoire compte tenu de sa fragilité.

La reconnaissance des types stomatiques peut, par contre, être clairement observée et se trouve établie à partir de l'observation de plusieurs centaines de stomates même lorsque quelques centimètres carrés seulement de matériel foliaire ont été étudiés.

Les espèces sont dans ces conditions définies soit par un seul type stomatique, soit par plusieurs types stomatiques en proportions relatives différentes qu'il serait sans doute vain de tenter de préciser davantage (HUMBERT et GUYOT, 1973 ; HUMBERT, 1977).

Nous avons préféré la notation directe pour chaque espèce de sa composition stomatique, plutôt qu'une indication au sein d'un tableau de l'abondance relative des types stomatiques comme l'ont fait MOREAU (1971), CAUWET (1976) et DECAMPS (1976), notamment, dans des buts d'analyse factorielle.

Il s'agit simplement de modes d'expression différents et il est facile de passer de l'un à l'autre. Néanmoins, cette façon de procéder définit directement pour chaque espèce sa *formule stomatique* sans qu'il soit nécessaire de recourir à un tableau.

La présence de ces stomates différents au niveau de l'épiderme d'une même plante peut être rapprochée des degrés de variations, observables pour la morphologie du pollen, au niveau d'une même préparation pour certaines espèces : dans ces espèces, la morphologie pollinique oscille autour d'un type moyen et plusieurs types stomatiques sont représentés.

### Définition du genre par les types stomatiques

Dans l'ensemble de la tribu, les espèces d'un même genre présentent, en général, des caractères stomatiques très voisins, sinon identiques. Cependant, une remarquable exception est représentée par le genre *Caucalis* dans lequel il est nécessaire de distinguer, d'une part, *Caucalis platycarpos* aux stomates essentiellement anomocytiques et anisocytiques (pl. II, 2), d'autre part, *Caucalis incognita*, *C. longisepala*, *C. pedunculata*, aux stomates très nettement diacytiques. On peut imaginer rattacher ces derniers à *Agrocharis*, par exemple, comme l'ont proposé HEYWOOD & JURY (1978).

Dans le genre *Daucus*, également, on pourrait retirer les espèces *D. glochidiatus* et *D. muricatus* dans lesquelles le type diacytique est nettement représenté, mais à peu près à égalité avec le type anisocytique mésopérigène, tandis que, dans les autres espèces, il est très nettement majoritaire.

On peut donc considérer que c'est l'homogénéité de la formule stomatique, notamment en ce qui concerne les types les plus évolués, qui confère sa valeur à un genre.

### Autres caractères utilisables pour la définition du genre : les trichomes

A l'échelle du genre, il semble que la morphologie des trichomes puisse être prise en compte. Ainsi, les genres *Ammodaucus*, *Angoseseli* ont des poils de morphologie différente de ceux des autres genres : extrémité arrondie, ornementation de fibrilles (GUYOT *et al.*, en préparation) (cf. pl. VI, 1, 2) ; les genres *Agrocharis*, *Torilis* possèdent des poils très aigus (cf. pl. VII, 7, 8) différents de ceux des genres *Caucalis* et *Orlaya* (cf. pl. VI, 7, 8).

Le genre *Astrodaucus* (cf. pl. VI, 4) se distingue du genre *Daucus* (pl. VII, 1, 3) et, au sein de ce dernier, ne peuvent être conservés ni *Daucus biseriatus* (cf. pl. VII, 4) aux poils à extrémité arrondie, ni *Daucus setifolius* (cf. pl. VII, 2) aux très longs poils cylindriques (SAENZ DE RIVAS & HEYWOOD, 1974). *D. biseriatus* ne peut sans doute pas être rattaché au genre *Pseudorlaya* contrairement à ce que propose SAENZ DE RIVAS (1974).

Les genres *Lisaea* et *Turgenia* possèdent des poils simples et d'autres complexes qui leur paraissent propres ; l'existence de deux sous-genres reste cependant justifiée (pl. VIII).

La morphologie des trichomes d'*Ammiopsis daucoides*, tout à fait comparable à ceux rencontrés chez les *Daucus*, est en faveur du rattachement de ce genre au genre *Daucus* comme le propose JURY (1978b).

Des distinctions génériques peuvent donc être fondées sur la morphologie des trichomes : forme générale, extrémité, base, ornementation visible en microscopie photonique. Les variations dont ils sont l'objet ne peuvent, en l'état actuel de nos connaissances, être utilisées à l'échelle d'une définition d'espèce, ni à l'échelle d'une définition de la tribu.

### Définition de la tribu par les types stomatiques

La tribu des Caucalideae apparaît très hétérogène par les diagnoses stomatiques représentées dans les différentes espèces et, par conséquent, ne peut être considérée comme un bon groupement si l'on se réfère à la définition du genre.

Ainsi, les types anomocytiques et anisocytiques mésopérigènes sont seuls représentés chez *Kozlovia paleacea*, *Turgeniopsis foeniculacea*, *Yabea microcarpa*. Ces espèces doivent, selon nous (GUYOT, 1978b ; HEYWOOD, 1978), avec *Exoacantha heterophylla* où les types

anomocytiques et anisocytiques mésopérigènes sont mêlés à des stomates anisocytiques mésogènes, être séparées des autres dans lesquelles le type diacytique est toujours présent (cf. pl. III, 5 ; pl. V, 4, 5).

Parmi les autres, une mention particulière doit être réservée à *Caucalis platycarpos* (pl. II, 2), *Angoseseli mossamedensis* (pl. I, 4) aux stomates diacytiques exceptionnels, à *Ammodaucus leucotrichus* (pl. I, 3) et à *Szovitsia callicarpa* (pl. IV, 5) où apparaissent des stomates anisocytiques mésogènes plus nombreux que les diacytiques.

D'autre part, il faut aussi distinguer les *Aphanopleura* (pl. I, 5), *Psammogeton* (pl. IV, 2) et *Astrodaucus* (pl. II, 1) aux stomates diacytiques minoritaires mêlés à d'exceptionnels anisocytiques mésogènes.

Enfin, pour les espèces restantes où la présence des stomates diacytiques est importante, il faut rapprocher : *Artemia* (pl. I, 6), *Cuminum* (pl. II, 5), peut-être certains *Daucus* (*D. glochidiatus*, *D. muricatus*) et *Torilis* (pl. IV, 6) où des stomates non diacytiques (anisocytiques mésopérigènes) sont encore abondants ; tandis que, dans les autres genres : *Agrocharis* (pl. I, 1), *Ammiopsis* (pl. V, 6) (rattaché à *Daucus* par JURY en 1978b), *Chaetoscadium* (pl. II, 3), *Daucus* (pl. III, 1, 2, 3, 4) (sauf les espèces indiquées plus haut), *Lisaea*, *Orlaya* (pl. III, 6), *Pachytaenium* (pl. IV, 1) *Pseudorlaya* (pl. IV, 4) et *Turgenia* (pl. V, 1, 2, 3), le type diacytique est pour ainsi dire le seul représenté.

*Une espèce, nous l'avons vu, possède une formule stomatique caractéristique* ; de façon analogue, un genre doit présenter sinon une formule stomatique rigoureusement identique, au moins les stomates les plus abondants du même type ; quant au groupement de niveau supérieur, sous-tribu ou tribu, la définition peut être plus large mais doit éviter de regrouper des espèces pour lesquelles les formules stomatiques présentent des stomates majoritaires évolués de types différents. Il faut tenir compte (GUYOT, 1966, 1971a, b ; GORENFLOT & MOREAU, 1971 ; MOREAU, 1971, DECAMPS, 1976) des stomates les plus évolués, même s'ils sont peu nombreux, voire exceptionnels, de façon à éviter de regrouper des espèces à tendances évolutives différentes et de façon aussi à placer ensemble des genres à stomates évolués et sans stomates évolués.

### Définition palynologique de l'espèce

Une espèce génétiquement stable se caractérise par l'un des cinq types polliniques fondamentaux observés chez les Ombellifères (Rh, C, O, Rg, E) (cf. tabl. IV), et par un ensemble de caractères morphologiques et de valeurs statistiquement stables : taille du pollen (P et E) ; épaissement de l'exine toujours dans les mêmes zones (en ZP, en ZZ, en ZE)<sup>1</sup>, ou exine d'épaisseur constante ; longueur de l'ectoaperture ; forme de l'endoaperture. De même, les caractères ultrastructuraux de l'exine sont constants : tectum simple ou structuré, columelles simples ou digitées, surface tectale<sup>2</sup> perforée, cérébroïde, rugulée, striée-rugulée, striée, perforée d'ordre 2.

Si l'on considère le tableau IV, on constate que certaines espèces semblent très comparables ; néanmoins, elles peuvent se différencier par les caractères de la surface tectale :

1. ZP = zone polaire ; ZZ = zone subpolaire ; ZE = zone équatoriale.

2. Au niveau de la surface tectale, les comparaisons doivent se faire toujours dans des zones comparables, car le plus souvent les caractéristiques de la surface tectale sont différentes suivant la zone considérée. Mais, quand les comparaisons sont bien faites, la surface tectale est un excellent caractère spécifique.

TABLEAU IV.

s/tribus	ARTEDIEAE (L)	AGROCHARIDEAE (L)	DAUCEAE (L)			CAUCALIDEAE (L)	TURGENIEAE (R)		
type pol. (M.Ph.)	SUBRHOMBOÏDAL (R <sub>b</sub> )	OVALE (O)	SUBRECTANGULAIRE (R <sub>g</sub> )			ÉQUATORIALO-CONSTRICTÉ (Ec)			
(M.Ph.)	Ectoaperture longue ou subterminale			Ectoaperture moyenne ou courte					
(M.E.B.)	Surf. tectale perforée à cérébroïde			SANS COLUMELLES TECTALES Surface tectale rugulée à striée-rugulée à striée à E ou Z			AVEC COLUMELLES TECTALES Surf. tectale microperforée (ordre 4)		
(M.Ph.)	éE = éZ	éZ > éE	éZ > éE	éZ = éE	éE > éZ				
P/E < 1,5	Artedia squamata (17x15)			COLUMELLES DROITES			EQUATORIALES DIGITES		
1,5 < P/E < 2	<i>Daucus pusillus</i> (27x18) <i>D. glauchidiatus</i> (28x20) <i>Agrocharis</i> <i>melanantha</i> (30x20) <i>A. incognita</i> (31x22) <i>A. pedunculata</i> (40x24)			<i>Torilis tenella</i> (24x13) <i>Cuminum</i> <i>boreoscowii</i> (33x18)			<i>Turgenia</i> subg. <i>Lisaea</i> <i>papyracea</i> (64x35) <i>Turgenia</i> subg. <i>Turg.</i> <i>latifolia</i> (64x40) <i>Turgenia</i> subg. <i>Lisa</i> <i>heterocarpa</i> (74x40)		
> 2	<i>Aphanopeltis</i> <i>capitifolia</i> (25x12) <i>A. leptoclada</i> (26x12) <i>Torilis</i> <i>japonica</i> (26x11) <i>A. brevisepta</i> (27x12) <i>Torilis</i> <i>arvensis</i> (28x13) <i>Cuminum</i> <i>cuminum</i> (30x15) <i>Daucus</i> <i>blanchei</i> (30x14) <i>Daucus</i> <i>duriuscula</i> (30x14) <i>Panmogon</i> <i>caneescens</i> var. <i>caneescens</i> (31x15) <i>P. caneescens</i> var. <i>cabuli</i> <i>cue</i> (31x15) <i>P. caneescens</i> var. <i>bitternus</i> (32x15) <i>A. trachycarpa</i> (32x16) <i>P. caneescens</i> var. <i>buergeri</i> <i>renensis</i> (33x15) <i>Pseudorlaya</i> <i>pumila</i> ssp. <i>microcarpa</i> (33x14) <i>Daucus</i> <i>sibiricus</i> (35x16) <i>Szovitsia</i> <i>callicarpa</i> (35x15) <i>Ammodaucus</i> <i>leucotrichus</i> (36x17) <i>Daucus</i> <i>syrticus</i> (36x15) <i>Astrodaucus</i> <i>orientalis</i> (37x15) <i>A. persicus</i> (38x16) <i>Turgeniopsis</i> <i>foeniculacea</i> (38x19) <i>Daucus</i> <i>crinitus</i> (46x20) <i>D. setifolius</i> (40x16) <i>D. guttatus</i> (40x20)			<i>Exacantha</i> <i>heterophylla</i> (27x12) <i>Torilis</i> <i>urucuca</i> (26x12) <i>Daucus</i> <i>carota</i> (27x12) <i>Tachycentrum</i> <i>mirabile</i> (31x16) <i>Torilis</i> <i>leptophylla</i> (32x16) <i>T. Leptocarpa</i> (32x14) <i>Daucus</i> <i>maritimus</i> (33x14) <i>Kozlovia</i> <i>palaeacea</i> (35x15) <i>Ammiopsis</i> <i>aristidis</i> (37x17) <i>Daucus</i> <i>bicolor</i> (40x21)			<i>Chaetosriadium</i> <i>trichospermum</i> (29x12) <i>Daucus</i> <i>tenuductus</i> (50x21) <i>Orlaya</i> <i>daucoidea</i> (55x22) <i>Orlaya</i> <i>grandiflora</i> (60x25)	<i>Caucalis</i> <i>platycarpus</i> (48x21) <i>Orlaya</i> <i>daucoidea</i> (55x22) <i>Turgenia</i> subg. <i>Lisaea</i> <i>strigosa</i> (70x35)	

ainsi, par exemple, *Daucus blanchei* et *Daucus durieua*; *Agrocharis melanantha* (pl. IX, 7 et 11) et *A. incognita*.

Deux des quatre variétés de *Psammogeton* (*cabulicus* et *canescens*) (pl. XII, 1 à 5 et 16 à 20) n'ont aucun caractère palynologique qui les différencient; les deux autres variétés se distinguent par une valeur de l'axe polaire P légèrement plus élevée (var. *biternatus* et var. *buschirensis*) (pl. XII : 6 et 12). Alors que les trois espèces d'*Aphanopleura* (*capillifolia*, *leptoclada*, *breviseta*) ont des caractères palynologiques pratiquement semblables, *A. trachycarpa* a une valeur de P. nettement plus élevée (pl. X, 1 à 10).

L'espèce *Torilis tenella* (pl. IX, 8) se différencie bien des autres espèces de *Torilis* étudiées (pl. XIII, 1 à 11) par une valeur du rapport P/E plus faible; il en est de même de l'espèce *Cuminum boszczovii* (pl. IX, 12 à 15) par rapport aux deux autres espèces de *Cuminum* observées (pl. XI, 6 à 11; XIII, 12).

Enfin, des espèces de genres différents semblent très proches par certains caractères palynologiques; c'est le cas, par exemple, de *Cuminum setifolium*, *Torilis nodosa*, *Daucus carota* (pl. XIII, 12, 14 à 18; pl. XIV, 16 à 19) qui arrivent néanmoins à se différencier par l'épaisseur du tectum, la surface tectale, la forme de l'endoaperture; il en est de même pour *Daucus sahariensis*, *Szovitsia callicarpa* (pl. XI, 17 à 22), *Daucus muricatus* (pl. XIII, 19 à 22) et *Torilis leptocarpa* (pl. XIV, 11).

Pour une même espèce, l'épaisseur de l'exine est généralement constante et présente des maximums toujours dans les mêmes zones. Mais il a été observé quelques différences, notamment au niveau de l'épaisseur du tectum chez des échantillons de provenance écologique différente; ainsi, par exemple, les échantillons de *Torilis nodosa*, en provenance d'Afrique du Nord, ont un tectum sensiblement plus épais que les échantillons français.

La majorité des espèces étudiées (soit 40 sur 55) se regroupe autour du type pollinique subrectangulaire (Rg), cinq présentent un pollen de type ovale (O), neuf espèces ont un pollen de type équatorialo-constricte (E) et, enfin, une seule espèce possède un pollen de type subrhomboïdal (Rh).

Le groupement étudié est très représentatif de la répartition des types polliniques chez les Ombellifères, répartition indiquée dans des travaux antérieurs (CERCEAU-LARRIVAL, 1967). Quelques espèces peuvent montrer une variation pollinique plus ou moins importante, oscillant autour d'un type. C'est le cas de certains hybrides provoqués, comme les cultivars de *Daucus carota* et des taxons en voie de différenciation (spéciation): *Daucus*<sup>1</sup>, *Turgenia*, *Lisaea*.

### Définition palynologique du genre

Un bon groupement, au niveau générique, est caractérisé par l'un des cinq types polliniques fondamentaux, avec un ensemble de corrélations de caractères (forme de l'endoaperture, structure de l'exine) (cf. tabl. V).

Comme il l'a été déjà dit (CERCEAU-LARRIVAL, 1962 : 123), le type du pollen, donné par le contour interne de l'endexine, définit parfaitement un « bon » genre; il est constant pour toutes les espèces du même genre. Toutes les espèces d'un « bon » genre ont non seu-

1. Au niveau du genre *Daucus*, nous avons une approche palynologique et phytodermologique de la spéciation possible qui fera l'objet d'une publication ultérieure.

lement le même type fondamental de pollen mais, souvent, les mêmes nuances à l'intérieur du type fondamental.

Certains genres regroupant un grand nombre d'espèces (*Daucus*<sup>1</sup>, *Torilis*, par exemple) ont un type Rg fondamental représentatif du genre, avec des espèces se différenciant par des nuances apportées par la taille du pollen, le niveau de l'épaississement de l'exine, la surface tectale, mais certaines espèces ont un pollen de type différent ; ainsi, *Daucus pusillus* et *D. glochidiatus* ont un pollen de type ovale, ce qui les rapproche des *Agrocharis*, et *Daucus tenuisectus* a un pollen équatorialo-constricté, ce qui rapproche cette espèce des genres *Chaetosciadium*, *Caucalis* et *Orlaya*.

TABLEAU V.

TYPES : SURRHOMBOIDAL		OVALE	SUBRECTANGULAIRE		ÉQUATORIALO-CONSTRICTE		
		Ectoaperture longue ou subterminale	Ectoaperture moyenne ou courte				
		SANS COLUMELLES TECTALES			AVEC COLUMELLES TECTALES		
		Surface tectale perforée à cérébroïde		Surface tectale rugulée à striée-rugulée à striée à E ou Z		Surface tectale microporée (perforations ordre 2)	
P/E		E = Z	Z > E	Z = E	E > Z		
< 1,5	<i>Artedia</i>					Columelles équatoriales droites	Columelles équatoriales digitées
1,5 < P/E < 2	<i>Agrocharis</i>	<i>Daucus</i> sect. <i>Leptodaucus</i> sect. <i>Anisactis</i> pp.		<i>Torilis</i> pp.	<i>Cuminum</i> pp.		<i>Turgenia</i> s/g <i>Lisaea</i> pp. s/g <i>Turgenia</i>
P/E > 2		<i>Ammodaucus</i> <i>Aphanopleura</i> <i>Pistodaucus</i> <i>Cuminum</i> pp. <i>Daucus</i> sect. <i>Daucus</i> et <i>Anisactis</i> pp. <i>Psammogoton</i> <i>Pseudorlaya</i> <i>Savittia</i> <i>Torilis</i> pp.	<i>Cuminum</i> pp. <i>Daucus</i> sect. <i>Platyspermum</i> et <i>Pseudoplatys</i> <i>Kostovia</i>	<i>Angosetia</i> <i>Daucus</i> sect. <i>Daucus</i> pp. et <i>Chrysodaucus</i> <i>Exoacantha</i>	<i>Chonetes</i> <i>Daucus</i> sect. <i>Daucus</i> pp.	<i>Caucalis</i> <i>Orlaya</i>	<i>Turgenia</i> s/g <i>Lisaea</i> pp.
• Les columelles subpolaires peuvent être digitées							

### Définition palynologique de la tribu

Il a déjà été proposé (CERCEAU-LARRIVAL, 1962 : 126) que tout bon groupement, à l'échelle des tribus, doit avoir une amplitude de variation du rapport P/E faible, et un même type pollinique.

1. Cf. note 1 page précédente.

Les résultats obtenus sont réunis dans le tableau IV. Ils aboutissent à la proposition de cinq groupements<sup>1</sup>, si l'on tient compte de la lignée cotylédonaire<sup>2</sup>, et de la définition donnée au début du paragraphe.

#### LIGNÉE L

Pollen Rh :  $1 < P/E < 1,5$

##### ARTEDIEAE

*Artedia*

Pollen O :  $1,5 < P/E < 2$

##### AGROCHARIDAE

*Agrocharis*

*Daucus* pp.

Pollen Rg :  $P/E \geq 2$

##### DAUCEAE

*Angoseteli*

*Aphanopleura*

*Astrodaucus*

*Daucus* pp.

*Kozlovia*

*Pachytaenium*

*Psammogeton*

*Torilis*

Pollen E :  $P/E > 2$

##### CAUCALIDEAE

*Caucalis*

*Daucus tenuisectus*

*Chaetosciadium*

*Orlaya*

#### LIGNÉE R

Pollen E :  $1,5 \leq P/E \leq 2$

##### TURGENIEAE

Subgenus *Turgenia* : *T. latifolia*

subgenus *Lisaea* : *L. heterocarpa*, *L. papyracea*, *L. strigosa*.

D'autres subdivisions peuvent être également proposées d'après le type du cotylédon (tabl. VI) (limbe linéaire, allongé-lancéolé pour la lignée L, limbe arrondi, ovale ou oblong, ovale-lancéolé pour la lignée R), le type de la feuille primordiale (FI) (tabl. VII).

Récemment (CERCEAU-LARRIVAL, 1979), une classification évolutive des Ombellifères a été proposée au niveau des sous-familles à l'intérieur de deux grandes lignées cotylédonaires.

1. La dénomination des groupements est faite d'après le genre estimé le plus représentatif.

2. Deux lignées cotylédonaires ont été observées chez les Ombellifères (CERCEAU-LARRIVAL, 1962) : les lignées L (linéaire) et R (ronde). Les caractères polliniques ont été mis en corrélation avec les caractères offerts par la plantule.

TABLEAU VI. — Classification des Caucalideae  
d'après la forme du limbe cotylédonaire.

SÉRIE COTYLÉDONAIRE RONDE (R)

LIMBE ARRONDI

LIMBE OVALE OU OBLONG

LIMBE OVALE-LANCEOLE

- Turgenia*  
subgenus *Turgenia latifolia*  
*Turgenia*  
subgenus *Lisaea papyracea*  
*Lisaea strigosa*

SÉRIE COTYLÉDONAIRE LONGUE (L)

LIMBE LINEAIRE

LIMBE ALLONGE-LANCEOLE

- Agrocharis incognita*  
*Ammodaucus leucotrichus*  
*Artedia squamata*  
*Astrodaucus littoralis*  
    *orientalis*  
*Chaetosciadium trichospermum*  
*Cuminum cyminum*  
*Daucus aureus*  
    *bicolor*  
    *erinitus*  
    *durieua*  
    *glochidiatus*  
    *muricatus*  
    *pusillus*  
    *syrtacus*  
*Torilis leptophylla*  
    *nodosa*  
    *tenella*  
  
*Agrocharis melanantha*  
*Caucalis platycarpos*  
*Daucus tenuisectus*  
*Orlaya daucoides*  
    *daucoelaya*  
    *grandiflora*  
*Pseudorlaya pumila*  
*Torilis arvensis*  
    *japonica*

TABLEAU VII. — Classification des Caucalideae  
d'après le type de la première feuille primordiale (FI).

SÉRIE COTYLÉDONAIRE RONDE (R)

FI entière ---	FI découpée 1 - 3n	TERNATISEQUEE		
		→	PENNATISEQUEE	→ BIPENNATISEQUEE
		<i>Agrocharis</i> <i>incognita</i>	<i>Agrocharis</i> <i>melanantha</i>	<i>Orlaya</i> <i>daucorlaya</i>
		<i>Ammodaucus</i> <i>leucotrichus</i>	<i>Artedia</i> <i>squamata</i>	
		<i>Chaetosciadium</i> <i>trichospermum</i>	<i>Astrodaucus</i> <i>littoralis</i>	
		<i>Cuminum</i> <i>cyminum</i>	<i>orientalis</i>	
		<i>Daucus</i> <i>carota</i>	<i>Caucalis</i> <i>platycarpos</i>	
		<i>crinitus</i>	<i>Daucus</i>	
		<i>durieua</i>	<i>aureus</i>	
		<i>glochidiatus</i>	<i>bicolor</i>	
		<i>pusillus</i>	<i>muricatus</i>	
		<i>syrtacus</i>	<i>tenuisectus</i>	
		<i>Torilis</i>	<i>Orlaya</i>	
		<i>arvensis</i>	<i>grandiflora</i>	
		<i>japonica</i>	<i>Pseudorlaya</i>	
		<i>leptophylla</i>	<i>pumila</i>	
		<i>nodosa</i>	<i>Torilis</i>	
			<i>tenella</i>	

SÉRIE COTYLÉDONAIRE LONGUE (L)

lédonaires (L et R). Cette classification est basée sur le type de la feuille primordiale dans les trois grands modes de développement observés ; elle est étayée sur les caractères offerts par le pollen (actuel et fossile).

Voici où se situeraient les cinq groupements palynologiques proposés :

LIGNÉE L

sous-famille des Bupleuroideae  
sous-famille des Hohenackerioideae  
Artedieae Rh  
Agrocharoideae O  
Dauceae Rg  
Caucalideae E

LIGNÉE R

sous-famille des Azorelloideae  
sous-famille des Eryngioideae  
sous-famille des Steganotaenioideae  
Turgenieae E

HYPOTHÈSES PHYLOGÉNIQUES

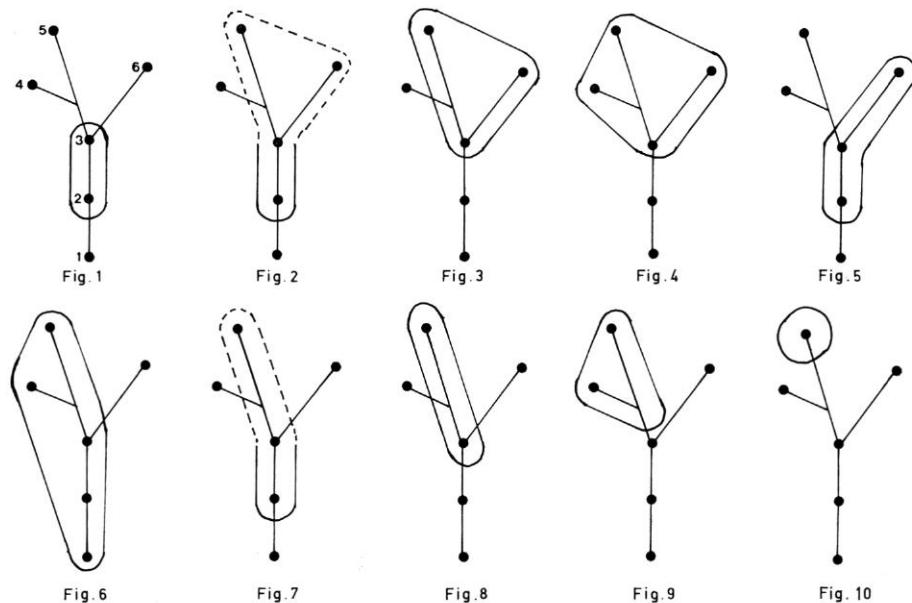
La caractérisation proposée des différentes espèces par le type pollinique et les types stomatiques peut également être utilisée à des fins phylogéniques. En effet, les formes du pollen comme les types stomatiques ont été reliés entre eux selon un ordre qui repose sur des données ontogéniques (GUYOT, 1966 ; HUMBERT, 1977 ; CERCEAU-LARRIVAL, 1979 ; CERCEAU-LARRIVAL & ROLAND-HEYDACKER, 1978), ultrastructurales (CERCEAU-LARRIVAL & ROLAND-HEYDACKER, 1976), biogéographiques (CERCEAU-LARRIVAL, 1968, 1973, 1974) et fossiles (GRUAS-CAVAGNETTO & CERCEAU-LARRIVAL, 1978.) Cet ordre permet donc, sur chacun de ces plans, de classer les espèces selon leur ordre phylogénique.

INTÉRÊT DES TYPES STOMATIQUES

Le classement qui repose sur les types stomatiques fait apparaître *tout l'intérêt des espèces à types stomatiques multiples*, au niveau desquelles se trouvent en quelque sorte *matérialisées les tendances évolutives* réalisées chez les espèces où les types stomatiques évolués sont seuls représentés (cf. tabl. VIII).

Le polymorphisme stomatique prend alors une signification tout à fait remarquable et fournit des sortes de clichés instantanés du cours de l'évolution qui, à partir d'espèces à épidermes à stomates très primitifs, a donné naissance à des espèces à stomates très évolués. Les clichés montrent, d'ailleurs, une extrême variété, accentuée encore, si l'on tient compte de la taille des cellules de garde, témoin, au niveau de chaque diagnose stomatique, d'une sorte de microévolution comparable à celle indiquée par la taille des pollens ; cette variété témoigne sans doute à la fois des différents niveaux atteints par cette évolution et des différentes voies suivies. On peut penser qu'il s'agit soit d'une rémanence au niveau des plantes actuelles de caractères ancestraux, soit de l'annonce, au niveau de plantes actuelles, de caractères qui s'accentueront dans les espèces futures.

TABLEAU VIII. — Réalisation de différents types de diagnose stomatique chez les Caucalideae.



Un certain nombre de remarques peuvent être, d'ores et déjà, formulées à propos de cette représentation de la présence des types stomatiques dans une espèce donnée. Il est relativement facile de placer à un niveau d'évolution les espèces possédant des stomates d'un seul type ; elles apparaissent en tout cas bien distinctes les unes des autres lorsque les types représentés sont différents. Par contre, l'établissement du niveau évolutif est délicat pour des espèces à stomates de types multiples comportant, notamment, des stomates anisocytiques mésopéridèles ; leur niveau ne peut être simplement celui du type le plus abondamment représenté, ni celui des types les plus évolués : ces derniers indiquent des tendances évolutives entre lesquelles un choix sera ultérieurement établi, puisqu'il n'existe pas de plantes chez lesquelles, par exemple, sont représentés à égalité et en abondance des stomates diacytiques et anisocytiques mésogènes. C'est le cas des espèces comptant des stomates anisocytiques mésopéridèles abondants. Il est remarquable que ces stomates soient généralement accompagnés de stomates de types différents, ce qui contribue à leur accorder un rôle de carrefour, sans doute mérité en raison du caractère d'instabilité qu'ils présentent entre les stomates mésogènes à deux cellules compagnes ou ceux à trois cellules compagnes.

Cependant, ces espèces à types stomatiques multiples sont celles qui expriment les caractères les plus complexes puisqu'elles représentent une synthèse, complète parfois, de tous les types qui peuvent se rencontrer dans une famille. Il ne faut donc pas assimiler de manière schématique complexité à caractère évolué ou simplicité à caractère primitif, et cela même sans faire appel à des notions d'évolution régressive : le passage des espèces

à stomates anomocytiques à des espèces à stomates diacytiques se fait par des espèces dont l'épiderme peut présenter un mélange complexe de types stomatiques différents.

L'instabilité de ces espèces intermédiaires, leur caractère dynamique, peuvent être schématiquement représentés par un graphique stylisant les relations déjà établies (cf. tabl. VIII).

Une espèce stable, évoluée ou non, est représentée par une portion de droite relativement courte (cf. tabl. VIII, fig. 1, 10).

Une espèce intermédiaire, en équilibre, en cours d'évolution, est représentée par plusieurs points reliés par plusieurs portions de droites (tabl. VIII, fig. 3, 6, 9).

Il peut être intéressant de remarquer qu'une représentation schématique analogue a été utilisée pour l'établissement de relations intergénériques sur des bases phytochimiques (MOLHO & coll., 1971 ; CARBONNIER & coll., 1978).

#### **Extension à d'autres familles**

Une telle conception de la définition stomatique d'une espèce, d'un genre, d'une tribu ou d'une famille peut être étendue à d'autres familles.

Ainsi, les travaux de GORENFLOT & MOREAU (1971) sur les Saxifragacées, de DECAMPS (1976) sur les Renonculacées, de BESSIS & GUYOT (1973, 1978) sur les Solanacées, révèlent les mêmes caractères que nous avons décrits chez les Ombellifères et laissent supposer qu'un traitement analogue peut être proposé pour établir au sein de ces groupes des divisions systématiques et des relations phylogéniques qui sont en accord avec celles établies avec d'autres critères. On peut penser que, avec des variations différentes, les recherches de TOMLINSON (1974) s'intègrent dans ce cadre pour les monocotylédones.

Il serait bon que des recherches systématiques soient entreprises dans d'autres familles, dans le même esprit, de façon à valoriser l'utilisation des types stomatiques et ne pas simplement les présenter comme des données à caractère anecdotique, en s'attachant éventuellement à certaines de leurs variations (stomates accolés, réduits à une cellule mère ou à une cellule de garde...) qui n'ont qu'une signification très banale et révèlent des potentialités cellulaires qu'on peut mettre en évidence, au niveau de n'importe quel type stomatique, par la voie de la pathologie expérimentale et notamment par les traitements à la colchicine (GUYOT, 1964, 1970 ; HUMBERT, 1977).

#### **Conclusion sur l'intérêt des types stomatiques**

L'exploitation des stomates et la reconnaissance des différents types que l'on peut observer montrent clairement qu'une espèce donnée peut être définie non pas forcément par un type de stomates, comme dans les cas les plus simples, mais par la présence simultanée de plusieurs types qui, d'ailleurs, apparaissent selon un ordre privilégié (HUMBERT & GUYOT, 1973 ; HUMBERT, 1977).

Le mélange de différents types se trouve être alors une sorte d'*indicateur dynamique des tendances évolutives de l'épiderme considéré*. Certaines espèces à stomates tous primatifs, anomocytiques ou anisocytiques mésopérigènes, peuvent être considérées comme représentantes des souches à partir desquelles se sont différenciées des espèces à stomates tous évolués, du type diacytique mésogène, par exemple ; les espèces présentant un mélange de types peuvent jouer le rôle de témoins intermédiaires de cette évolution.

On peut penser que si l'étude des types stomatiques présente un tel intérêt c'est qu'en fait les types correspondent à une *expression génotypique* non modifiable par le milieu extérieur et que leur définition repose sur une analyse ontogénique qui permet de les relier entre eux d'une façon qui n'est pas arbitraire.

#### INTÉRÊT DES TYPES POLLINIQUES

Les résultats obtenus présentés dans les tableaux IV et V sont donnés dans l'ordre phylétique ; la filiation proposée est : pollen subrhomboïdal (très primitif) → pollen subcirculaire (primitif) → pollen ovale (moyennement évolué) → pollen subrectangulaire (évolué) → pollen équatorialo-constricté (très évolué). Cette filiation est étayée par l'ensemble des résultats palynologiques obtenus à ce jour (CERCEAU-LARRIVAL, 1962, 1967, 1968, 1971a et b, 1973, 1974, 1979) ; CERCEAU-LARRIVAL & ROLAND-HEYDACKER, 1976, 1978 ; GRUAS-CAVAGNETTO & CERCEAU-LARRIVAL, 1978 ; RCP 286, 1974).

La classification proposée (§ Définition palynologique de la tribu) qui découle de ces tableaux est donc une classification évolutive.

Quatre des cinq types polliniques présents chez les Ombellifères se retrouvent dans cette tribu des Caucalideae : Rh, O, Rg, E. Cette tribu correspond, d'une part, à un ensemble phylétique représentatif pour la lignée cotylédonaire longue (cf. tabl. IV), puisque ces quatre types polliniques y sont représentés donnant quatre tribus palynologiques : Artedieae (Rh), Agrocharideae (O), Daucaceae (Rg), Caucalideae (E), d'autre part, pour la lignée cotylédonaire ronde, à un ensemble réduit au groupe très évolué des *Turgenia*, à pollen équatorialo-constricté qui forme une tribu palynologique (*Turgenieae*).

Des pollens fossiles d'Ombellifères de types Rh, C et O ayant été trouvés dans des sédiments paléogènes (GRUAS-CAVAGNETTO & CERCEAU-LARRIVAL, 1978), on peut supposer que le genre *Artemisia*<sup>1</sup>, à pollen Rh, doit descendre d'une souche très archaïque de la lignée cotylédonaire L ; le genre *Agrocharis*<sup>2</sup>, à pollen de type O, est probablement, lui aussi, un descendant d'une souche ancienne<sup>3</sup>, ainsi que les deux espèces de *Daucus*, à pollen de type O (*D. glochidiatus*<sup>4</sup> section *Anisactis* DC, et *D. pusillus*<sup>5</sup> section *Leptodaucus* Thell.).

La majorité des taxons étudiés est caractérisée par un type de pollen Rg (qui est vraiment le type le plus représentatif des Ombellifères actuelles, notamment dans la lignée cotylédonaire L : CERCEAU-LARRIVAL, 1979).

Ces taxons doivent correspondre à un épanouissement plus récent : *Ammodaucus*,

1. Genre monospécifique de l'est du bassin de la Méditerranée, à aire assez restreinte. Les recherches pluridisciplinaires de la RCP 286 ont montré la difficulté de situer ce genre : la phytochimie et la palynologie sont en accord pour indiquer un niveau très primitif, alors que les caractères des fruits, des stomates et des plantules sembleraient en faveur d'un niveau évolutif plus élevé.

2. Genre généralement considéré comme inclus dans le genre *Caucalis* L. (JACQUES-FELIX, 1970), mais HEYWOOD (1972) et HEYWOOD & JURY (1978), d'après les caractères morphologiques et anatomiques du fruit, ont montré qu'il en était bien distinct ; le genre *Agrocharis* renfermerait quatre espèces rencontrées dans les montagnes d'Afrique tropicale, avec un type de pollen (O) qui les distinguent nettement de celui observé chez *Caucalis platycarpos* (E).

3. D'après JACQUES-FELIX (1970), l'espèce *A. melanantha* des montagnes du Cameroun aurait une origine paleosubtropicale nord (berceau paléoméditerranéen).

4. Cette espèce se trouve actuellement localisée en Australie et en Nouvelle-Zélande et une révision systématique devrait permettre de la distinguer du genre *Daucus* à pollen (Rg).

5. Cette espèce se rencontre au Chili, au sud de l'Amérique du Sud, à l'ouest de l'Amérique du Nord, à l'est de la Floride et en Caroline du Nord ; il serait également intéressant d'en faire une révision systématique approfondie.

*Angoseseli, Aphanopleura, Astrodaucus, Chaetosciadium, Cuminum, Daucus, Exoacantha, Kozlovia, Pachytaenium, Psammogeton, Pseudorlaya, Szovitsia, Torilis, Turgeniopsis*<sup>1</sup>. L'ensemble de ces taxons présente généralement des adaptations à des conditions xérophytiques, qui se traduisent au niveau du pollen par des épaississements de l'ectexine (en Z ou E) et par un tectum très important pouvant devenir structuré (CERCEAU-LARRIVAL & ROLAND-HEYDACKER, 1978 ; ROLAND-HEYDACKER & CERCEAU-LARRIVAL, 1978).

Des études de paléopalynologie en cours (GRUAS-CAVAGNETTO & CERCEAU-LARRIVAL, à paraître) permettront, nous l'espérons, de situer dans les temps géologiques l'apparition des Ombellifères à pollen subrectangulaire (Rg).

Quant aux taxons à pollen équatorialo-constricte (E), aussi bien dans la lignée cotylédonaire longue (*Chaetosciadium*, l'espèce *Daucus tenuisectus*, *Caucalis*, *Orlaya*), que dans la lignée ronde (*Turgenia* subgenus *Turgenia* et *Turgenia* subgenus *Lisaea*), il se trouvent tous localisés dans le bassin de la Méditerranée qui correspond à un centre de différenciation actuel de la famille (CERCEAU-LARRIVAL, 1971b).

### Conclusion sur l'intérêt des types polliniques

L'utilisation des types polliniques repose sur des caractères morphologiques du gamétophyte non affectés par le milieu extérieur et qui, comme dans le cas précédent, correspondent à des étapes ontogéniques. Les types polliniques sont définis chez les Ombellifères par le contour interne de l'endexine (CERCEAU-LARRIVAL, 1959, 1962, 1967, 1971b). La valeur de ce caractère a été confirmée par différents travaux de statistiques (VAN DER PLUYM & HIDEUX, 1977a), d'ultrastructure (CERCEAU-LARRIVAL & ROLAND-HEYDACKER, 1976), d'analyse factorielle des correspondances (VAN DER PLUYM & HIDEUX, 1977b ; HIDEUX & coll., 1978) et de palynologie fossile (GRUAS-CAVAGNETTO & CERCEAU-LARRIVAL, 1978).

Des travaux récents (CERCEAU-LARRIVAL & ROLAND-HEYDACKER, 1978) tendraient à prouver la dépendance de ce caractère (contour interne de l'endexine) du seul gamétophyte ; l'ectexine pouvant être soumise à l'influence du sporophyte par l'intermédiaire de la sporopollénine synthétisée à la surface des cellules tapétales, et il pourrait y avoir, également, une relation entre le mode de fonctionnement du tapis et la qualité du tectum (CERCEAU-LARRIVAL & coll., 1980).

### CONCLUSIONS SUR LES INTÉRÊTS CONJUGUÉS DES TYPES POLLINIQUES ET DES TYPES STOMATIQUES

Le parallélisme ainsi observé entre la valeur des types stomatiques et des types polliniques reposeraient donc sur l'expression de caractères à l'échelle cellulaire qui échappent aux contraintes extérieures et qui, au niveau d'une plante donnée, présentent un éventail de variations retracant les fluctuations de ces caractères au cours de l'évolution.

L'étude des stomates, comme celle du pollen, peut donc être présentée comme l'étude de données privilégiées dont certaines caractéristiques permettent de révéler des affinités entre des groupes systématiques allant, dans le cas présent, de l'espèce au genre et à la tribu.

1. Pour la répartition géographique de ces genres se reporter à la check-list donnée en annexe.

Il s'agit là d'une méthodologie qui n'accorde pas à priori la même valeur à tous les caractères observés, mais qui, au contraire, en privilégie certains de façon à déceler les affinités significatives entre les taxons de différents niveaux.

Par des études indépendantes des pollens et des stomates, nous avons précédemment montré l'identité des corrélations qu'on peut mettre en évidence à l'échelle de la famille des Ombellifères, ou du genre *Eryngium* (CERCEAU-LARRIVAL, 1971b). Nous venons de montrer ici que l'exploitation conjointe de l'étude du pollen et des stomates peut aboutir à la mise en évidence des mêmes corrélations au sein de la tribu des Caucalideae.

Les résultats obtenus par ailleurs dans d'autres familles (Saxifragacées, Renonculacées, Solanacées) laissent penser qu'il est désormais possible de généraliser ces résultats et de considérer que les études de palynologie et de phytodermologie méritent d'être à la base des travaux de systématique et de phylogénèse. La méthodologie qui doit être utilisée repose sur un enchaînement logique, établi sur des données ontogéniques de types, qui permet de proposer des regroupements taxonomiques et des filiations phylogéniques ; l'intérêt de l'étude de ces caractères réside dans les corrélations qui existent entre eux et dans la relative rapidité avec laquelle ils sont observés. Il faut, en effet, noter la facilité des prélèvements qui peuvent être effectués sur des matériels frais ou d'herbier.

En outre, les modalités de variations observées à l'échelle d'un échantillon permettent de moduler cette variation de façon plus subtile que la présence ou l'absence d'un caractère : dans un genre, au niveau d'une espèce, dans une espèce au niveau des individus, s'observent des variations de détail qui font qu'un type pollinique à prédominance subrectangulaire peut avoir des rappels ancestraux de tendance ovale ou, au contraire, des formes plus évoluées tendant vers un type équatorialo-constricte (NIGAUD, 1970, 1978). En ce qui concerne les stomates, cette variation se traduit également par la présence simultanée de types différents.

L'étude des pollens et des stomates permet donc de définir un niveau taxonomique dynamique qui rend compte des relations évolutives entre les espèces.

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude des types stomatiques et palynologiques dans la tribu des Caucalideae s.l. aboutit à des définitions taxonomiques qui permettent des regroupements comparables. Cependant, l'identité de certains regroupements ne doit pas laisser conclure à la superposition parfaite des données.

En effet, certaines divisions suggérées par l'utilisation du pollen, par exemple, ne se retrouvent pas par l'utilisation des stomates et réciproquement. A titre d'exemple, *Artedia* n'apparaît pas remarquable par ses stomates par rapport au groupe le plus nombreux des Dauceae, alors que le pollen lui donne une position particulière, inversement pour *Caucalis*.

Cette constatation n'enlève rien à la validité des corrélations entre caractères polliniques et stomatiques qui montrent *globalement la correspondance dans la tribu des Caucalideae s.l. entre les stomates diacytiques (5) et le pollen subrectangulaire (Rg)*.

Les variations observées par rapport à ce schéma correspondent au fait déjà remarqué : « l'évolution du type pollinique et celle du type stomatique se seraient effectuées selon les schémas proposés mais à des vitesses différentes » (GUYOT, 1966 : 270) ; le fondement des corrélations qui viennent d'être remises en évidence repose, sans doute, sur le fait que les caractères utilisés sont des données d'ordre cellulaire établies à partir d'études ontogéniques (GUYOT, 1965 ; CERCEAU-LARRIVAL & ROLAND-HEYDACKER, 1978 ; CERCEAU-LARRIVAL, 1979).

L'utilisation d'un seul ensemble de données, soit palynologiques, soit stomatiques, peut aboutir à des propositions systématiques et phylogéniques intéressantes. Il apparaît, néanmoins, que la confrontation des deux ensembles précise davantage les relations qui peuvent être établies entre les différents taxons. Cette précision peut se trouver d'ailleurs enrichie encore lorsque d'autres données (trichomes, plantules, etc.) sont apportées ; cependant, on peut craindre aussi que l'addition exagérée de données établies à une échelle autre que cellulaire, celle de l'organe ou de la plante entière, par exemple, introduise des facteurs plus superficiels qui risquent de perturber artificiellement les corrélations établies entre des caractères fondamentaux.

CHECK-LIST DES ESPÈCES D'OMBELLIFÈRES RETENUES  
TRIBU DES CAUCALIDEAE  
(Décembre 1973)

**Agrocharis** Hochst.

*melanantha* Hochst. Tropical Africa (montane)

**Ammiopsis** Boiss.

? *aristidis* Coss. ex Batt. & Trab. Algeria  
? *daucooides* (Salzm. ex DC.) Boiss. Morocco

**Ammodaucus** Coss. & Dur.

*leucotrichus* (Coss. & Dur.) Coss. & Dur.

**Angoseseli** Chiov.

*mossamedensis* (Welw. ex Hiern) C. Norman (= ? *mazzochii-alemannii* Chiov.) Angola

**Artedia** L.

*squamata* L. E. Mediterranean

**Astrodaucus** Drude

*littoralis* (Bieb.) Drude S. USSR  
*orientalis* (L.) Drude S. USSR  
*persicus* (Boiss.) Drude S. Transcaucasia and Iran

**Caucaliopsis** H. Wolff

*stolzii* H. Wolff Nyasaland

**Caucalis** L.

<i>platycarpos</i> L. (including <i>C. bischoffii</i> Kozo-Pol.)	C. and S. Europe and S. W. Asia
<i>incognita</i> C. Norman	C. Africa
<i>pedunculata</i> Baker (= <i>C. longisepala</i> Engler)	E. tropical Africa

**Chaetosciadium** Boiss.

<i>trichospermum</i> (L.) Boiss.	Levant
----------------------------------	--------

**Cuminum** L.

<i>cyminum</i> L.	C. and S. W. Asia, N. Africa and cultivated
<i>borszczowii</i> (Regel & Schmalh.) Lipsky	C. Asia
<i>setifolium</i> (Boiss.)	C. Asia, Iran

**Daucus** L.

SECTION <i>Daucus</i> (incl. section <i>Meoides</i> (Lange)	Calest.)
<i>biseriatus</i> Murb.	N. W. Africa (Sahara)
<i>blanchei</i> Reut.	Lebanon
<i>carota</i> L.	Europe, C. and S. W. Asia, N. Africa, Ethiopia, Canaries, widely introduced
<i>crinitus</i> Desf.	Spain and N. W. Africa
<i>gracilis</i> Steinh.	N. Africa
<i>guttatus</i> Sibth. & SM.	E. Mediterranean
<i>involucratus</i> Sibth. & SM.	Greece and Aegean
<i>jordanicus</i> Post	Jordan
<i>littoralis</i> Sibth. & SM.	E. Mediterranean
<i>sahariensis</i> Murb.	N. W. Africa
<i>setifolius</i> Desf.	Spain and N. W. Africa
<i>tenuisectus</i> Coss. ex Battand.	Morocco

SECTION <i>Anisactis</i> DC. (= <i>Durieu</i> Boiss. & Reuter)	
<i>duriuea</i> Lange	Spain and N. W. Africa
<i>glochidiatus</i> (Labill.) Fischer & C. A. Meyer.	Australia and New Zealand
<i>hochstetteri</i> A. Braun ex Engler	Ethiopia
<i>montanus</i> Humb. & Bonpl. ex Sprengel (= <i>D. australis</i> Poepp. ex DC.)	W., S. and C. America
<i>subsessilis</i> Boiss.	Levant and Cyprus

SECTION <i>Leptodaucus</i> Thell.	
<i>pusillus</i> Michaux (= <i>hispidifolius</i> Clos = <i>montevidensis</i> Link ex Sprengel)	Chile, S. South America, W. North America, East to Florida and N. Carolina

SECTION <i>Chrysodaucus</i> Thell.	
<i>aureus</i> Desf.	Mediterranean and Canaries

SECTION <i>Platyspermum</i> (Hoffm.) DC.	
<i>muricatus</i> (L.) L.	W. Mediterranean

SECTION <i>Pseudoplatyspermum</i> Thell.	
<i>bicolor</i> Sibth. & Sm. = <i>broteri</i> Tenore)	E. Mediterranean
<i>syrticus</i> Murb.	N. Africa

**Lisaea** Boiss.

*heterocarpa* (DC.) Boiss.  
*papyracea* Boiss.  
(incl. *L. armena* Schischkin)  
*strigosa* (Banks & Sol.) Eig  
(= *L. syriaca* Boiss.)

N. W. Iran and S. Transcaucasia  
W. Anatolia, Russia and Turkish  
Armenia

**Orlaya** Hoffm.

*daucooides* (L.) Greuter  
(incl. *O. topaliana* Beauvillard-Thessaly)  
*daucorlaya* Murb.  
*grandiflora* (L.) Hoffm.

S. Europe, S. W. Asia, N. Africa  
W. part of Balkan Peninsula, Italy  
C. and S. Europe, Transcaucasia, N. Persia

**Pachyctenium** Maire & Pamp.

*mirabile* Maire & Pamp.

Cyrenaica

**Psammogeton** Edgew.

*brevisetum* Boiss.  
*canescens* (DC.) Vatke

S. Iran  
C. Asia, Iran, Himalaya

**Pseudorlaya** Murb.

*minuscula* (Pau) Lainz  
*pumila* (L.) Grande

W. Mediterranean  
Mediterranean

**Torilis** Adans

*arvensis* (Huds.) Link

W., S. and C. Europe, C. & S. W. Asia,  
N. Africa, introduced in N. America and  
Australasia

? *chrysocarpa* Boiss. & Bal.  
? *gaillardotii* (Boiss.) Drude  
*japonica* (Houtt.) DC.

Europe, E. Asia, introduced in N. America,  
etc.

Asia Minor

S. Europe, S. W. Asia, N. Africa and Canaries  
S. W. Europe, W. Asia, N. Africa, Canaries  
China, Japan, Formosa, Korea, Pakistan,  
Nonin Is., Ryuku Is., introduced in N. America

Iran

S. Greece, S. W. Asia

S. Anatolia

Southern part of E. Europe

*leptocarpa* (Hochst.) C. C. Townsend

*leptophylla* (L.) Reichenb. f.

*nodosa* (L.) Gärtn.

*scabra* (Thunb.) DC.

*stocksiana* (Boiss.) Drude

*tenella* (Delile) Reichenb. f.

*triradiata* Boiss. & Heldr.

*ucranica* Sprengel

**Turgenia** Hoffm.

*latifolia* (L.) Hoffm.

C. and S. Europe, C. and S. W. Asia to Himalaya, India and Afghanistan, W. Africa  
Iraq

*lisaeoides* C. C. Townsend

**Turgeniopsis** Boiss.

*foeniculacea* (Fenzl.) Boiss.

S. W. Asia, Bulgaria

**Yabea** Kozo-Pol.

*microcarpa* (Hooker & Arnott) Kozo-Pol.

#### EXCLUDENDA

**Exoacantha** Labill.

*heterophylla* Labill.

E. Mediterranean

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

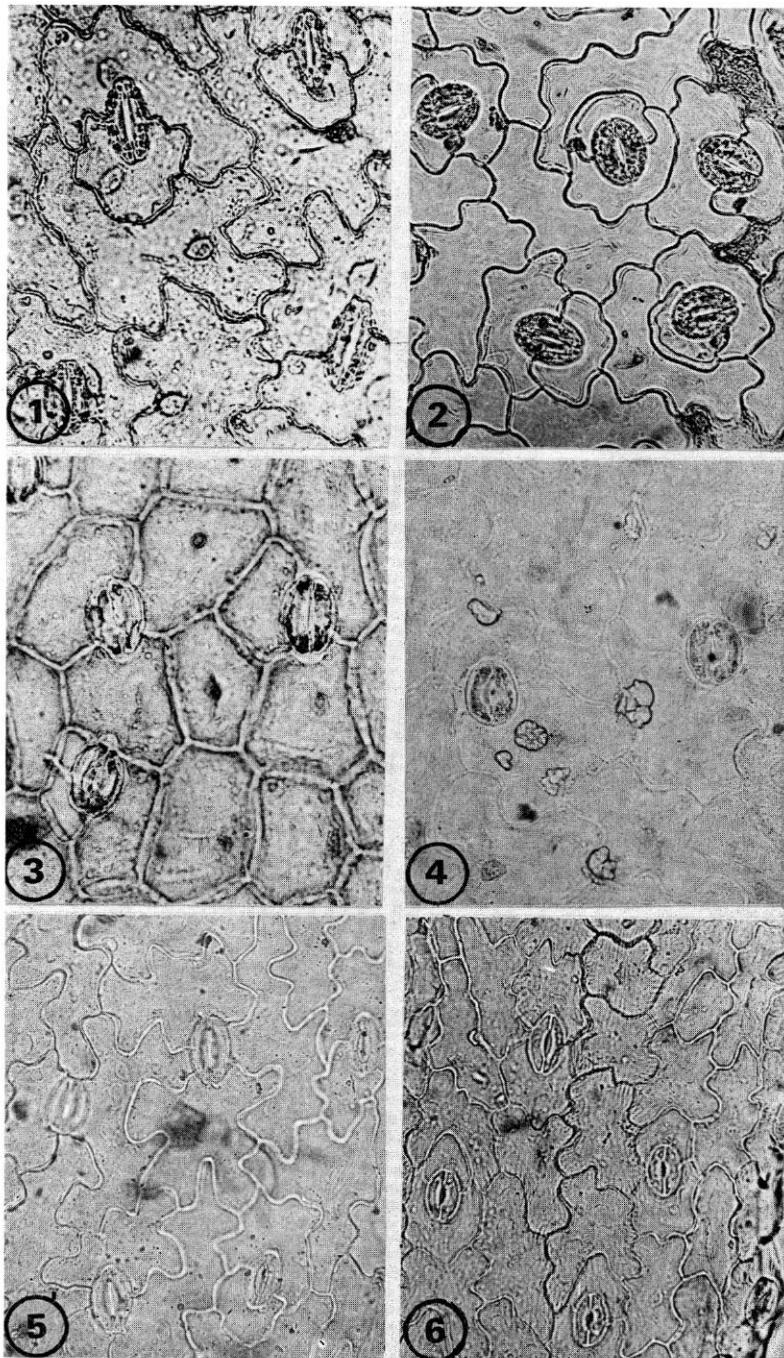
- AL ATTAR, A., 1974. — Studies in the systematic anatomy, embryology and morphology of the *Umbelliferae* tribe *Caucalideae*. Ph. D. Thesis, University of Reading.
- BESSIS, J., & M. GUYOT, 1973. — Les types stomatiques chez les Solanacées. *C. r. 96<sup>e</sup> Congr. Nat. Soc. sav.*, Toulouse, 1971, **5** : 289-298.
- BESSIS, J., & M. GUYOT, 1978. — An attempt to use stomatal characters in systematic and phylogenetic studies of the *Solanaceae*. In : The Biology and Taxonomy of the *Solanaceae*. *Linn. Soc. Symp. ser.*, n° **7** : 321-328.
- CARBONNIER, J., O. FATIANOFF, & D. MOLHO, 1978. — Phytochimie comparée des taxons rattachés à la tribu des *Peucedaneae* (*Umbelliferae-Apioideae*). *Actes du 2<sup>e</sup> Symp. Int. sur les Ombellifères* (Perpignan, 1977). « Contributions pluridisciplinaires à la Systématique » : 387-513.
- CAUWET-MARC, A. M., 1976. — Biosystématique des espèces vivaces de *Bupleurum* L. (*Umbelliferae*) du bassin méditerranéen occidental. Thèse Doct. ès Sc. Université de Perpignan, 848 p., 42 fig., 12 tabl., 40 pl., 24 cartes.
- CAUWET-MARC, A. M., J. CARBONNIER, M.-Th. CERCEAU-LARRIVAL, R. DODIN, & M. GUYOT, 1978. — Contribution pluridisciplinaire à la connaissance du genre *Bupleurum* L. *Actes du 2<sup>e</sup> Symp. Int. sur les Ombellifères* (Perpignan, 1977). « Contributions pluridisciplinaires à la Systématique » : 623-652.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., 1959. — Clé de détermination des Ombellifères de France et d'Afrique du Nord, d'après leurs grains de pollen. *Pollen Spores*, **1** (2) : 145-190.
- 1962. — Plantules et pollens d'Ombellifères. Leur intérêt systématique et phylogénique. Thèse Doct. d'État, Paris. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. B, **14** : 1-166.
- 1965. — Le pollen d'Ombellifères méditerranéennes. III. — *Scandicineae* Drude. IV. — *Douceae* Drude. *Pollen Spores*, **7** (1) : 35-62.
- 1967. — Corrélations de caractères chez les grains de pollen d'Ombellifères. *Rev. Palaeobot. Palyn.*, **4** : 311-324.
- 1968. — Contribution palynologique et biogéographique à l'étude biologique de l'Amérique australe. In : Biologie de l'Amérique Australe. CNRS : 11-197.
- 1971a. — Plantules et pollens dans le genre *Eryngium* L. Relations avec la Biogéographie. *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, **424** : 104-112.
- 1971b. — Morphologie pollinique et corrélations phylogénétiques chez les Ombellifères. In : V. H. HEYWOOD (Ed.), The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. *J. Linn. Soc. Bot.*, **64** (1) : 109-156.
- 1973. — Corrélations de caractères pour une étude biologique du genre *Eryngium* L. *C. r. 96<sup>e</sup> Congr. Nat. Soc. sav.*, Toulouse, 1971, Sciences, **5** : 451-477.

- 1974. — Palynologie et répartition des Ombellifères australes actuelles. Relations avec les géoflores Tertiaires. *Sci. Geol. Bull.* (Strasbourg, 1974), **27** (1-2) : 117-134.
- 1979. — Intérêt de l'ontogénie pour la classification évolutive d'une famille : Série foliaire des Ombellifères. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **126** (Actual. bot., 3) : 39-53.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., M. HIDEUX, L. MARCEAU, & F. ROLAND-HEYDACKER, 1970. — Cassure du pollen par les ultrasons, pour l'étude structurale de l'exine au microscope électronique à balayage. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **270** : 66-69.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., & F. ROLAND-HEYDACKER, 1976. — Ontogénie et ultrastructure de pollens d'Ombellifères. Tapis et Corps d'Ubisch. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, série D, **283** : 29-32.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., F. ROLAND-HEYDACKER, & M. C. CARBONNIER-JARREAU, 1977. — Contribution palynologique à l'étude de *Vanasushava pedata*, Ombellifère archaïque du Sud de l'Inde. *Pollen Spores*, **19** : 285-297.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., & F. ROLAND-HEYDACKER, 1978. — Apport de la palynologie à la connaissance des Ombellifères actuelles et fossiles. *Actes du 2<sup>e</sup> Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 213-229.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., L. DEROUET, & A. MUNSCH, 1980. — Primitive and advanced characters of tectum in *Umbelliferae* in relation to tapetum. *Abstract Vth international Palynological Conference*, Cambridge, juillet 1980.
- CROWDEN, R. K., J. B. HARBORNE, & V. H. HEYWOOD, 1969. — Chemosystematics of the *Umbelliferae*. A general survey. *Phytochemistry*, **8** : 1963-1984.
- DECAMPS, O., 1976. — Ontogenèse des Renonculacées. Essai d'utilisation des méthodes quantitatives. Thèse de Doctorat ès Sciences Naturelles. Toulouse.
- FRANCEY, P., 1936. — Étude de l'appareil stomatique chez les Dicotylédones dans un but taxonomique. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, **59** (239) : 1-42.
- FRYNS-CLAESSENS, E., & W. VAN COTTHEM, 1973. — A new classification of the ontogenetic types of stomata. *Bot. Rev.*, **39** (1) : 71-137.
- GORENFLOT, R., & F. MOREAU, 1971. — Types stomatiques et phylogénie des Saxifraginées (Saxifragacées). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **270** : 2802-2805.
- GRUAS-CAVAGNETTO, C., & M.-Th. CERCEAU-LARRIVAL, 1978. — Présence de pollens d'Ombellifères fossiles dans le paléogène du Bassin Anglo-Parisien : premiers résultats. *Actes du 2<sup>e</sup> Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 255-267.
- GUYOT, M., 1964. — Action de la colchicine sur le développement des stomates de *Vicia faba*. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **158** (8-9) : 1722-1724.
- 1965. — Les types stomatiques et la classification des Ombellifères. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **260** : 3739-3742.
- 1966. — Les stomates des Ombellifères. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **113** (5-6) : 244-273.
- 1970. — Action de la colchicine sur la différenciation des cellules stomatiques. In : « Colloque de Cytologie expérimentale », novembre 1969. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **117** : 229-238.
- 1971a. — Phylogenetic and systematic value of stomata of the *Umbelliferae-Caualideae*. In : The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. *J. Linn. Soc., Bot.*, **64** (1) : 199-214.
- 1971b. — Types stomatiques et biogéographie du genre *Eryngium*. *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogeogr.*, **424** : 113-125.
- 1978a. — Contribution phytodermologique (types stomatiques, morphologie des poils) à l'étude de *Vanasushava pedata* (Wight) Mukherjee et Constance, Ombellifère du Sud de l'Inde. *Revue gén. Bot.*, **85** : 11-19.
- 1978b. — Intérêt des études de phytodermologie dans la Famille des Ombellifères. *Actes du 2<sup>e</sup> Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 133-148.

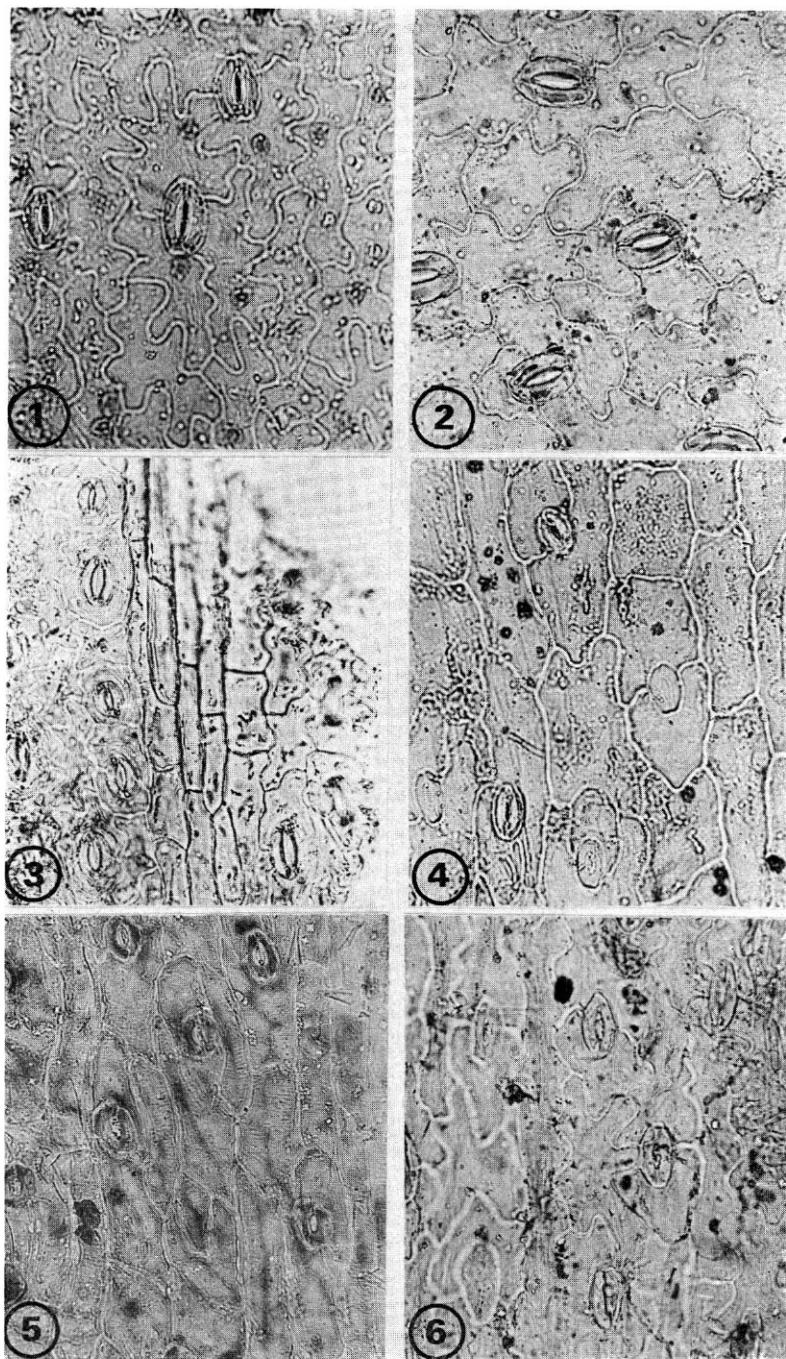
- HARBORNE, J. B., 1971. — Flavonoïd and phenylpropanoïd patterns in the *Umbelliferae*. In : The biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. *J. Linn. Soc.*, Suppl. 1, Bot., **64** : 293-314.
- 1976. — A unique Pattern of Anthocyanins in *Daucus carota* and other *Umbelliferae*. *Biochem. Syst. Ecol.*, **4** : 31-35.
- HARBORNE, J. B., & C. A. WILLIAMS, 1972. — Flavonoïd patterns in the fruits of the *Umbelliferae*. *Phytochemistry*, **11** : 1741-1750.
- HARBORNE, J. B., & L. KING, 1976. — Flavonoid Sulphates in the *Umbelliferae*. *Biochem. Syst. Ecol.*, **4** : 111-115.
- HEYWOOD, V. H., 1968. — Scanning electron microscopy and microcharacters in the fruit of the *Umbelliferae-Caucalideae*. *Proc. Linn. Soc.*, London, **179** : 287-289.
- 1971. — Chemosystematic studies in *Daucus* and allied genera. *Boissiera*, **19** : 345-347.
- 1972. — The taxonomic position of *Agrocharis* Hochst. and allied genera. *Notes R. bot. Gnd Edinb.*, **32** (2) : 211-215.
- 1978. — Multivariate taxonomic synthesis of the tribe *Caucalideae*. *Actes du 2<sup>e</sup> Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 727-736.
- HEYWOOD, V. H., & K. M. M. DAKSHINI, 1971. — Fruit structure in *Umbelliferae-Caucalideae*. In : V. H. HEYWOOD (Ed.), *The Biology and Chemistry of Umbelliferae*. Academic Press., London : 215-232.
- HEYWOOD, V. H., & S. L. JURY, 1978. — *Agrocharis*. In : E. LAUNERT (Ed.), *Flora Zambesiaca*, **4** : 572-575.
- 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<sup>e</sup> Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la Systématique » : 563-573.
- HUMBERT, C., 1977. — Recherches sur la différenciation des stomates. *Revue gén. Bot.*, **84** : 241-304.
- HUMBERT, C., & M. GUYOT, 1973. — Types stomatiques et croissance de la feuille chez *Vicia faba*. *C. r. 96<sup>e</sup> Congr. Soc. sav.*, Toulouse, 1971, **5** : 329-344.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1970. — Contribution à l'étude des *Umbellifloreae* du Cameroun. *Adansonia*, ser. 2, **10** : 35-94.
- JURY, S. L., 1978a. — Taxonomic studies in the *Umbelliferae* tribe *Caucalideae*. Thèse Ph. D. University of Reading. 417 p.
- 1978b. — Tuberculate fruits in the *Umbelliferae*, tribe *Caucalideae*. *Actes du 2<sup>e</sup> Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 149-159.
- 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 *Tetrapaenium* (DC.) Manden. *Actes du 2<sup>e</sup> Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 675-725.
- MOLHO, D., P. JÖSSANG, M. C. JARREAU, & J. CARBONNIER, 1971. — Dérivés furannocoumariniques du genre *Heracleum* et plus spécialement de *Heracleum sprenzelianum* Wight et Arn. et *Heracleum ceylanicum* Gardn ex C. B. Clarke. Étude phylogénique. In : *Biology and chemistry of the Umbelliferae*. *J. Linn. Soc.*, Suppl. 1, Bot., **64** : 337-360.
- MOREAU, F., 1971. — Apport des caractères stomatiques à la taxinomie et à la phylogénie des Saxifragées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **118** : 381-428.
- MC NEILL J., P. F. PARKER, & V. H. HEYWOOD, 1969. — A taxonomic approach to the classification of the spiny fruited numbers (tribe *Caucalideae*) of the flowering plant family *Umbelliferae*. In : A. J. COLE, *Numerical Taxonomy*. Academic Press. London & New York : 129-147.

- NIGAUD, M., 1970. — Contribution palynologique à l'étude du genre *Peucedanum* L. (*Umbelliferae*). D.E.S., Faculté des Sciences Paris.
- 1978. — Contribution palynologique à l'étude de l'espèce *Peucedanum palustre* Moench. (*Umbelliferae*). *Actes du 2<sup>e</sup> Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la Systématique » : 231-241.
- PAYNE, W. W., 1979. — Stomatal patterns in embryophytes : their evolution, ontogeny and interpretation. *Taxon*, **28** (1, 2, 3) : 117-132.
- R.C.P. 286, 1974. — Rapport d'activité (1972-1974). Document ronéotypé, 42 p.
- ROLAND-HEYDACKER, F., & M.-Th. CERCEAU-LARRIVAL, 1978. — Ultrastructure du tectum de pollens d'Ombellifères. *Grana*, **17** : 81-89.
- SAENZ DE RIVAS, C., 1974. — Datos sobre el genero *Pseudorlaya* (Murb.) Murb. (*Umbelliferae*). *An. Inst. bot. A. J. Cavanillo*, **31** (2) : 191-204.
- SAENZ DE RIVAS, C., & V. H. HEYWOOD, 1974. — Estudio preliminar sobre los *Daucus* de la España peninsular. *An. Inst. bot. A. J. Cavanillo*, **31** (1) : 97-118.
- TOMLINSON, P. B., 1974. — Development of the stomatal complex as a taxonomic character in the Monocotyledons. *Taxon*, **23** (1) : 109-128.
- VAN COTTHEM, W., 1970. — A classification of stomatal types. *J. Linn. Soc., Bot.*, **63** : 235-246.
- VAN DER PLUYM, A., & M. HIDEUX, 1977a. — Application d'une méthodologie quantitative à la palynologie d'*Eryngium maritimum* (*Umbelliferae*). *Plant. Syst. Evol.*, **127** : 55-85.
- VAN DER PLUYM, A., & M. HIDEUX, 1977b. — Numerical analysis of pollen grain populations of *Eryngium maritimum* L. (*Umbelliferae*). *Rev. Palaeobot. Palyn.*, **24** : 119-139.
- WILLIAMS, C. A., & J. B. HARBONE, 1972. — Essential oils in the spiny-fruited *Umbelliferae*. *Phytochemistry*, **11** : 1981-1987.

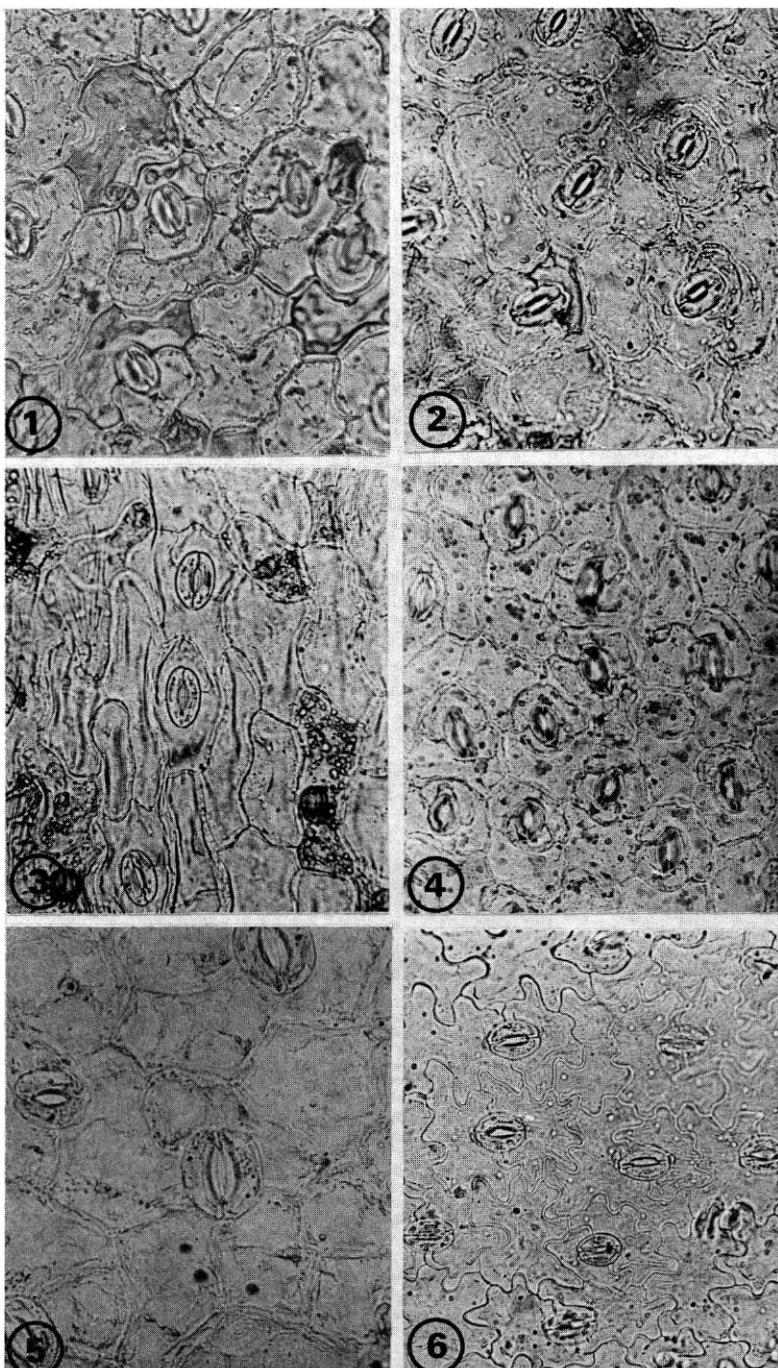
Manuscrit déposé le 17 octobre 1980.



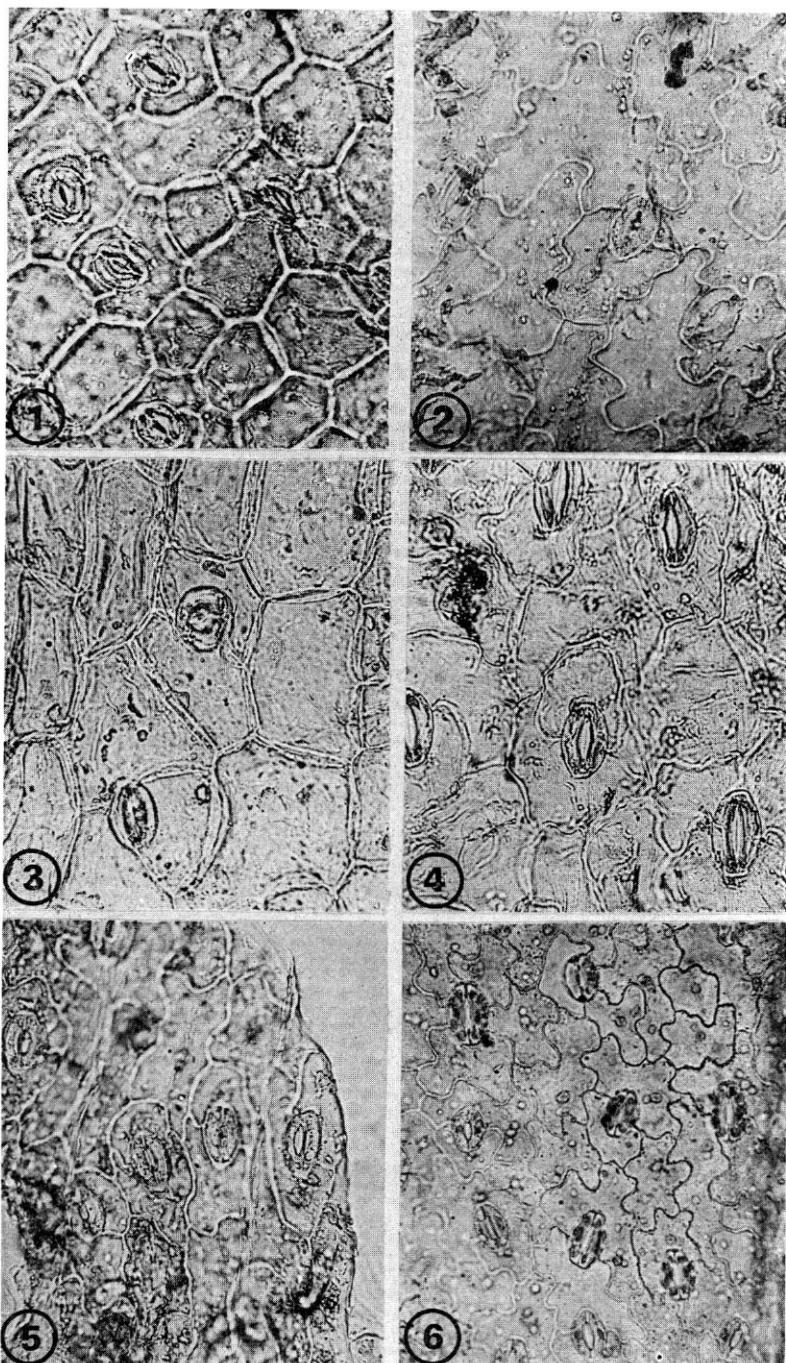
Pl. I. — 1, *Agrocharis melanantha*. 2, *Agrocharis incognita*. 3, *Ammodaucus leucotrichus*. 4, *Angoseseli mossamedensis*. 5, *Aphanopleura leptoclada*. 6, *Artemia squamata*.



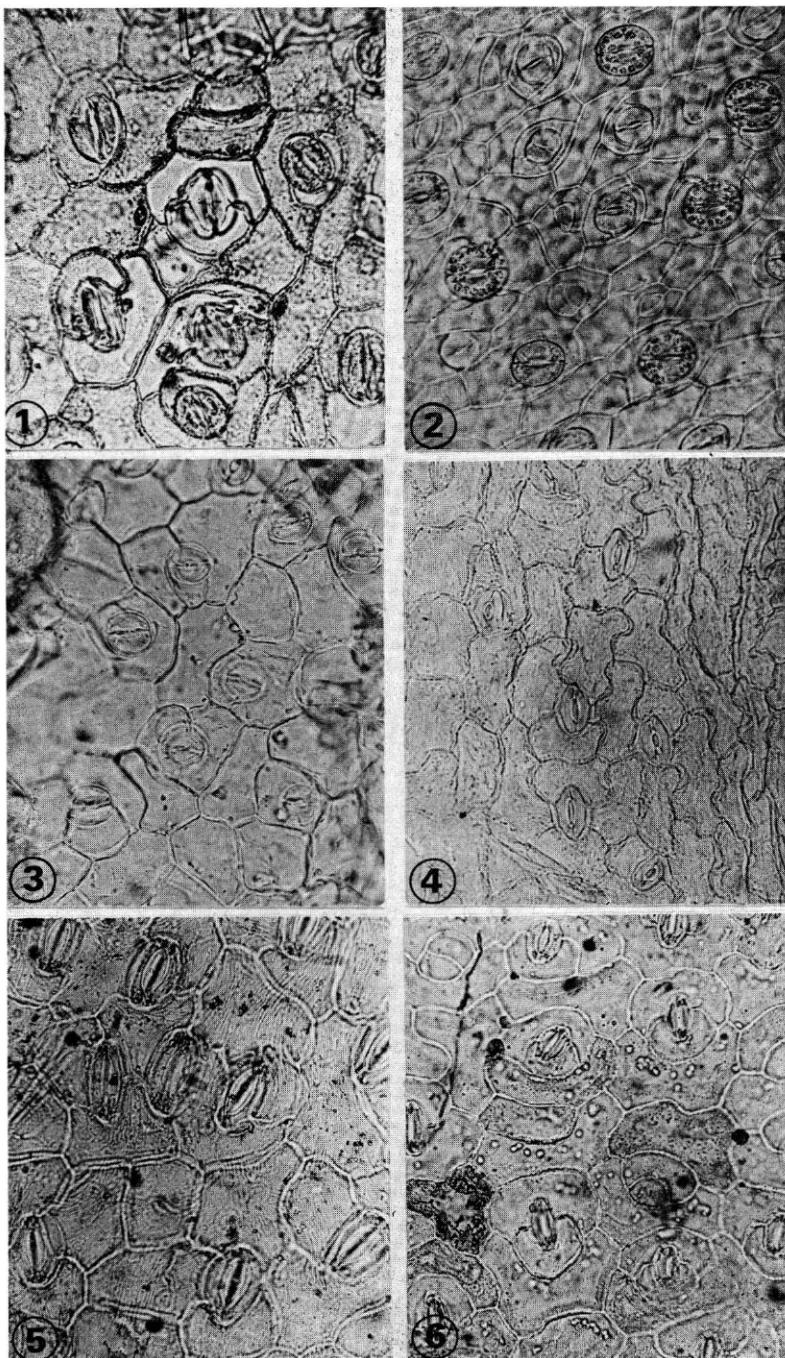
Pl. II. — 1, *Astrodaucus orientalis*. 2, *Caucalis platycarpos*. 3, *Chaetosciadium trichospermum*. 4, *Cuminum borszczowii*. 5, *Cuminum cyminum*. 6, *Cuminum setifolium*.



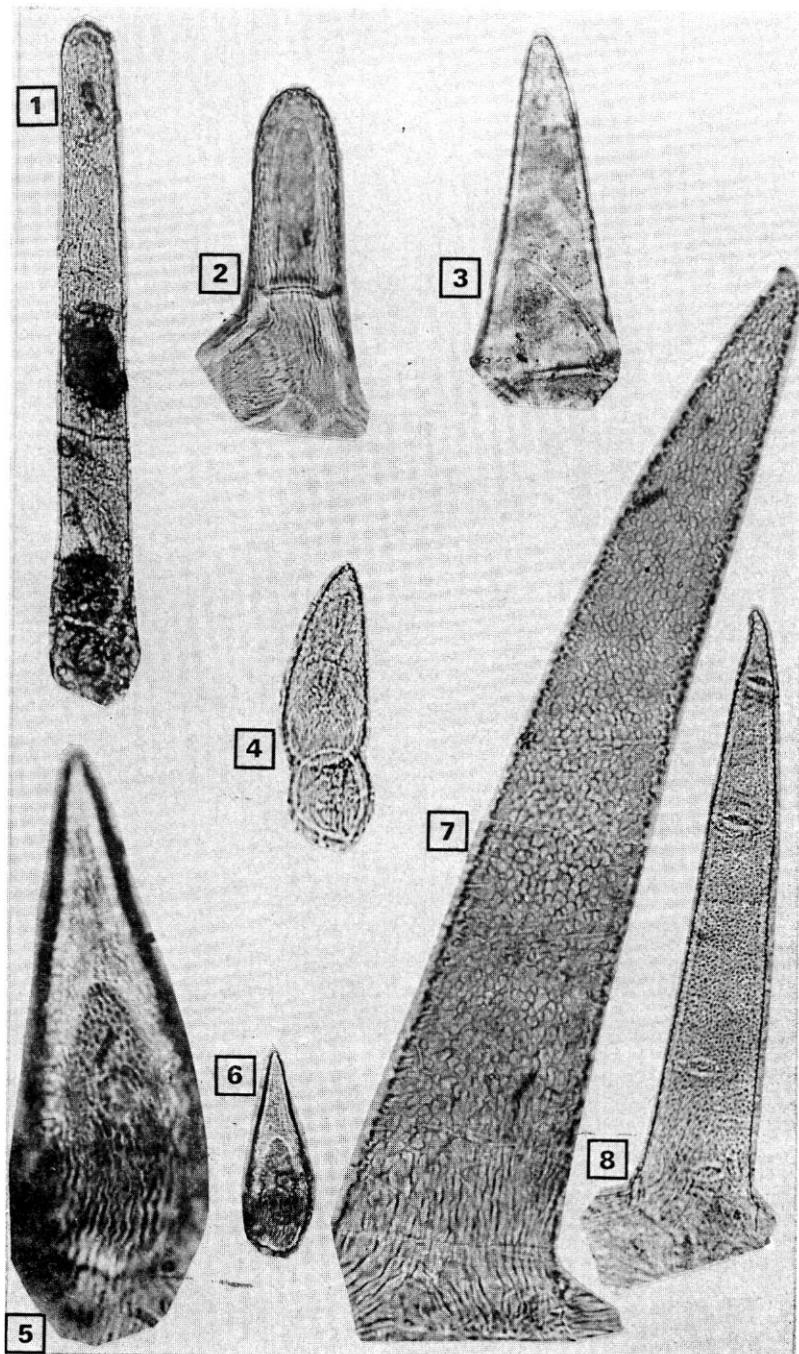
Pl. III. — 1, *Daucus blanchei*. 2, *Daucus carota*. 3, *Daucus setifolius*. 4, *Daucus aureus*. 5, *Kozlovia paleacea*.  
6. *Orlaya grandiflora*.



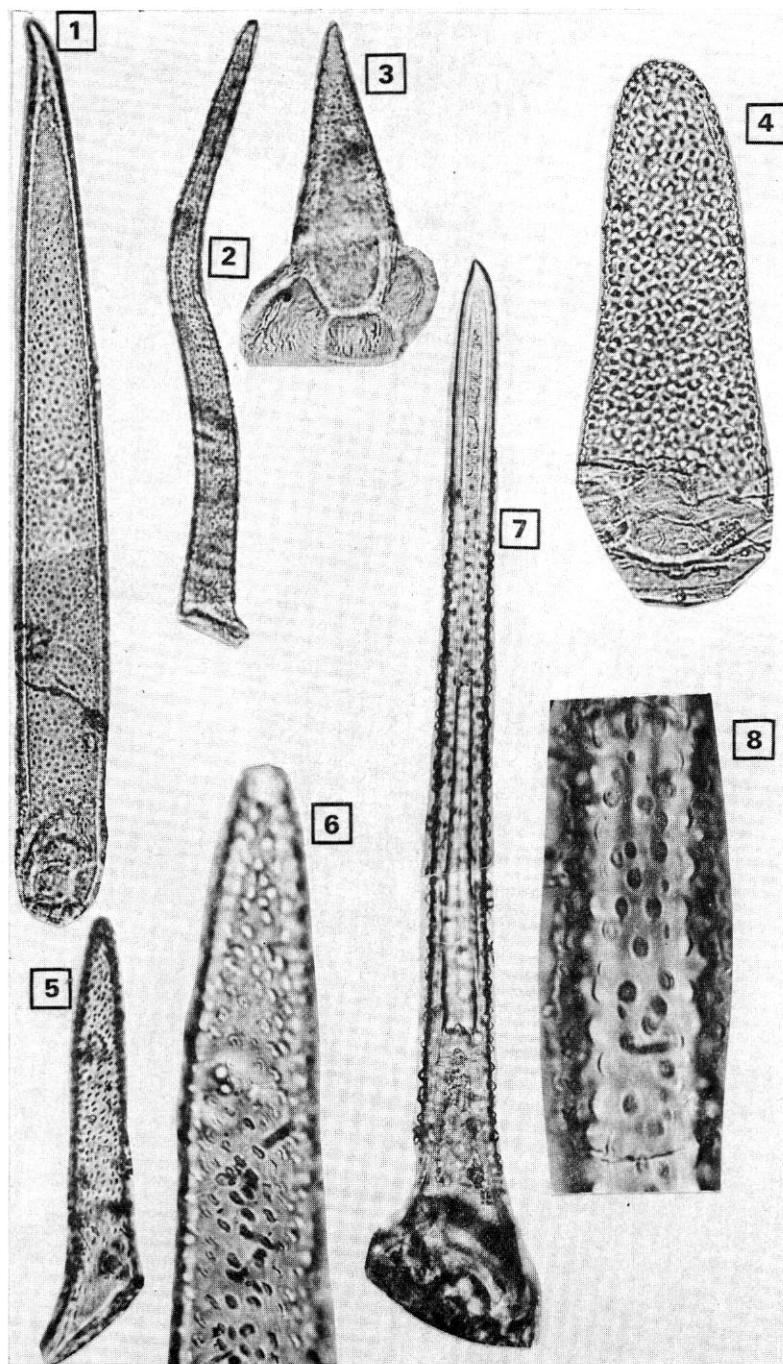
Pl. IV. — 1, *Pachyctenium mirabile*. 2, *Psammogeton canescens*. 3, *Pseudorlaya biseriatus*. 4, *Pseudorlaya pumila*. 5, *Szovitzia callicarpa*. 6, *Torilis arvensis*.



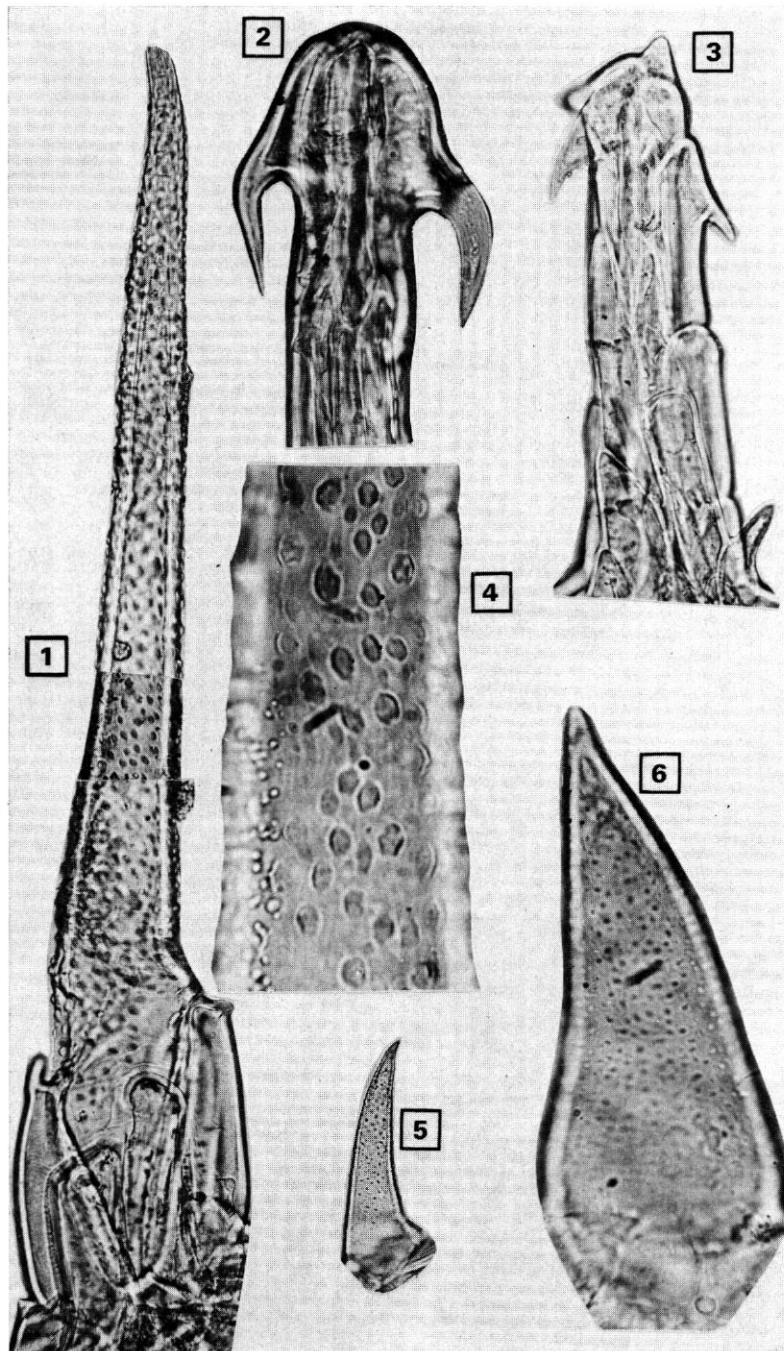
Pl. V. — 1, *Turgenia latifolia*. 2, *Turgenia latifolia* (jeunes stomates). 3, *Turgenia papyracea*. 4, *Turgeniopsis foeniculacea*. 5, *Exoacantha heterophylla*. 6, *Ammiopsis daucoides*.



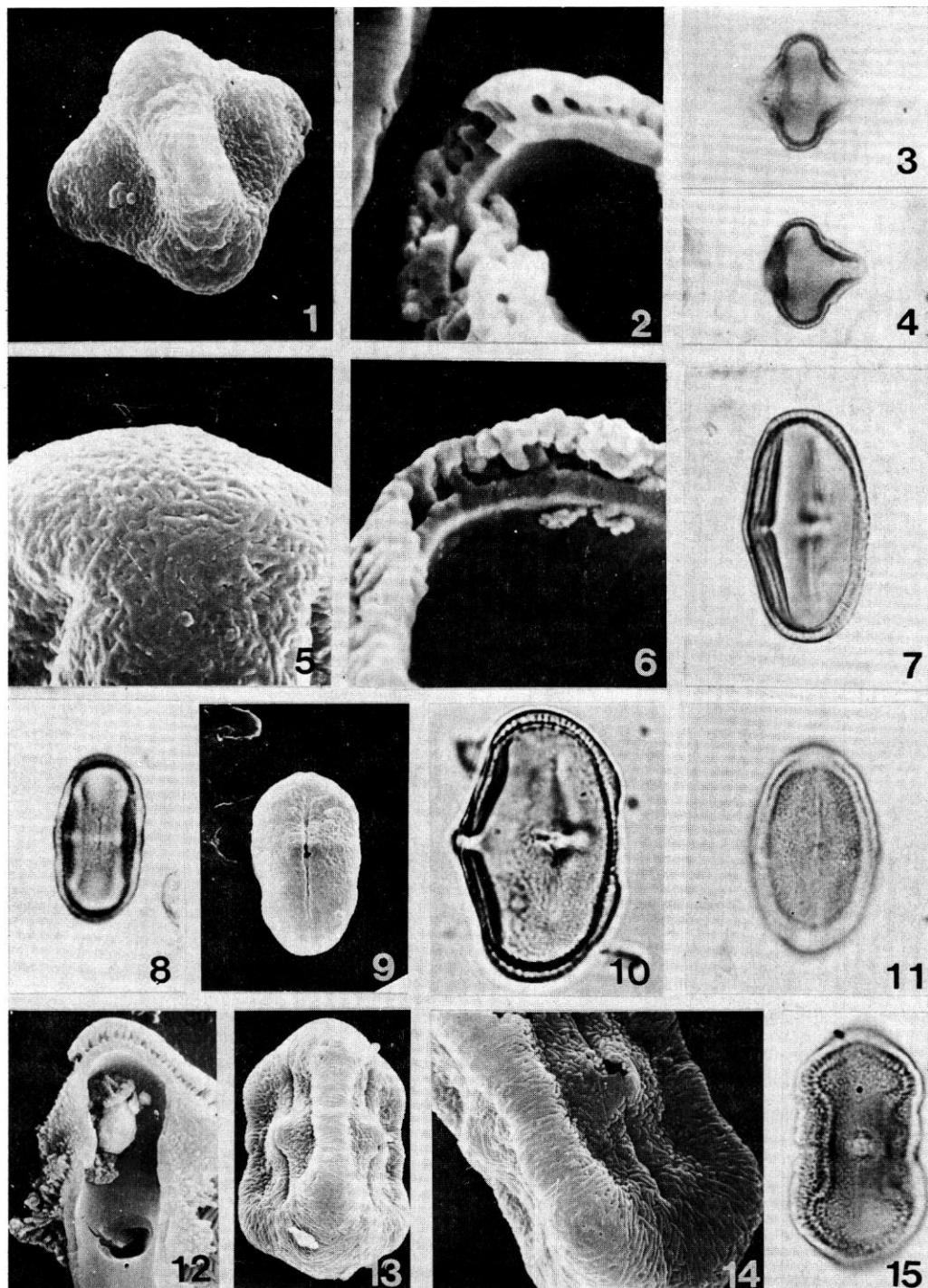
Pl. VI. — 1, *Angoseseli mossamedensis*. 2, *Ammodaucus leucotrichus*. 3, *Kozlovia paleacea*. 4, *Astrodaucus orientalis*. 5, *Artedia squamata* ( $\times 100$ ). 6, *Artedia squamata* ( $\times 40$ ). 7, *Caucalis platycarpos* ( $\times 100$ ). 8, *Caucalis platycarpos* ( $\times 40$ ).



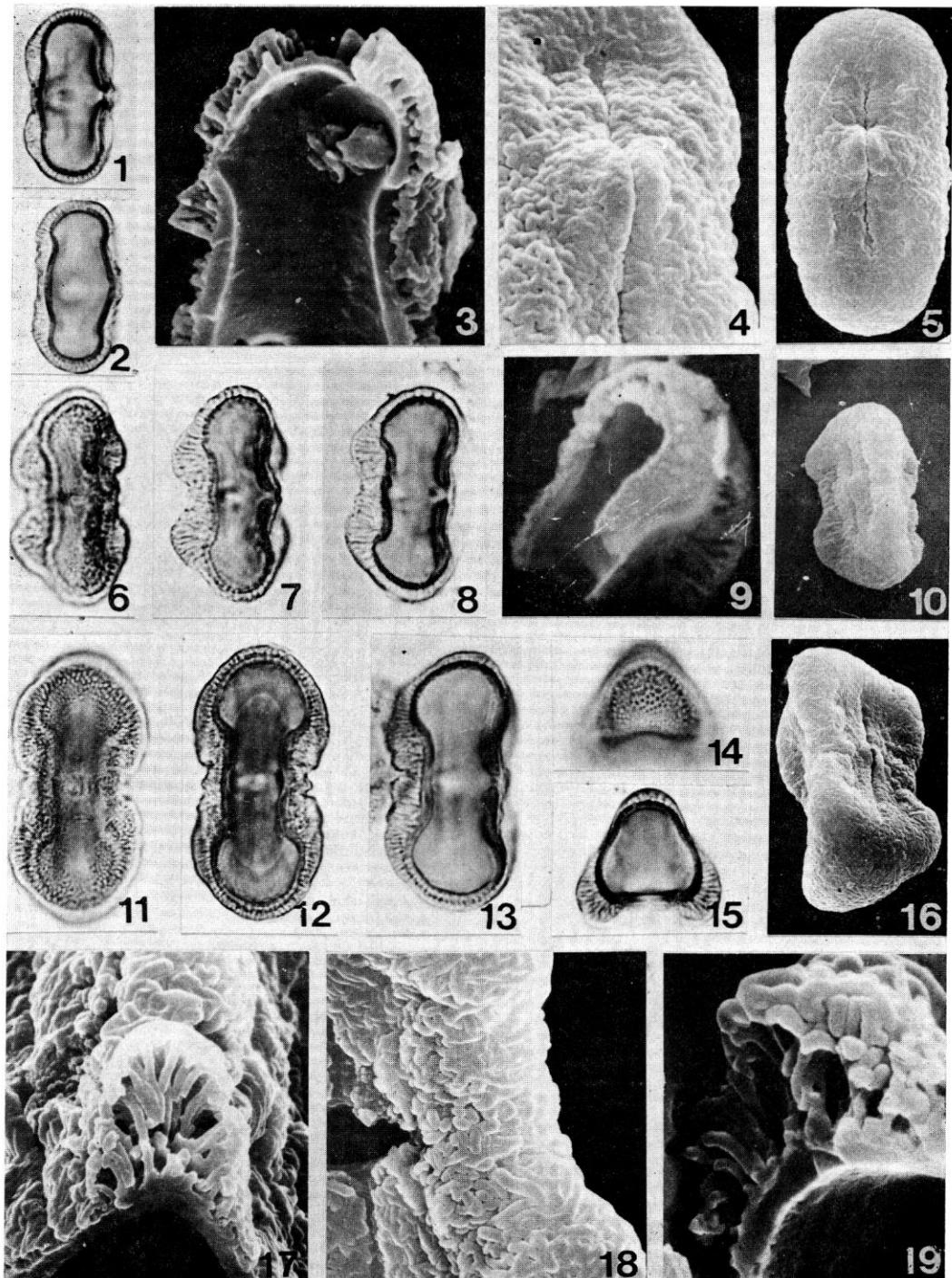
Pl. VII. — 1, *Daucus carota*. 2, *Daucus setifolius*. 3, *Daucus sahariensis*. 4, *Pseudorlaya biseriatus*. 5, *Yabea microcarpa* ( $\times 40$ ). 6, *Yabea microcarpa* ( $\times 100$ ). 7, *Torilis arvensis* ( $\times 40$ ). 8, *Torilis arvensis* ( $\times 100$ ).



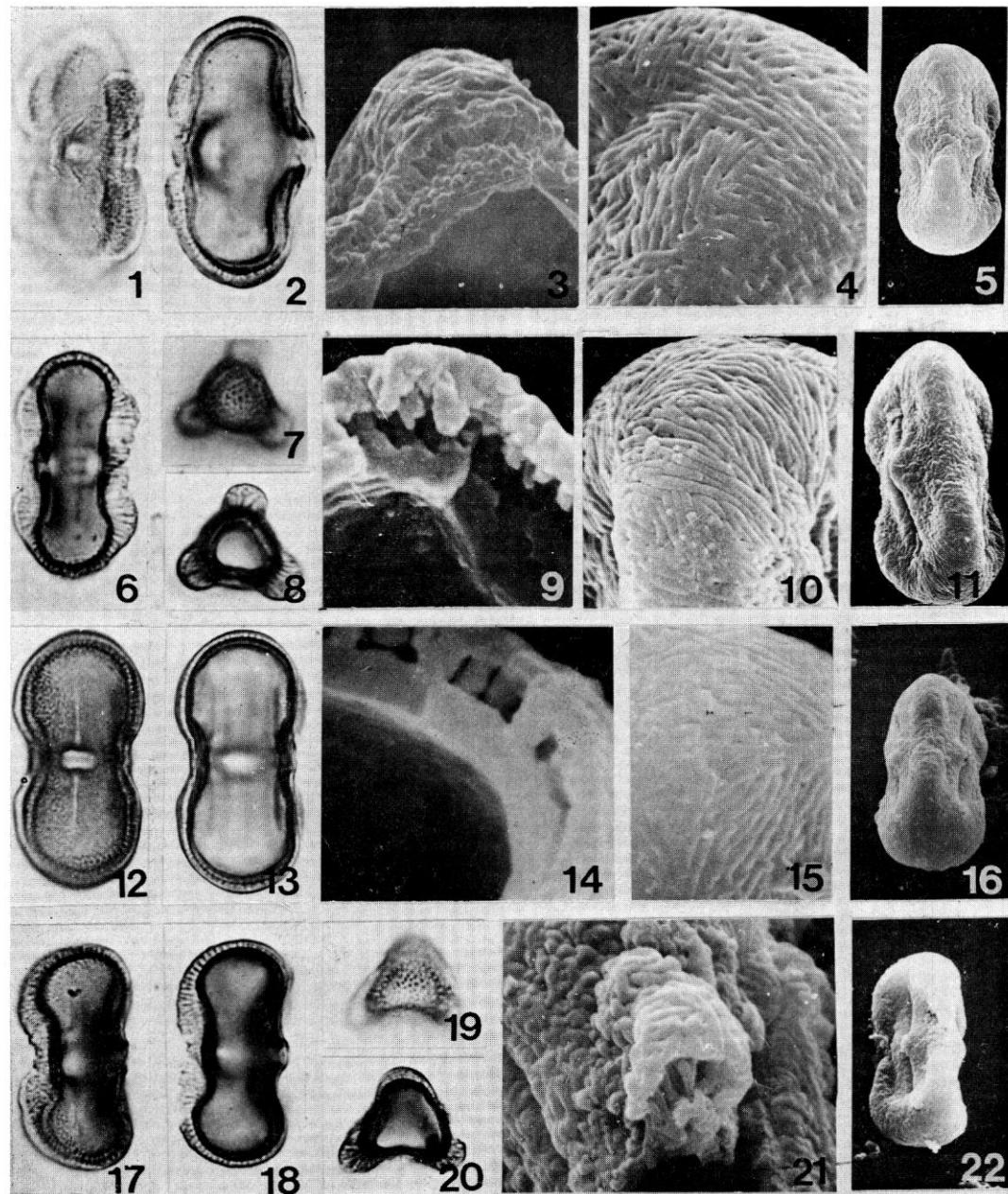
Pl. VIII. — 1, *Turgenia latifolia* (poil complexe). 2, *Turgenia papyracea* (poil complexe  $\times 100$ ). 3, *Turgenia papyracea* (poil complexe  $\times 40$ ). 4, *Turgenia latifolia* ( $\times 100$ ). 5, *Turgenia papyracea* ( $\times 40$ ). 6, *Turgenia papyracea* ( $\times 100$ ).



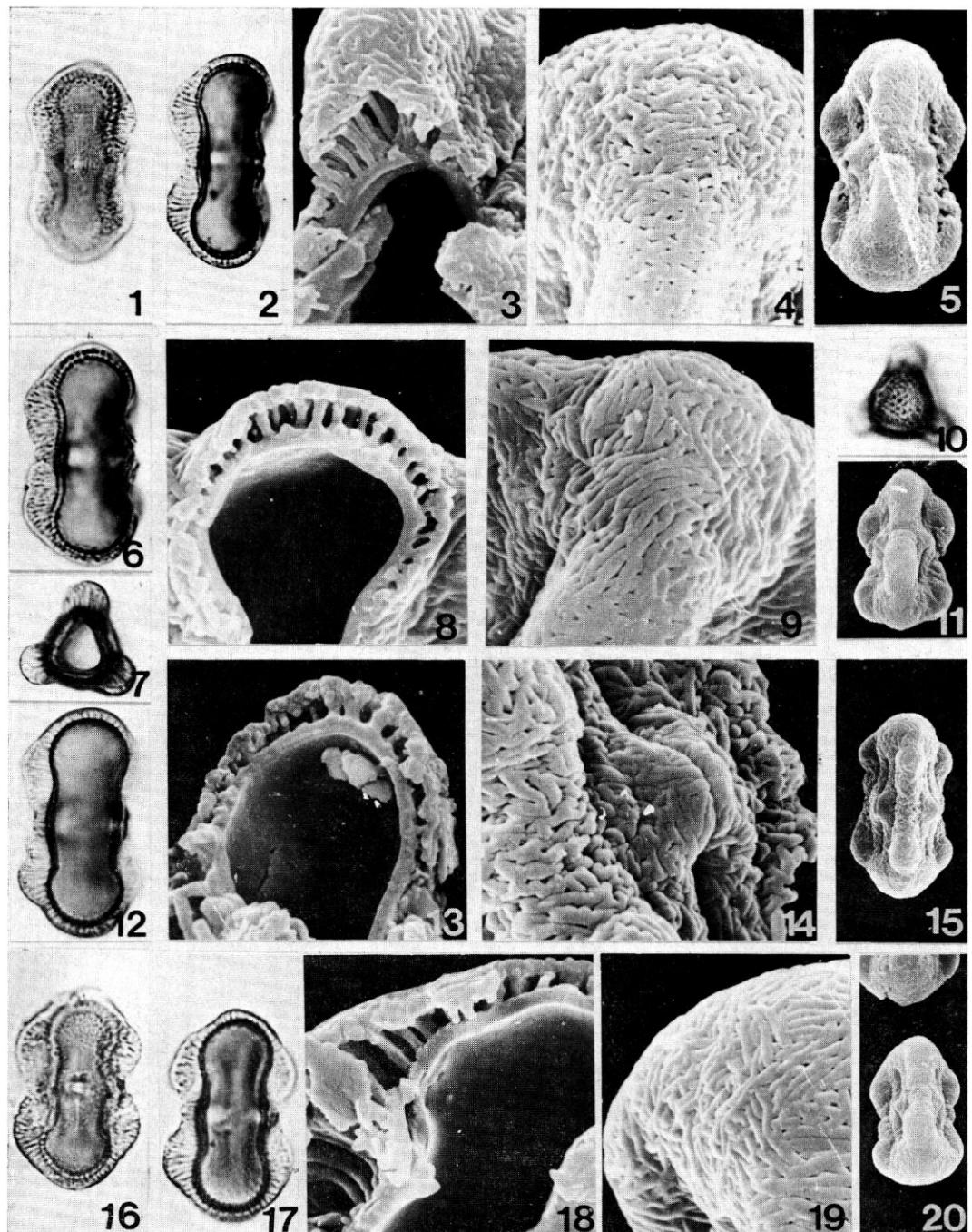
Pl. IX. — 1 à 4, *Artedia squamata* (1 :  $\times 2850$  ; 2 :  $\times 10000$  ; 3 et 4 :  $\times 1000$ ). 5-6-9-10, *Agrocharis pedunculata* (5 et 6 :  $\times 5250$  ; 9 :  $\times 1050$  ; 10 :  $\times 1000$ ). 7-11, *Agrocharis melanantha* ( $\times 1000$ ). 8, *Torilis tenella* ( $\times 1000$ ). 12 à 15, *Cuminum borzczowii* (12 :  $\times 2250$  ; 13 :  $\times 1600$  ; 14 :  $\times 2500$  ; 15 :  $\times 1000$ ).



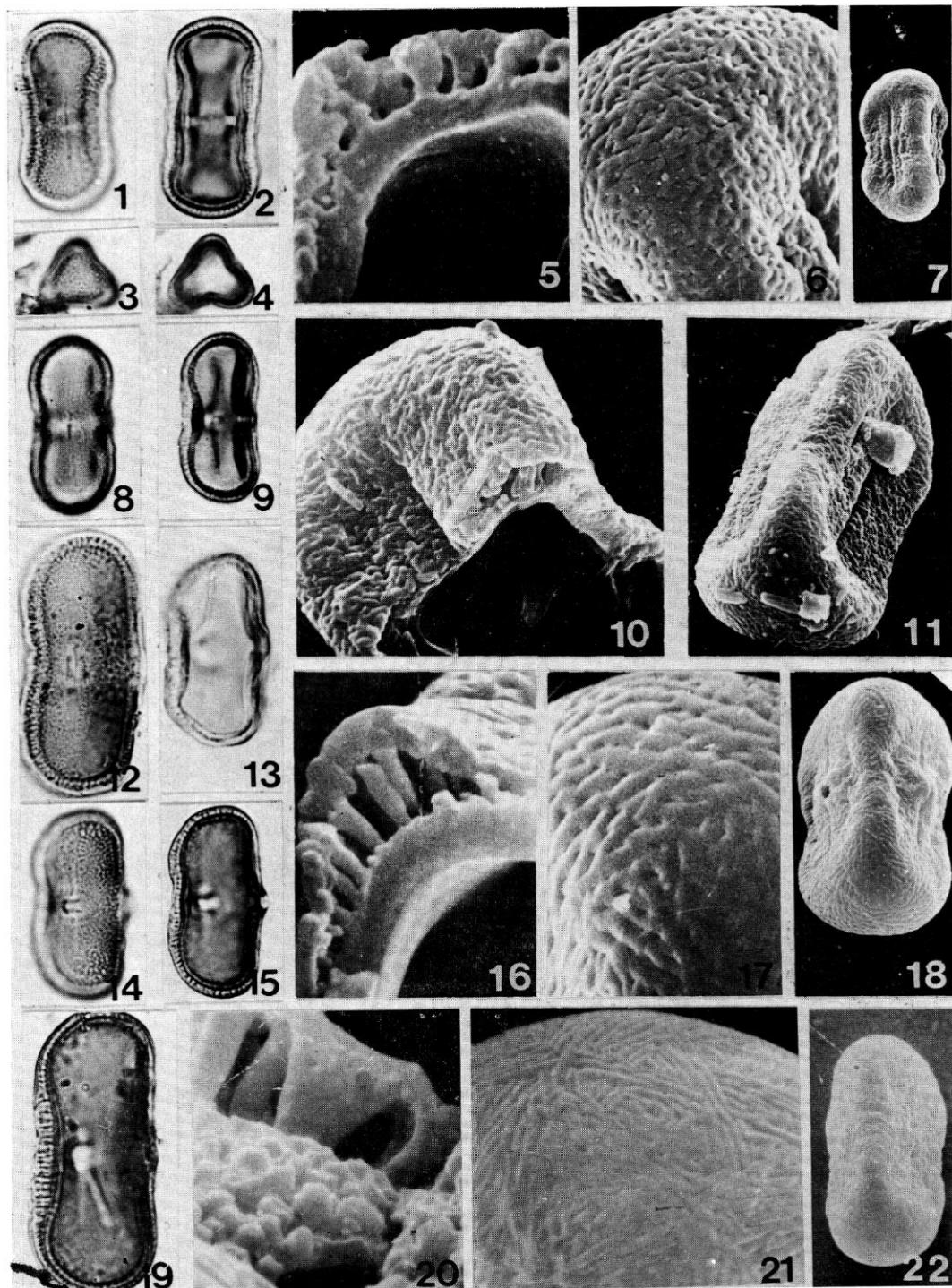
Pl. X. — 1 à 5, *Aphanopleura leptoclada* (1 et 2 :  $\times 1\,000$  ; 3 et 4 :  $\times 5\,250$  ; 5 :  $\times 2\,600$ ). 6 à 10, *Aphanopleura trachycarpa* (6, 7 et 8 :  $\times 1\,000$  ; 9 :  $\times 3\,000$  ; 10 :  $\times 1\,450$ ). 11 à 19, *Astrodaucus persicus* (11 à 15 :  $\times 1\,000$  ; 16 :  $\times 1\,350$  ; 17 :  $\times 5\,000$  ; 18 :  $\times 4\,500$  ; 19 :  $\times 9\,000$ ).



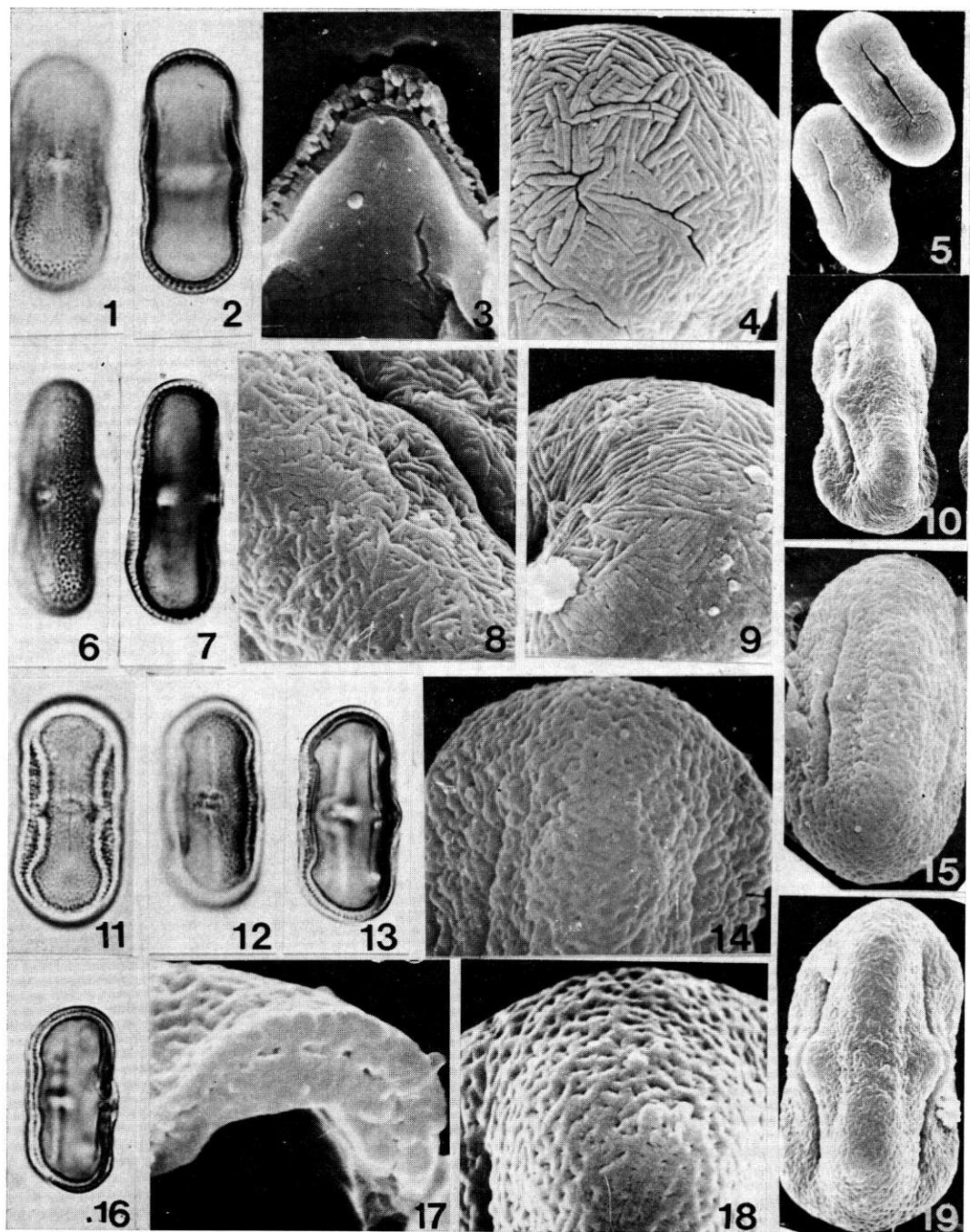
Pl. XI. — 1 à 5, *Ammodaucus leucotrichus* (1, 2 et 5 :  $\times 1000$  ; 3 et 4 :  $\times 5000$ ). 6 à 11, *Cuminum cymnum* (6, 7, 8 et 11 :  $\times 1000$  ; 9 :  $\times 10000$  ; 10 :  $\times 5000$ ). 12 à 16, *Daucus setifolius* (12 et 13 :  $\times 1000$  ; 14 :  $\times 11000$  ; 15 :  $\times 5500$  ; 16 :  $\times 1100$ ). 17 à 22, *Szovitsia callicarpa* (17 à 20 :  $\times 1000$  ; 21 :  $\times 6000$  ; 22 :  $\times 1100$ ).



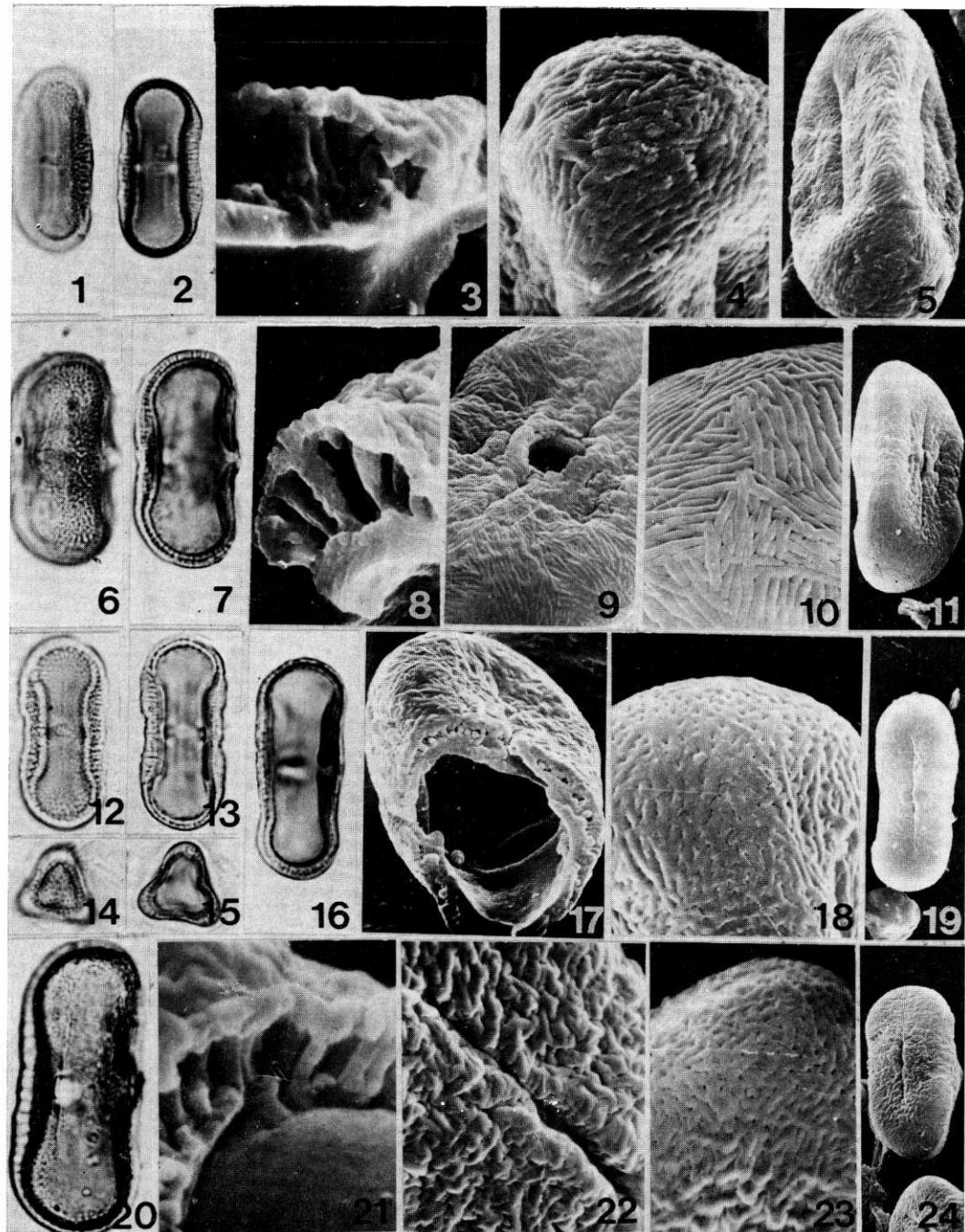
Pl. XII. — 1 à 5, *Psammogelon canescens* ssp. *canescens* (1 et 2 :  $\times 1\,000$  ; 3 et 4 :  $\times 5\,000$  ; 5 :  $\times 1\,500$ ). 6 à 11, *Psammogelon canescens* ssp. *binternatus* (6, 7, 10 et 11 :  $\times 1\,000$  ; 8 et 9 :  $\times 5\,000$ ). 12 à 15, *Psammogelon canescens* ssp. *buschirensis* (12 :  $\times 1\,000$  ; 13 et 14 :  $\times 5\,500$  ; 15 :  $\times 1\,100$ ). 16 à 20, *Psammogelon canescens* ssp. *cabulicus* (16, 17 et 20 :  $\times 1\,000$  ; 18 :  $\times 5\,500$  ; 19 :  $\times 5\,000$ ).



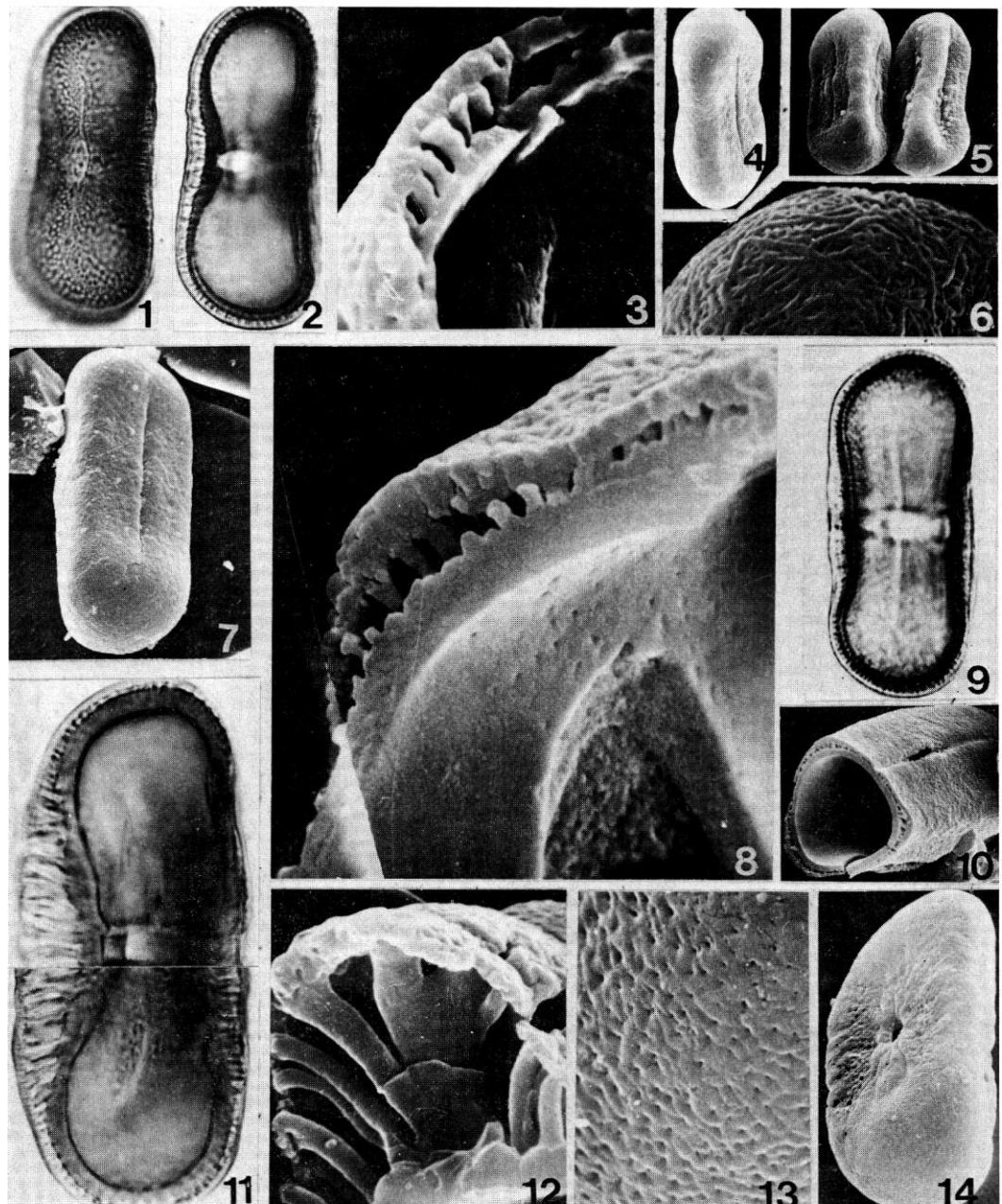
Pl. XIII. — 1 à 7, *Torilis arvensis* (1 à 4 :  $\times 1\,000$  ; 5 :  $\times 9\,000$  ; 6 :  $\times 5\,500$  ; 7 :  $\times 1\,100$ ). 8 à 11, *Torilis japonica* (8 et 9 :  $\times 1\,000$  ; 10 :  $\times 4\,500$  ; 11 :  $\times 2\,250$ ). 12, *Cuminum setifolium* ( $\times 1\,000$ ). 13, *Turgeniopsis foeniculaceae* ( $\times 1\,000$ ). 14 à 18, *Daucus carota* (14 et 15 :  $\times 1\,000$  ; 16 :  $\times 11\,000$  ; 17 :  $\times 8\,250$  ; 18 :  $\times 2\,000$ ). 19 à 22, *Daucus muricatus* (19 :  $\times 1\,000$  ; 20 :  $\times 11\,500$  ; 21 :  $\times 5\,500$  ; 22 :  $\times 1\,100$ ).



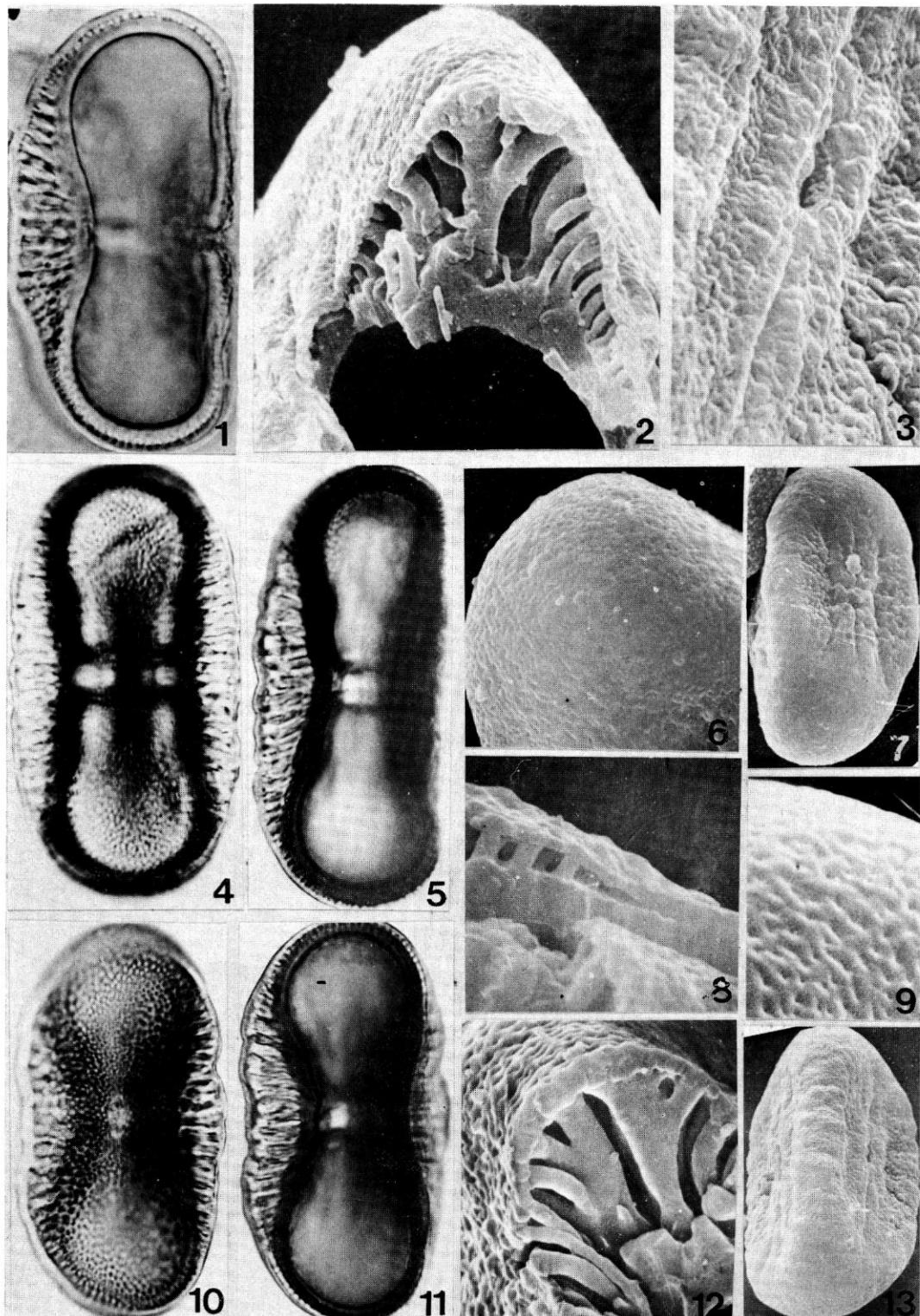
Pl. XIV. — 1 à 5, *Kozlovia paleacea* (1 et 2 :  $\times 1\,000$  ; 3 :  $\times 4\,750$  ; 4 :  $\times 4\,500$  ; 5 :  $\times 900$ ). 6 à 10, *Pachytaenium mirabile* (6, 7 et 10 :  $\times 1\,000$  ; 8 et 9 :  $\times 5\,000$ ). 11, *Torilis leptocarpa* ( $\times 1\,000$ ). 12 à 15, *Torilis leptophylla* (12 et 13 :  $\times 1\,000$  ; 14 :  $\times 5\,500$  ; 15 :  $\times 2\,750$ ). 16 à 19, *Torilis nodosa* (16 :  $\times 1\,000$  ; 17 :  $\times 10\,000$  ; 18 :  $\times 7\,500$  ; 19 :  $\times 2\,500$ ).



Pl. XV. — 1 à 5, *Exoacantha heterophylla* (1 et 2 :  $\times 1000$  ; 3 :  $\times 10500$  ; 4 :  $\times 5500$  ; 5 :  $\times 2750$ ). 6 à 11, *Daucus aureus* (6 et 7 :  $\times 1000$  ; 8 et 10 :  $\times 5500$  ; 9 :  $\times 2750$  ; 11 :  $\times 1100$ ). 12 à 15, *Torilis ucranica* ( $\times 1000$ ). 16 à 19, *Angoseseli mossamedensis* (16 :  $\times 1000$  ; 17 :  $\times 2750$  ; 18 :  $\times 5500$  ; 19 :  $\times 1100$ ). 20 à 24, *Daucus litoralis* (20 :  $\times 1000$  ; 21 :  $\times 10000$  ; 22 et 23 :  $\times 4750$  ; 24 :  $\times 950$ ).



Pl. XVI. — 1 à 4, *Caucalis platycarpos* (1, 2 et 4 :  $\times 1000$  ; 3 :  $\times 10000$ ). 5 et 6, *Chaetosciadium tricospermum* (5 :  $\times 550$  ; 6 :  $\times 5500$ ). 7 à 10, *Orlaya grandiflora* (7 et 9 :  $\times 1000$  ; 8 :  $\times 8250$  ; 10 :  $\times 1100$ ). 11 à 14, *Turgenia* subg. *Lisaea heterocarpa* (11 et 14 :  $\times 1000$  ; 12 :  $\times 5000$  ; 13 :  $\times 5500$ ).



Pl. XVII. — 1 à 3, *Turgenia* subg. *Turgenia latifolia* (1 :  $\times 1\,000$  ; 2 :  $\times 3\,000$  ; 3 :  $\times 3\,750$ ). 4 à 8, *Turgenia* subg. *Lisaea papyracea* (4 et 5 :  $\times 1\,000$  ; 6 :  $\times 2\,875$  ; 7 :  $\times 1\,450$  ; 8 :  $\times 5\,000$ ). 9 à 13, *Turgenia* subg. *Lisaea strigosa* (9 :  $\times 6\,750$  ; 10, 11 et 13 :  $\times 1\,000$  ; 12 :  $\times 5\,000$ ).



## Constituants alcaloïdiques des feuilles de *Hernandia cordigera*

par M. LAVAULT, M.-M. DEBRAY et J. BRUNETON \*

**Résumé.** — Le contenu alcaloïdique des feuilles de *Hernandia cordigera* a été étudié et comparé à ceux d'autres *Hernandia*. Neuf alcaloïdes ont été isolés et identifiés, huit d'entre eux sont des aporphines.

**Abstract.** — The alkaloidal content of the leaves of *Hernandia cordigera* has been studied and compared to that of other *Hernandia*. Nine alkaloids are isolated and identified, eight of them are aporphines.

Le genre *Hernandia* représenté par vingt-cinq espèces a déjà fait l'objet d'assez nombreux travaux (1) qui concernent surtout les alcaloïdes que l'on a pu y mettre en évidence et qui sont pour la plupart des aporphines (2, 3). Dans un précédent mémoire nous avons décrit l'isolement de huit alcaloïdes à partir des écorces de tiges d'une espèce néo-calédonienne : le bois-bleu = *Hernandia cordigera* Vieillard (4). Nous rapportons ici les résultats de nos travaux sur les feuilles de cette même espèce.

Après un dégraissage par l'éther de pétrole, les alcaloïdes sont extraits de manière classique (éther en milieu ammoniacal) et séparés en bases phénoliques et non phénoliques par partage entre l'éther et une solution normale d'hydroxyde de sodium. Les rendements obtenus sont faibles : alcaloïdes phénoliques 0,09 % et alcaloïdes éthers 0,13 %. Les alcaloïdes totaux sont séparés par une suite de chromatographies sur colonnes d'alumine désactivée et de chromatographies préparatives sur couches minces de gel de silice. Neuf alcaloïdes sont ainsi isolés et identifiés : une benzyltétrahydroisoquinoléine : la (+) réticuline 9 (déjà isolée d'autres *Hernandia* (5)) et huit aporphines.

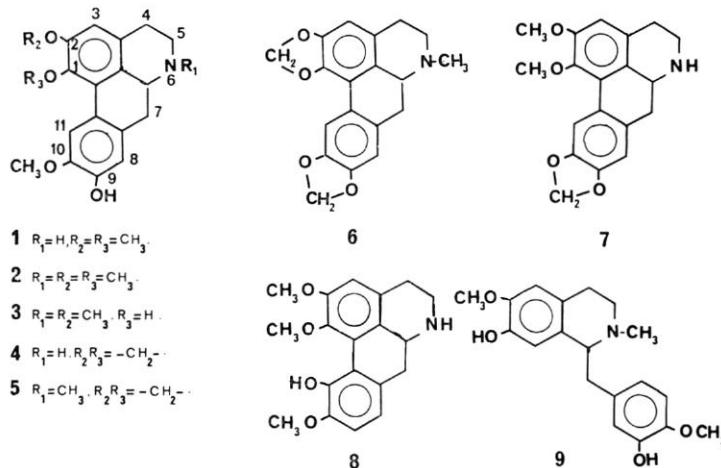
Sept de ces structures aporphiniques — et c'est là une différence notable avec les écorces de tiges — sont des dérivés tétrasubstitués en 1, 2, 9 et 10, qu'il s'agisse de nor-aporphines : (+) laurotétanine 1, (+) actinodaphnine 4, (+) nor-nanténine 7 ou d'aporphines au sens strict : (+) N-méthyl laurotétanine 2, (+) isoboldine 3, (+) N-méthylactinodaphnine 5, (+) néolitsine 6. Un seul alcaloïde est substitué en 1, 2, 10 et 11, la (+) norisocorydine 8.

On remarquera que seuls quatre alcaloïdes sont communs aux écorces de tiges et aux feuilles, à savoir : la réticuline, la norisocorydine, la laurotétanine et la nornanténine.

\* M. LAVAULT et J. BRUNETON : C.E.P.M., UER des Sciences Médicales et Pharmaceutiques, 16, bd Daviers 49000 — Angers, France.

M.-M. DEBRAY : Centre ORSTOM de Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

Deux alcaloïdes n'ont pas été mis en évidence dans les écorces de tiges, mais ont déjà été rencontrés chez les Hernandiacees : la N-méthyllaurotétanine chez *H. catalpifolia* (6) et l'actinodaphnine isolée de *Illigera luzonensis* (7).



Les autres alcaloïdes isolés n'étaient pas décrits chez les Hernandiacees, qu'il s'agisse d'un composé présent dans de nombreuses familles comme l'isoboldine (Annonacées, Berbéracées, Lauracées, Ménispermacées, Monimiacées, Papavéracées, Symplocacées, Renonculacées et Rhamnacées) (2, 3), ou de composés rencontrés d'une façon plus sporadique : néolitsine des Lauracées (8, 9) et N-méthyl actinodaphnine des Lauracées (8, 10) et des Annonacées (11).

La présence quasi exclusive de composés substitués en 1, 2, 9, 10 dans les feuilles et en 1, 2, 10, 11 dans les écorces n'est pas surprenante, ce fait ayant déjà été noté par d'autres auteurs, en particulier chez des Annonacées (12). De la même façon on remarquera que la composition alcaloïdique rapproche la famille des Hernandiacees de celle des Lauracées, ce qui n'est pas pour surprendre compte tenu de leurs positions respectives dans la classification (13).

#### Partie expérimentale

Les alcaloïdes sont extraits en Soxhlet jusqu'à réaction de Mayer négative et purifiés par passage à l'état de chlorhydrates. Les chromatographies sur colonne sont réalisées avec de la silice Merck 0,06-0,2 et les chromatographies préparatives sur couches minces de gel de silice Merck H F 254. Les points de fusion sont mesurés en tube capillaire, les spectres infrarouge sur Perkin Elmer 457, les spectres de RMN, déterminés dans le deutérochlo-roforme, sont enregistrés sur Varian E M 360. Les alcaloïdes sont identifiés par leurs constantes et leurs caractéristiques spectrales et — quand cela a été possible — par comparaison avec un échantillon authentique<sup>1</sup>. Les constantes de ces composés ayant été publiées par ailleurs, elles ne sont pas décrites ici.

1. Nous remercions MM. A. CAVÉ et M. LEBŒUF pour la fourniture d'échantillons de référence.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. PERNET, R., 1971. — Revue des Hernandiacees. *Planta med.*, **20** (4) : 314-319.
2. GUINAUDEAU, H., M. LEBŒUF et A. CAVÉ, 1975. — Aporphine alkaloids. *Lloydia*, **38** (4) : 275-338.
3. GUINAUDEAU, H., M. LEBŒUF et A. CAVÉ, 1979. — Aporphine alkaloids II. *J. nat. Products*, **42** (4) : 325-360.
4. LAVAULT, M., M.-M. DEBRAY et J. BRUNETON, 1980. — Plantes de Nouvelle-Calédonie : Alcaloïdes des écorces de tiges de *Hernandia cordigera*. *Planta med.* (à paraître).
5. FURUKAWA, H., et S. T. LU, 1966. — Alkaloids of *Hernandia ovigera* L.. II. Structure of hernan-gerine, a new aporphine alkaloid. *Yakugakuzasshi*, **86** (12) : 1143-1147.
6. CAVA, M. P., K. BESSHO, B. DOUGLAS, S. MARKEY et J. A. WEISBACH, 1966. — *Hernandia* alkaloids. II. Hernandaline a new elaborated aporphine structural type. *Tetrahedron Lett.*, (36) : 4279-4282.
7. WANG, S., et S. H. CHENG, 1968. — Alkaloids of *Illigera luzonensis*. *J. pharm. Soc. Japan*, **88** : 1148-1153.
8. CAVA, M. P., K. V. RAO, B. DOUGLAS et J. A. WEISBACH, 1968. — The alkaloids of *Cassytha americana*. *J. org. Chem.*, **33** : 2443-2446.
9. HUI, W. H., S. N. LOO et H. R. ARTHUR, 1965. — New aporphine alkaloids from *Neolitsea pulchella*. *J. Chem. Soc.* : 2285-2286.
10. VECCHIETI, V., C. CASAGRANDE et G. FERRARI, 1977. — Farmaco ed. Sci., **32** : 767.
11. YANG, T. H., C. M. CHEN et S. S. KUAN, 1971. — Studies on the alkaloids of *Anona glabra* L. (I). The isolation of N. methylactinodaphnine. *J. Chin. chem. Soc., Taipei*, **18** : 133.
12. ROBLOT, F., R. HOCQUEMILLER et A. CAVÉ, 1980. — *Communication personnelle*.
13. HOOKER, J. D., et B. D. JACKSON, 1946-1965. — *Index kewensis*. Oxford, Clarendon Press.

*Manuscrit déposé le 16 juillet 1980.*



*Le Comité de Rédaction du Bulletin du Muséum remercie les spécialistes qui ont bien voulu prêter leur concours pour le choix et l'examen critique des manuscrits reçus au cours de l'année 1980 :*

G. AYMONIN, MNHN, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.  
P. BOURRELY, MNHN, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.  
N. HALLÉ, MNHN, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.  
J.-L. HAMEL, MNHN, Laboratoire de Biologie végétale appliquée, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.  
H. HEINE, MNHN, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.  
G. JACQUES, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.  
S. JOVET, MNHN, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.  
J.-F. LEROY, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.  
D. MOLHO, MNHN, Laboratoire de Chimie appliquée aux corps organisés, 63, rue de Buffon, 75005 Paris.  
R. NOZERAN, Laboratoire de Botanique II, Université de Paris-Sud, 91405 Orsay cedex.

*Achevé d'imprimer le 13 mai 1981.*

IMPRIMERIE NATIONALE

---

0 564 003 5

# 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 *Cittotaenia* Riehm, 1881, *Ctenotaenia* Railliet, 1893, *Mosgovoyia* Spasskii, 1951, and *Pseudocittotaenia* 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, Noctuidae, 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 (Copepoda, Cyclopoida), with descriptions of new species.
- T. 118 — TILLIER (Simon). — Gastéropodes terrestres et fluviaires 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.

